THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Biologie des populations et écologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche ISEM (UMR 5554)

QUANTIFIER LA CRISE DE LA BIODIVERSITÉ : CONTROVERSES, ENJEUX ET REPRÉSENTATIONS

Présentée par Maëlys BOËNNEC
Le 20 septembre 2024

Sous la direction de Vincent DEVICTOR et Vasilis DAKOS

Devant le jury composé de

Emmanuelle PORCHER, DR MNHN, Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation, Paris	Rapportrice
Clélia SIRAMI, DR INRAE, Dynamiques et Écologie des Paysages Agriforestiers, Toulouse	Rapportrice
Ana RODRIGUES, DR CNRS, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, Montpellier	Examinatrice (Présidente du jury)
Lucie KUCZYNSKI, Post-doctorante, Institute for Chemistry and Biology of the Marine Environment, Oldenburg	Examinatrice
Vincent DEVICTOR, DR CNRS, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier	Directeur
Vasilis DAKOS, CR CNRS, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier	Co-directeur

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

À mes parents,
À ma soeur,

À la mémoire de Mémé et Papy

Résumé

La caractérisation de la crise de la biodiversité est une tâche complexe. La science de l'écologie s'efforce de comprendre et d'identifier les règles générales qui régissent, entre autres, les variations spatiales et temporelles de l'abondance des populations. Seulement, alors que nous accumulons de plus en plus de données et que nous visons à rendre les explications et les prédictions globales, il est de plus en plus difficile d'obtenir une approche quantitative cohérente de la crise de la biodiversité. L'image traditionnelle d'un déclin global est aujourd'hui remise en cause, donnant lieu à d'intenses débats dans la sphère scientifique. De plus, les bouleversements sont étudiés la plupart du temps au moyen d'approches linéaires, qui ne rendent pas compte de la complexité des dynamiques, alors qu'elle pourrait expliquer certaines divergences. En conséquence, la manière dont les pressions s'agrègent et impactent les dynamiques de la biodiversité à l'échelle mondiale est encore mal comprise. Cette thèse vise à clarifier, et à améliorer, notre compréhension de la crise de la biodiversité. Dans une première partie, je cherche à lever le voile sur les sources de confusion qui affectent l'estimation du déclin de la biodiversité. Cela me permet d'identifier des leviers pour obtenir une image globale la plus fidèle possible sur laquelle fonder nos représentations. J'étudie dans un premier temps les dimensions épistémiques, c'est-à-dire propres à la manière dont nous construisons nos connaissances, liées aux approches, aux données et aux méthodes employées pour quantifier la crise. Dans un second temps, j'étudie les dimensions éthiques, et interroge dans quelle mesure l'illusion de la neutralité scientifique, et la non prise en compte des valeurs contextuelles sont à la fois source de confusion mais aussi une entrave à la construction d'un savoir objectif. Dans une seconde partie, je cherche à dépasser certains biais méthodologiques mis en lumière. En utilisant des données de suivi de populations de vertébrés, j'étudie les trajectoires des populations à travers leur non-linéarité et leur variabilité temporelle, et questionne les déterminants macroécologiques de ces composantes. Je montre ainsi l'importance de la prise en compte de ces dernières d'un point de vue de la conservation, et témoigne de leur omniprésence à travers les différents habitats, régions et groupes taxonomiques étudiés. Enfin, dans une troisième partie, je relie ces composantes aux changements globaux que les populations subissent, en me concentrant sur les vertébrés terrestres. J'étudie notamment les impacts des changements de température, d'utilisation des sols et leurs effets synergiques. Je mets en évidence que c'est bien l'ensemble des composantes des dynamiques de populations étudiées qui sont impactées de manière différentielle par ces multiples pressions. Dans l'ensemble, cette thèse souligne l'importance de la prise en compte des complexités dans les dynamiques à la fois temporelles, au travers de l'utilisation de multiples composantes, mais également spatiales, en invitant à affiner les échelles d'études considérées pour attribuer au mieux les causes des changements. Au-delà de ces améliorations techniques, ce travail invite à repenser notre manière d'appréhender la biodiversité globale, en se reconnectant aux valeurs fondatrices de la sciences de la conservation ; et questionne de manière plus large le rôle de la science dans la déconstruction d'un système de dominations multiples, déconstruction sans laquelle "enrayer la crise environnementale" restera une illusion.

Abstract

Characterizing the biodiversity crisis is a complex task. Ecology strives to understand and identify the general rules that govern, among other things, spatial and temporal variations in population abundance. However, as we accumulate more and more data and aim to make explanations and predictions global, it is increasingly difficult to obtain a coherent quantitative approach to the biodiversity crisis. The conventional image of a global decline is now being challenged, giving rise to intense debate in the scientific community. What's more, disruptions are most often studied using linear approaches, which fail to account for the complexity of dynamics while it could explain certain discrepancies. As a result, the way in which pressures aggregate and impact biodiversity dynamics on a global scale is still poorly understood. This thesis aims to clarify, and improve, our understanding of the biodiversity crisis. In the first part, I seek to unveil the sources of confusion that affect the estimation of biodiversity decline. This enables me to identify levers for obtaining the most accurate possible overall picture on which to base our representations. First, I study the epistemic dimensions, i.e. the way in which we construct our knowledge, linked to the approaches, data and methods used to quantify the crisis. Second, I examine the ethical dimensions, questioning the extent to which the illusion of scientific neutrality and the failure to take contextual values into account are both a source of confusion and an obstacle to the construction of objective knowledge. In the second part, I seek to overcome some of the methodological biases that have come to light. Using vertebrate population monitoring data, I study population trajectories through their non-linearity and temporal variability, and question the macroecological determinants of these components. I thus demonstrate the importance of taking these components into account from a conservation point of view, and attest to their omnipresence across the different habitats, regions and taxonomic groups studied. Finally, in the third part, I link these components to global changes that populations are currently enduring, focusing on terrestrial vertebrates. In particular, I study the impacts of changes in temperature, land use and their synergistic effects. I show that all the components of the population dynamics studied are differentially impacted by these multiple pressures. Overall, this thesis highlights the importance of taking into account the complexities of both temporal dynamics, through the use of multiple components, and spatial dynamics, by inviting us to refine the scales of study considered to best attribute the causes of change. Beyond these technical developments, this work invites us to rethink the way we apprehend global biodiversity, by reconnecting with the founding values of conservation science; and more broadly to question the role of science in the deconstruction of a system of multiple dominations; deconstruction without which " halting the environmental crisis " will remain an illusion.

Remerciements

Durant cette aventure doctorale, j'ai eu la chance immense d'être entourée d'humains exceptionnels, qui m'ont épaulée, guidée, soutenue, et teintée de mille couleurs. Même si cela n'était pas d'usage, j'aime penser que j'aurai tenu à écrire ces quelques lignes* pour leur témoigner ma gratitude.

Tout d'abord, un immense merci à toi, Vincent. Très sincèrement, je vois mal comment j'aurais pu être mieux accompagnée dans ce projet. Merci pour tout ce que tu as pu m'apporter intellectuellement, par la richesse de tes analyses et ta culture – qui ne cessera jamais de m'épater, sans qu'elle n'entache jamais ton humilité. Merci de m'avoir ouverte à des questionnements philosophiques et politiques que je n'aurai jamais osé aborder seule, et qui m'ont permis de m'épanouir pleinement dans cet exercice formidable (mais périlleux !) qu'est une thèse. Merci pour ta patience, ta bienveillance et ta pédagogie. Tout au long de cette aventure, tu m'as accordé une confiance immense, et m'as toujours encouragée et valorisée. Je te remercie aussi du fond du cœur pour avoir été présent humainement, à la hauteur de ce dont j'avais besoin, et d'avoir su m'accompagner et trouver les mots qu'il fallait lorsque je traversais des moments difficiles. Merci enfin pour ta bonne humeur, ton abominable franglais, ta désinvolture, et toutes ces petites choses qui génèrent une atmosphère si chaleureuse au sein de Biodicée.

Vasilis, un grand merci à toi également pour ton accompagnement, qui m'a, je crois, fait grandir en tant que jeune chercheuse. Je me suis sentie souvent très challengée par tes commentaires, tes pistes d'analyses et interrogations, mais j'ai le sentiment que cela m'a poussée à toujours me remettre en question, et à considérer du mieux que je le pouvais mes interlocuteurs et interlocutrices. Je te dois beaucoup dans les qualités que j'ai pu développer ces dernières années. Je te remercie également pour les moments plus conviviaux que nous avons pu partager, pour tes mots rassurants, et aussi pour tes expressions trop mignonnes comme "blablabli".

Au-delà, je remercie l'ensemble de l'équipe Biodicée (la meilleure de l'ISEM, cela va sans dire). Un merci tout particulier à Benoît. Je manque de mots pour te témoigner ma gratitude. Merci pour ta présence, tes (très) nombreuses relectures, ta disponibilité à toute heure, et le temps passé à m'aider sur mes codes (quand tu avais toi-même une montagne de travail). Merci pour ta curiosité et ta passion, et bien sûr pour tous les bons moments passés. Merci aussi à toi Ismaël, pour tes relectures, nos pauses café, les sorties à l'escalade et les quelques (et trop rares) footings partagés (même si tu as sombré du mauvais côté de la pente…). Vivement la prochaine session potins !

** Euphémisme (nom masculin) : Expression atténuée d'une notion dont l'expression directe aurait quelque chose de déplaisant, de choquant.*

Claire, j'ai du mal à croire que j'ai passé une partie de ma thèse sans que tu sois là ! Mille merci pour tous les moments partagés, pour nos virées trop tardives au broc et au salon des indépendants, nos discussions féministes et politiques, et pour m'avoir montré que Montpellier, c'était pas si terrible. Ta présence a été, je pèse mes mots, d'un immense soutien pour moi, alors : un immense merci pour ça.

Plus généralement, merci à tous les autres membres de l'équipe. Mathieu, Cérine merci à tous les deux d'avoir partagé ces années de doctorat, dans les joies comme dans les peines ! Merci Sonia pour ta bonne humeur, le bon café et les sucreries qui m'ont plus d'une fois donné du boost. Merci aux post-doc qui ont ramené le soleil dans l'équipe, Guim, Alejandro et Hsiao. Merci à toutes celles et ceux qui font, ou ont fait partie de l'équipe, et qui ont contribué à faire de Biodicée de qu'elle est : Viriginia, Martina, Minya, Lydie, Nathan, Raphaël, Alexis ; avec une pensée particulière pour Romane et Matthieu. Un merci tout particulier à Stan également, pour être une telle source d'inspiration, et pour un certain *Ecological indicators* qui m'a bien servi tout au long de ce travail. Biodicée, vous allez sincèrement me manquer. Merci pour la richesse de nos échanges, la liberté d'expression, votre bienveillance ; pour les pauses café, les réunions et les retraites d'équipe. Vous m'avez nourrie, dans tous les sens du terme !

Un merci aussi à tous les membres de l'ISEM, que j'ai croisé de près ou de loin durant ces trois années, aux (ex) doctorants et doctorantes, Alex, Sophie, Arthur et tous les autres que je ne peux malheureusement citer, merci à Iago, à Claire B., aux membres d'ISEM IDEAL, et à mes camarades de piste du jeudi midi (je parle bien sûr de Kevin Mayer). Vous avez toutes et tous contribué à faire de ces trois années une expérience humaine et conviviale hors du commun. Merci aussi à toutes les copaines de ma thèse en 180 secondes, ainsi qu'aux coachs, pour cette formidable opportunité.

Merci aux membres de mon comité, Ana Rodrigues, François Rousset et Wilfried Thuiller pour leurs remarques qui m'ont, c'est certain, permis d'améliorer mes travaux. Un merci tout particulier à Wilfried pour nous avoir invités, Vincent et moi, dans ce beau projet qu'est IMPACTS. Merci par ailleurs à tous les membres de ce projet pour les nombreuses discussions et pour les précieux retours que j'ai pu avoir sur mes travaux.

Je remercie aussi les enseignants-chercheurs de l'université de Montpellier que j'ai eu la chance d'accompagner durant mes missions complémentaires d'enseignement. Merci à mes anciens professeurs, notamment à Frédéric Hamelin, Mathieu Gentès et Nathalie Touron pour la passion, la pédagogie et la bienveillance dont ils ont fait preuve, et qui m'ont grandement permis d'aboutir à ce travail aujourd'hui.

Je remercie aussi, et bien sûr, vivement les membres du jury, qui ont accepté de relire et d'évaluer ce travail.

Je souhaite aussi remercier toutes celles et ceux qui ont été présents au quotidien durant cette aventure. Merci à mes amis, les plus anciens de Bretagne, en particulier Caro et Mimi qui ont été très présents, mais aussi Boise, JB, Chloé, Pierre, Julien, Clara, et tous les autres copains du D34 et de prépa (pardon de ne pas toustes vous citer) : merci pour votre soutien, et les moments de joie et de rire partagés. Un énorme merci à mes colocataires d'amour, Nina, Claire, Babate, Antoine, Tiago, Adèle, Alpha (et Nouille, bien sûr !) d'avoir été présentes et présents durant cette dernière année (difficile), d'avoir supporté mon humeur massacrante (tant que je n'avais pas couru en tout cas), et de m'avoir fait autant rire ! Mention spéciale à Claire pour ce chalet idyllique dans lequel j'ai pu rédiger en autarcie en plein milieu de la nature. Je n'aurai pu rêver mieux. Un merci tout spécial aussi à toutes les copaines de Haute-Savoie (et assimilés !) : Martin, Lucas, Manu la B, Val, Claire, Océane, Jaja, Maya, Tobie, Alex, Fanny, pour m'avoir accueillie à bras ouverts à maintes reprises ; notamment pour ces deux semaines de rédaction intense à Arâches. Merci d'avoir été là quand ça n'allait pas, mais aussi pour les heures passées en montagne, les dossards accrochés et les fous-rires. J'ai hâte de vous retrouver.

Enfin, je voudrai prendre le temps pour remercier ma famille, qui a été d'un soutien indéfectible durant ces dernières années, et au-delà. Merci à mes cousins et cousines, Coco, Simon, Ewen, Yuyu, pour les discussions et les rides sur l'autoroute du kiff. Merci tout particulièrement à ma Eno. C'est impossible de te remercier à la hauteur de ta présence et de ton soutien tout au long de ma thèse, tu as été ma soupape, a supporté mes sautes d'humeur, mon mauvais caractère, mes pleurs. Merci pour tout ça, et merci bien sûr pour les énormes fous rires, nos majestueuses balades en montagne, et tant d'autres choses.

Merci à ma grande sœur Éléa, pour ta présence morale sans faille depuis toujours, et ce peu importe le nombre de kilomètres qui nous séparent. Un immense merci pour nos discussions, tes relectures et tes suggestions, et pour ton regard sur le monde, qui m'ont tellement (mais tellement !) enrichie, et permis de développer un regard aussi critique sur mes travaux. Merci d'avoir été là dans toutes mes peines, de si bien me comprendre, et de m'apporter autant d'amour.

Pour terminer, je voulais dire un grand merci à mes parents. Papa, merci pour ta curiosité enfantine sans limite, ton amour des mathématiques et de ce monde, pour ton esprit critique, pour ta rigueur, pour l'amour qui transparaît sans qu'aucun mot ne soit dit, pour la fierté dans ton regard. Maman, merci pour tes mots réconfortants, merci pour ton soutien même quand tu ne comprenais pas ce que je traversais, merci pour la démonstration du don de soi, pour ta gentillesse, ton humour, merci d'être un modèle de résilience et d'abnégation. Merci à tous les deux du fond du cœur, pour tout ce que vous m'avez donné, et continuez de m'apporter.

Sommaire

Liste des figures 12

Liste des tableaux 14

Avant-propos 15

Introduction générale

1	Préambule	**21**
2	“Et le monde devint silencieux”	**22**
3	Remise en cause d’un “déclin global”	**23**
4	Opportunités et défis de la collecte mondiale de données sur la biodiversité	**27**
5	Quantification des changements de biodiversité	**30**
6	Attribution des causes	**32**
7	Implications pour les politiques internationales et la conservation	**34**
8	Enjeux et valeurs autour de la préservation de la biodiversité	**36**
9	“Biodiversité globale”, de quoi parle-t-on ?	**38**
10	Objectifs de recherche et structure de la thèse	**39**
11	Références	**42**

Première partie : La crise de la biodiversité, un consensus controversé ?

Chapitre 1 Sources de confusion dans les tendances de biodiversité à l’échelle mondiale

1	Résumé	**61**
2	Introduction	**63**
3	Material and methods	**67**
4	Results	**71**
5	Discussion	**77**
6	References	**85**

Chapitre 2 **L'illusion de la neutralité scientifique et son rôle dans le débat sur la crise de la biodiversité**

1	Introduction	**97**
2	Éléments réflexifs issus de la philosophie des sciences	**98**
3	Apprentissages et perspectives	**104**
4	Responsabilité sociale des scientifiques	**107**
5	Conclusion	**108**
6	Références	**110**

Deuxième partie : Dynamiques temporelles complexes de la biodiversité, une approche par populations

Chapitre 3 **Non-linéarité et variabilité temporelle des dynamiques de populations de vertébrés à l'échelle mondiale**

1	Résumé	**121**
2	Introduction	**123**
3	Material and methods	**126**
4	Results	**131**
5	Discussion	**137**
6	Conclusion	**141**
7	References	**143**

Troisième partie : Lier pressions et réponses complexes des populations à l'échelle mondiale

Chapitre 4 **Réponses des populations de vertébrés terrestres aux changements de température et d'utilisation des sols à l'échelle mondiale**

1	Résumé	**155**
2	Introduction	**157**
3	Material and methods	**160**
4	Results	**167**
5	Discussion	**171**
6	Conclusion	**175**
7	References	**177**

Discussion générale

1	Rappel des résultats	**187**
2	Limites et perspectives	**189**
3	De la pertinence de questionner les changements à l'échelle globale	**194**
4	De nouveaux contours pour la "biodiversité globale"	**196**
5	Systèmes de domination	**197**
6	Conclusion	**201**
7	Références	**202**

Annexes **207**

Liste des figures

Introduction

Figure 1 Comparaison des bases de données BioTIME et Living Planet Database

Figure 2 Figure conceptuelle et localisation des différentes parties et chapitres

Chapitre 1

Figure 1 Sélection des articles de la revue de la littérature et extraction des métadonnées

Figure 2 Distributions temporelles et taxonomiques des bases de données dans les articles étudiés

Figure 3 Comparaison des approches descendante (*top-down*) et ascendante (*bottom-up*)

Figure 4 Illustration des liens entre données, méthodes et conclusions pour les études se focalisant sur les tendances

Figure 5 Illustration des liens entre données, méthodes et conclusions pour les études se focalisant sur les causes

Chapitre 3

Figure 1 Non-linéarité et variabilité temporelle dans les dynamiques de populations

Figure 2 Classification des trajectoires non-linéaires des 6 437 populations étudiées

Figure 3 Comparaison des classifications linéaires et non-linéaires des 6 347 populations étudiées

Figure 4 Proportions de non-linéarité dans les populations selon les regroupements biogéographiques et taxonomiques

Figure 5 Variabilité temporelle des populations selon les regroupements biogéographiques et taxonomiques

Chapitre 4

Figure 1 Illustration du cadre méthodologique

Figure 2 Distribution des changements de température et d'utilisation des sols dans les données étudiées

Figure 3 Réponse des populations en terme de tendances aux pressions étudiées

Figure 4 Réponse des populations en terme de variabilité temporelle aux pressions étudiées

Liste des tableaux

Chapitre 1

Tableau 1 Aperçu des différentes sources de données identifiées dans les papiers étudiés

Chapitre 4

Tableau 1 Résultats des différents modèles testant l'impact des paramètres étudiés sur les tendances des populations, le caractère non-linéaire de leurs trajectoires et leur variabilité temporelle

Avant-propos

J'ai fait le choix de rédiger ma thèse en français. Néanmoins, celle-ci se compose de quatre chapitres dont trois sont rédigés sous forme d'articles, et, par conséquent, en anglais. Ainsi, dans un souci de cohérence, chaque article rédigé en anglais est précédé d'un résumé en français (les chapitres 1, 3 et 4) .

D'autre part, la rédaction en français implique l'emploi d'une langue au schéma traditionnel où le masculin est au centre en permanence. Une partie de mon travail portant sur la manière dont on perçoit la réalité, je ne peux que souligner les stéréotypes et discriminations sexistes que véhicule une langue aussi genrée que le français. On observe ces dernières années une volonté forte de démasculiniser cette langue, et en définitive notre perception du monde. Cette volonté se manifeste en partie par l'emploi d'une écriture dite inclusive, utilisant le point médian, souvent décrié, mais aussi de nombreux autres stratagèmes. Par exemple, l'emploi de doublets – dire "les chercheuses et les chercheurs", plutôt que juste "les chercheurs" –, l'emploi de doublets abrégés – les chercheureuses –, ou encore l'emploi de formulations épicènes – les scientifiques. Durant la rédaction de ma thèse, j'emploie une approche hybride, tantôt inclusive, tantôt plus traditionnelle. J'avertis donc mes lecteurices qui ne seraient pas familier.e.s de ce genre de coutume que des phrases comme la présente peuvent apparaître. Cependant, si j'ai essayé d'être au maximum inclusive, j'avoue ne pas avoir réussi à me défaire totalement de mes propres constructions. C'est pourquoi j'ai parfois favorisé des formulations que je jugeais peut-être plus élégantes. Je m'excuse pour ces manques ponctuels d'inclusivité par avance, notamment auprès de mes lectrices, mais j'espère que mes propos et réflexions les contrebalanceront.

Enfin, j'ai placé en introduction de chacune des parties de ma thèse des planches d'aquarelle réalisées par mes soins. D'une part, parce que cela me faisait absolument plaisir, si je dois être tout à fait honnête ; mais d'autre part, car je crois fermement en la force des représentations de la science par l'art. Les travaux liant arts et sciences m'ont toujours captivée, depuis les ancestrales planches de Haeckel jusqu'aux merveilleux travaux de Pignocchi. Aussi, ces illustrations m'ont servi de support pour rédiger en annexes (Annexe 5) des résumés vulgarisés de mes travaux, plus accessibles à un public profane.

Bonne lecture !



Introduction générale

« Les mots nous manquent pour dire le plus banal des paysages. Vite à court de phrases, nous sommes incapables de faire le portrait d'une orée. Un pré, déjà, nous met à la peine, que grêlent l'aigremoine, la crise et l'ancolie. Il n'en a pourtant pas toujours été ainsi. Au temps de Goethe et de Humboldt, le rêve d'une "histoire naturelle" attentive à tous les êtres, sans restriction ni distinction aucune, s'autorisait des forces combinées de la science et de la littérature pour élever la "peinture de paysage" au rang de savoir crucial. La galaxie et le lichen, l'homme et le papillon voisinaient alors paisiblement dans un même récit. Aucune créature, aucun phénomène ne possédait sur les autres d'ascendant narratif. Comme les splendeurs les cruautés se valaient. Équitablement audibles, les douleurs appelaient d'unanimes compassions. Ce n'est pas que l'homme comptait peu : c'est que tout comptait infiniment. »

Romain Bertrand, *Le détail du monde, l'art perdu de la description de la nature*, 2019

1 Préambule

Nous avons autour de nous une source infinie d'émerveillement : la diversité du monde vivant. Il fût un temps où la description de cette diversité mêlait les disciplines et les approches, invitant les esprits littéraires, scientifiques, artistes à s'unir pour tenter de capturer le caractère fabuleux, mystérieux de la biosphère qui nous entoure. Ce rapport à la nature, mêlant poésie, art et philosophie à l'observation et la description minutieuse de notre environnement, a peu à peu subi des mutations. Les avancées scientifiques, techniques et industrielles ont radicalement transformé notre perception du vivant. Les civilisations occidentales modernes ont eu tendance à considérer les dons de la nature comme pour acquis, témoignant tantôt d'indifférence, tantôt de mépris. On aggrave ainsi les atteintes aux équilibres et aux ressources d'une biosphère dont on a oublié le caractère précieux et merveilleux. Aujourd'hui, nous constatons que l'exploitation avide et illimitée de ressources limitées compromet la prospérité des futures générations d'habitants de la Terre.

Lorsque j'ai débuté ce travail, je crois que j'étais avant tout animée par un sentiment d'émerveillement devant la complexité des mécanismes qui permettent la richesse de ce monde, couplé à un attrait pour les chiffres et les mathématiques. Cependant, j'ai ces dernières années touché du doigt la complexité et la confusion englobant la notion de déclin de la biodiversité. Je me suis aperçue que résumer la biodiversité à des chiffres, des équations et des indices, dans une forme de quantophrénie qui ne trouve commune mesure, pouvait mener à une perception biaisée de la crise environnementale. J'ai aussi réalisé que "quantifier le déclin de la biodiversité" ne se limite pas à des questions techniques et statistiques, mais inclut également des questions politiques et philosophiques. Face à ces nombreux enjeux, à la fois épistémiques et conceptuels, cette thèse propose de clarifier certaines des questions entourant la "biodiversité globale".

2 “Et le monde devint silencieux”

La question de la crise du vivant ne devrait plus en être une, tant les preuves s’accumulent. Le dernier rapport du WWF indique qu’en moins de 50 ans, la taille moyenne des populations de vertébrés terrestres a diminué de 69 % (WWF, 2022). Sur les quelques 157 000 espèces inscrites sur la liste rouge de l’UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), plus de 44 000 sont menacées d’extinction (UICN, 2024). Selon l’IPBES, la plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques, sur les présumées huit millions d’espèces vivant sur la planète, un million sont menacées d’extinction (IPBES, 2019). Ces estimations et rapports sont appuyés par nombre de publications scientifiques traitant du déclin mondial de la biodiversité sous toutes ses coutures. Une simple recherche avec les mots “crise de la biodiversité” sur n’importe quelle plateforme renvoie des milliers d’articles alarmants, dont l’accumulation conclut irrémédiablement à l’effondrement de la vie sur terre. Les titres, souvent évocateurs, laissent peu de doute quant à l’ampleur de la crise qui se trame : le déclin drastique des insectes est qualifié “d’Armageddon écologique” (Leather, 2018), on parle “d’annihilation biologique” lorsqu’il s’agit de la perte des populations de vertébrés (Ceballos *et al.*, 2017). Les preuves sont telles que l’on parle aujourd’hui d’une sixième extinction de masse, dont l’envergure et la rapidité sont sans précédents (Ceballos *et al.*, 2015 ; Barnosky *et al.*, 2011). Ces changements préoccupants ont été largement attribués aux activités humaines ; et notamment aux désormais tristement célèbres causes majeures de la sixième crise de la biodiversité : les changements climatiques, la dégradation et la modification des habitats, la surexploitation des ressources naturelles, la pollution et l’introduction d’espèces invasives (IPBES, 2019). Il est estimé que 75 % de l’environnement terrestre et 66 % de l’environnement marin sont affectés par les activités humaines (IPBES, 2019), et que 70 % de la perte de la biodiversité observée est due à la production agricole (WWF, 2020).

Au-delà d’une accumulation de preuves dans une forme d’entre-soi, les scientifiques alertent. En 2017, *Le Monde* publie un manifeste paru dans la revue *BioScience* : “le cri d’alarme de quinze mille scientifiques sur l’état de la planète” (Ripple *et al.*, 2017). Le titre original précise “A second notice”. En effet, il s’agit de la seconde sonnette d’alarme, la première ayant été tirée en 1992, soit vingt-cinq ans plus tôt (Kendall *et al.*, 1992). Ainsi comparée à la situation de 1992, la réalité actuelle révèle un double constat : l'échec à résoudre les défis environnementaux, et l'aggravation de ces derniers. Pourtant, les mises en garde modernes ont commencé dès le XVIIIe siècle, à l'aube de l'ère industrielle ; notamment de la part de Thomas Malthus, qui a averti qu'une

population en croissance exponentielle sur une planète finie atteindrait des limites écologiques. Plus tard, en 1962, Rachel Carson publie *Printemps silencieux*, faisant figure de pionnière du mouvement écologique moderne en dénonçant les effets des pesticides et du productivisme agricole sur le vivant. En 1972, le Club de Rome publie *Les limites à la croissance*, qui décrit de manière empirique un déclin de la biodiversité se heurtant de plein fouet à l'augmentation de la population humaine et de la demande de consommation (Meadows *et al*., 1972). En 2009, dans la revue *Ecology and Society*, un groupe de scientifiques dirigé par Johan Rockström publie pour la première fois sur les limites planétaires, définissant neuf processus critiques pour le fonctionnement du système Terre, dont la biodiversité. Pour chaque processus, franchir la limite augmente le risque de déstabiliser irréversiblement l'environnement planétaire, avec des conséquences majeures pour les êtres vivants. En 2023, les neuf processus ont été quantifiés, et on estime que six d'entre eux – y compris la biodiversité – ont été dépassés (Richardson *et al*., 2023).

Il serait possible de poursuivre cet exercice des pages durant, de proposer une nouvelle synthèse de nos connaissances sur les bouleversements que subit la biodiversité, mais là n'est pas mon intention. Ce rappel non-exhaustif a davantage pour vocation de soulever une question qui semble évidente : "le doute est-il encore permis ?" ; alors que la majorité des chercheurs témoignent des altérations environnementales provoquées par l'homme, documentent la perte de biodiversité dans certains écosystèmes, martèlent que la biodiversité est en état d'urgence, signent des tribunes dénonçant l'incapacité des actions menées pour enrayer la crise écologique. Il n'est pas rare, et je ne blâmerai le lecteur si tel est son sentiment, de douter de l'utilité d'une nouvelle étude sur la crise de la biodiversité. Les évidences sont telles que l'on pourrait croire que les préoccupations relèvent davantage du domaine sociétal et politique que du scientifique. Pourtant, loin de l'image communément admise d'une catastrophe indiscutable, "le déclin global de la biodiversité" est aujourd'hui au cœur d'un débat scientifique d'une ampleur surprenante.

3 Remise en cause d'un "déclin global"

Malgré l'omniprésence des constats précédemment énoncés, un certain nombre d'analyses récentes ont suggéré que la biodiversité n'est pas, en moyenne, en déclin. Dès les années 2000, des chercheurs et chercheuses mettent en évidence la possibilité d'une augmentation de la richesse spécifique en raison de taux d'introduction supérieurs aux taux d'extinction ; mais déplorent une homogénéisation de la biodiversité à mesure que des espèces non indigènes se propagent et

remplacent la diversité locale (McKinney & Lockwood, 1999 ; Olden *et al.*, 2004). Ce n'est qu'une dizaine d'années plus tard que la publication de deux articles crée un véritable séisme, et marque le début d'une nouvelle ère de synthèse des données à l'échelle mondiale : "Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss" (Dornelas *et al.*, 2014), et "Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time" (Vellend *et al.*, 2013). Tout en soulignant un renouvellement significatif de la composition en espèces des communautés étudiées, ces analyses n'ont trouvé aucune preuve d'un déclin systématique de la richesse spécifique. Dans cette lignée, d'autres études récentes, basées sur des jeux de données agrégés à l'échelle du globe, ont démontré qu'il existe un nombre plutôt équilibré de tendances de populations en augmentation et en diminution dans le monde (Dornelas *et al*., 2019 ; Daskalova *et al.*, 2020). Au-delà, certains rapportent même que 98,6 % des populations de vertébrés ne présentent aucune variation notable, et concluent que de nombreux systèmes semblent être globalement "stables" ou "en voie d'amélioration" (Leung *et al.*, 2020).

La littérature florissante à ce sujet offre une perspective nouvelle qui contredit le narratif traditionnel du déclin global (Buschke *et al*., 2021 ; Puurtinen *et al.,* 2022 ; Dornelas *et al.,* 2023 ; Hébert & Gravel, 2023). Ces approches mettent en avant l'idée que les changements de biodiversité sont complexes et variés, tout en suggérant que l'image globale se dessine à travers un équilibre entre gains et pertes (Outhwaite *et al.*, 2020 ; Dornelas *et al.*, 2018 ; Leung *et al.*, 2017 ; van Klink *et al.*, 2020 ; Blowes *et al.*, 2019). En somme, nous assistons à l'émergence d'une nouvelle séquence concernant la crise de la biodiversité. Les défenseurs de cette nouvelle vision revendiquent clairement la nécessité d'utiliser de nouvelles méthodes et approches pour comprendre et expliquer les changements de biodiversité (Johnson *et al.*, 2024). Ce faisant, ils soulignent que les indices globaux dissimulent d'importantes hétérogénéités régionales et spécifiques, et sont susceptibles d'être biaisés par les hypothèses formulées lors de leur calcul (Buschke *et al.*, 2021 ; Leung *et al.*, 2020).

Seulement, ces résultats contre-intuitifs et ces divergences avec ce qui était communément admis ont suscité une grande controverse au sein de la communauté scientifique. Les critiques de ces synthèses questionnent notamment les données et les méthodes employées, faisant valoir que les séries temporelles utilisées ne sont pas spatialement représentatives de la répartition de la biodiversité dans le monde (Cardinale, 2014), ou encore qu'elles sont dépourvues de références historiques (Gonzalez *et al.*, 2016), ce qui rend impossible une caractérisation précise des changements de la biodiversité. Bien entendu, la dimension technique est centrale. Cependant, si ce

débat sur l'interprétation des données devient aussi intense, c'est en partie parce qu'il touche au fondement même des sciences de la conservation, à savoir que les activités humaines provoquent des déclins majeurs de la biodiversité mondiale (Ripple *et al.*, 2017). En outre, il relève de dimensions qui dépassent le domaine technique, s'aventurant près de la frontière entre débats moraux et scientifiques. Une tribune du *Monde* signée Stéphane Foucart titrait d'ailleurs en mai 2021 "Le "biodiversité-scepticisme", plus discret que celui contre le dérèglement climatique, est en un sens bien plus inquiétant", réfutant de manière cinglante cette nouvelle vision. À juste titre, une des premières craintes est la réutilisation des résultats présentant des tendances balancées dans des discours de modération de la crise, à l'instar de ce qui a pu être observé pour les questions climatiques – le climato-scepticisme étant en partie né de la croyance qu'il existait des désaccords significatifs sur le réchauffement climatique parmi les scientifiques (Leiserowitz *et al.*, 2013 ; Joslyn & LeClerc, 2016).

Sur le plan épistémologique, ces divergences soulèvent des questions fondamentales sur la nature de la connaissance scientifique et la manière dont elle est construite. Les questions éthiques et les valeurs des scientifiques jouent probablement un rôle non négligeable dans l'interprétation des données et la formulation des politiques de conservation. Cette tension entre objectivité scientifique et engagement éthique reflète une réalité épistémologique où la science – et notamment la science de la conservation – est indissociable des valeurs humaines qui la sous-tendent, rappelant les débats entre réalisme et constructivisme scientifique et l'influence des paradigmes, tels que discutés par Thomas Kuhn ou Helen Longino.

La quantification de la crise de la biodiversité est ainsi un sujet épineux et passionnant, mais complexe. Les divergences significatives quant à l'étendue des changements de biodiversité à l'échelle mondiale soulèvent des questions méthodologiques, épistémologiques et éthiques cruciales. En témoignent les vives discussions autour de ce que devrait être, ou non, l'image globale des changements de biodiversité à l'échelle mondiale, nous nous situons à un carrefour critique et, plus que jamais, il est urgent de clarifier comment la biodiversité évolue en réponse à quels facteurs de changements globaux. Le sujet est vertigineux ; mais plutôt que de susciter la peur, ce sentiment de vertige doit servir de moteur pour questionner nos certitudes, et réfléchir à la manière dont sont produites nos connaissances et nos perceptions de la crise de la biodiversité. La construction de l'image de la biodiversité globale résulte de nombreuses étapes en interdépendance, dont les liens sont encore trop peu explorés, et au sein desquelles persistent de nombreuses zones d'ombre. Notamment, les données de biodiversité, le calcul de mesures de changement, la quantification des biais et des incertitudes d'estimation, l'attribution des causes, la communication des avancées, et les



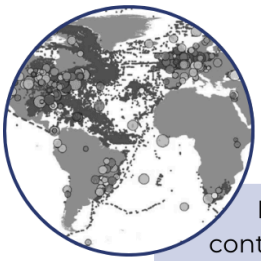
La **Living Planet Database** est la base de données employées par le WWF pour compiler l'Indice Planète Vivante. Elle comprend des séries temporelles de suivi d'abondance de populations de **vertébrés** dans le monde entier. Les séries temporelles contiennent *a minima* deux relevés effectués à deux dates différentes. Les données sont issues d'une compilation d'informations provenant à la fois de la littérature scientifique et de la littérature grise. Les méthodes d'enquête et les zones d'étude varient d'une série temporelle à l'autre, mais restent cohérentes au sein d'une même série.

Prévalence **terrestre**

32 680 séries temporelles

4 923 espèces

1950 - 2022



La base de données **BioTIME** (Dornelas *et al.*, 2018) contient des enregistrements d'abondance d'espèces au sein de communautés écologiques, aussi bien sur des espèces de **vertébrés** que d'**invertébrés**. Les méthodes d'enquête varient mais sont cohérentes au sein des études. La structure de cette base de données requiert davantage de temps pour extraire les séries temporelles de populations, notamment car les données brutes ne tiennent pas compte de la variation de l'effort d'échantillonnage dans le temps. Il est ainsi d'usage de redéfinir la résolution spatiale des données et d'utiliser des processus de raréfaction basé sur l'effort d'échantillonnage afin d'extraire les séries temporelles (Dornelas *et al.*, 2013 ; Blowes *et al.*, 2019 ; Jones *et al.*, 2020).

Prévalence **marine**

361 études
12 millions d'enregistrements d'abondance

50 000 espèces

1874 - 2018

Figure 1. Description de deux bases de données couramment utilisées dans les synthèses mondiales de biodiversité.

interconnexions entre instances politiques, sciences et sociétés sont autant d'éléments qui présentent des lacunes majeures et requièrent davantage d'attention. La suite de cette introduction propose d'expliciter ces lacunes.

4 Opportunités et défis de la collecte mondiale de données sur la biodiversité

Compilation de bases de données à l'échelle mondiale

Les compilations récentes de séries temporelles de biodiversité de populations à long terme (LPI, 2016 ; Santini *et al.*, 2018 ; van Klink *et al.*, 2021 ; Dornelas *et al.*, 2018), ainsi que les données sur les traits des espèces (Bjorkman *et al*., 2018 ; Myhrvold *et al*., 2015 ; Kattge *et al*., 2020) et sur les changements environnementaux d'origine humaine (Bowler *et al*., 2020 ; Venter *et al*., 2016), présentent une formidable opportunité de tester quantitativement les facteurs expliquant les changements de la biodiversité à travers le monde (Franklin *et al*., 2016 ; Hampton *et al*., 2013 ; Wüest *et al*., 2020). La plupart des analyses mondiales de la dynamique de la biodiversité semblent reposer sur deux ensembles de données alternatifs disponibles en libre-accès, à savoir la Living Planet Database (LPD) (LPI, 2016) et la base de données BioTIME (Dornelas *et al*., 2018). La description du contenu de ces bases est présentée en Figure 1.

D'une manière générale, les données sont collectées selon des méthodologies variées, et résultent en des mesures de recensement hétérogènes – recensement des individus (Loh *et al.*, 2005), évaluation de leur présence (GBIF, 2020) ou de leur densité (Santini *et al*., 2018). De plus, étant donné que la sélection des sites d'étude ne se fait pas de manière aléatoire, la nature des changements évalués est elle aussi hétérogène (Fournier *et al*., 2019). Dans le domaine de la conservation par exemple, le suivi des populations et des communautés commence souvent lorsqu'un déclin est déjà amorcé. Dans des recherches comportementales ou évolutives, ce sont au contraire les sites où la richesse spécifique est élevée qui ont tendance à être privilégiés. Enfin, la surveillance à long terme entraîne un choix envers des sites où les menaces sont minimes, afin de garantir la continuité des programmes de suivi, ce qui exclut les sites où un développement humain majeur est projeté dans un avenir proche. Les agrégations de données à l'échelle mondiale, en reposant sur une diversité de sources, créent ainsi des références composites, caractérisées par une hétérogénéité notable dans l'identité des individus suivis, les méthodes de comptage employées (et

leurs éventuels biais), leur taxonomie, leur couverture temporelle ainsi que leur localisation géographique. Or, les échelles temporelles, spatiales et taxonomiques d'investigation influencent la direction et l'ampleur des changements de biodiversité détectés (Chase *et al.*, 2019 ; Jarzyna & Jetz, 2018 ; Levin, 1992 ; Whittaker *et al.*, 2005). Même si nous disposons maintenant de plus de données sur la biodiversité que jamais auparavant, des informations sont toujours manquantes ; cela complique la quantification des tendances de la biodiversité sur de larges échelles d'espace et de temps, et peut entraîner des biais dans les résultats des études.

Lacunes géographiques et taxonomiques des données

Les problèmes de représentations géographiques et taxonomiques figurent parmi les inconvénients majeurs lorsque les estimations sont générées à partir de données empiriques. S'il est humainement et techniquement impossible d'appréhender et de suivre la biodiversité dans son ensemble ; une combinaison adaptée des informations dont nous disposons devrait nous permettre d'obtenir une représentation réaliste de la situation. En principe, une quantification correcte des changements de biodiversité devrait reposer sur des données temporelles et spatiales couvrant la plupart des taxons de la Terre et réparties dans l'ensemble des biomes. En pratique néanmoins, on observe d'importantes disparités. L'Europe et l'Amérique du Nord sont les continents présentant la plus forte densité d'évaluations (Boakes *et al.*, 2010 ; Saha *et al.*, 2018 ; Manes *et al.*, 2021), tandis que les informations sont moins disponibles dans les tropiques (Feeley & Silman, 2011 ; Saha *et al.*, 2018) ou dans des régions actuellement sous pression, telles que l'Arctique, qui connaît des hausses de température parmi les plus élevées (Pereira *et al.*, 2012 ; IPCC, 2021). En ce qui concerne les groupes taxonomiques, les organismes terrestres, et en particulier les vertébrés, sont bien plus représentés et étudiés que les invertébrés et les espèces vivant en haute mer ou sous la surface du sol (Manes *et al*., 2021 ; Pereira *et al.*, 2012 ; Theobald *et al.*, 2015 ; Davison *et al*., 2021 ; Troudet *et al*., 2017). Ces lacunes géographiques et taxonomiques dans la surveillance de la biodiversité résultent du déficit de Linné ou *Linnean shortfall* – la biodiversité de la Terre n'a pas encore été entièrement échantillonnée et classifiée – et du déficit de Wallace ou *Wallacean shortfall* – nous n'avons pas de données de distribution complètes pour toutes les espèces connues (Whittaker *et al*., 2005 ; Brito, 2010 ; Hortal *et al*., 2015). La variabilité dans la qualité et l'abondance des données existantes introduisent potentiellement du bruit et des erreurs dans les synthèses de biodiversité ; et il convient alors de tenir compte de cette variabilité lors de l'estimation et de la quantification des changements (Franklin *et al*. 2017 ; Serra-Diaz *et al*. 2017).

Biais temporels

La quantification des changements de biodiversité se confronte aussi nécessairement à des questions temporelles, puisque lesdits changements sont évalués dans le temps. Seulement, si les discours s'accordent concernant les biais taxonomiques et géographiques, les discours divergent concernant l'impact de la longueur des séries temporelles utilisées sur l'estimation des tendances de biodiversité. Si certains affirment que les tendances ne sont pas affectées (Vellend *et al*., 2013), d'autres ont montré que le pourcentage de déclin augmentait avec la longueur des séries temporelles (Gonzalez *et al*., 2016) ; ou encore que les séries temporelles courtes présentaient davantage de tendances extrêmes que des séries temporelles longues (Leung *et al.*, 2020). Il semble néanmoins qu'il y ait un accord sur le fait que la détection des tendances est plus difficile avec de courtes séries temporelles, et que celles-ci ont tendance à biaiser les estimations (Humbert *et al.*, 2009 ; Magurran *et al*., 2010 ; Arkilanian *et al*., 2020). Étonnement, on s'aperçoit que si cette question de la temporalité est au cœur des controverses (Cardinale *et al*., 2016 ; Loreau *et al.*, 2022), les efforts pour l'intégrer dans les analyses statistiques sont encore rares.

Une autre difficulté réside dans l'importance de la prise en compte d'une valeur de référence pour renseigner sur la signification réelle d'une tendance temporelle. Le choix de la référence est en effet à même d'affecter l'estimation qui est faite des changements (Duchenne *et al*., 2022). De plus, en théorie, l'état de référence pour chaque population devrait être l'état de cette population avant toute influence anthropique. Si nous connaissons l'état de référence d'une population, nous pouvons travailler pour la restaurer. Seulement, il nous est difficile d'accéder aux états antérieurs aux changements anthropiques, puisque la plupart des programmes de surveillance de la biodiversité ont été mis en place à la fin du XXe siècle, soit bien après que les pressions anthropiques aient atteint ne serait-ce que la moitié de leur ampleur actuelle ; ce qui fait des lacunes temporelles dans les données parmi les plus difficiles à combler. Enfin, sans ces données, il est fréquent que la référence, le niveau "normal", soit alors assimilée à ce que les scientifiques ont connu au début de leur carrière. Daniel Pauly introduit en 1995 le syndrôme du changement de référence (*shifting baseline syndrome*), qui illustre ainsi une forme d'accommodement collectif au déclin des ressources, du fait de la succession des observateurs.

Cependant, en connaissant l'ensemble de ces biais possibles et en confrontant les données de biodiversité disponibles sur des périodes réfléchies avec les trajectoires historiques des changements globaux, nous pouvons espérer améliorer nos connaissances en fournissant un contexte à long terme aux données de biodiversité récemment collectées.

5 Quantification des changements de biodiversité

La prépondérance des approches linéaires

Il existe une multitude de manières d'appréhender les changements de biodiversité à l'échelle mondiale. Néanmoins, l'une des approches les plus populaires – et aussi, une des approches les plus médiatisées et relayées auprès de l'opinion publique – est l'utilisation d'indicateurs de changement globaux. Parmi ceux-ci, l'Indice Planète Vivante (IPV) (Loh *et al*., 2005 ; McRae *et al*., 2017) est certainement le plus utilisé. Ce dernier agrège et moyenne les taux de croissance ou de décroissance de populations de vertébrés par rapport à l'année 1970, considérée comme année de référence (Loh *et al*., 2005). Comme souligné plus haut, ce type d'indicateur a été largement décrié dans les débats questionnant l'ampleur des changements de biodiversité, pointant notamment son caractère agrégatif, masquant d'importantes hétérogénéités. Une autre approche couramment utilisée consiste à quantifier des tendances individuelles et à regarder les différentes proportions de tendances croissantes, décroissantes ou neutres, par exemple par l'interprétation de la pente d'une régression linéaire ou bien au travers d'un pourcentage annuel de variation d'abondance d'une population sur une période donnée (Inger *et al*., 2015 ; Christensen *et al*., 2014 ; Seibold *et al*., 2019). Certaines analyses emploient des modèles plus avancés (Leung *et al.*, 2017 ; Daskalova *et al.*, 2020), permettant de rendre compte explicitement de la différence entre l'erreur de mesure (imprécision de l'observation elle-même pendant les enquêtes de terrain) et l'erreur de processus (mécanismes qui ne sont pas mis en œuvre dans le modèle) par exemple (Humbert *et al*., 2009 ; Dornelas *et al*., 2013).

Toutes ces méthodes ont cependant ceci de commun qu'elles utilisent des approches linéaires, et permettent seulement une interprétation des changements limitée à trois possibilités : un déclin, une augmentation, ou bien une absence de changement. Seulement, en se concentrant uniquement sur la direction générale des trajectoires de population et sur leurs ampleurs, ces modèles pourraient passer à côté d'informations essentielles pour décrire la dynamique des populations (Rigal *et al*., 2020). Bien entendu, il ne s'agit pas là de remettre en question la valeur fondamentale des nombreuses études sur les changements de la biodiversité mondiale qui utilisent des approches linéaires. Cependant, la perception générale selon laquelle une population est "stable" lorsque sa dynamique ne peut être caractérisée par un déclin linéaire est dangereuse. Une absence de détection de changement dans la tendance linéaire ne signifie pas qu'il n'y a pas de changements dans d'autres composantes. C'est pourquoi, de la même manière que les indices

globaux masquent des hétérogénéités dans les tendances, l'évaluation systématique au travers d'approches linéaires peut masquer des hétérogénéités dans d'autres composantes des trajectoires.

Importance de la non-linéarité

Un des aspects peu étudiés des dynamiques mondiales de la biodiversité est la non-linéarité des dynamiques, entendue ici comme une inflexion dans les trajectoires, c'est-à-dire un changement dans la vitesse de l'évolution, à travers des processus accélérés ou décélérés. Or, de telles informations peuvent se révéler utiles afin de qualifier les changements de biodiversité : par exemple, un déclin décéléré pourrait représenter les prémices d'un regain, tandis qu'un déclin accéléré témoignerait plutôt d'une chute drastique. De plus, la non-linéarité est un attendu des dynamiques de biodiversité. En effet, les moteurs des trajectoires des populations suivent eux-mêmes des trajectoires non linéaires, comme l'illustre le concept de "grande accélération", qui désigne l'amplification brutale - et non-linéaire - depuis les années 1980 de l'ensemble des processus d'origine humaine conduisant à modifier l'environnement (Steffen *et al*., 2015). En outre, la non-linéarité a déjà été observée à de larges échelles spatiales et temporelles dans les populations d'arthropodes (Duchenne *et al*., 2022), d'oiseaux (Rigal *et al.*, 2020) ou de poissons (Pélissié *et al.*, 2023) ; mais également dans la dynamique des communautés (Penny *et al*., 2023). Pourtant, l'étendue et la distribution des trajectoires non linéaires des populations à l'échelle mondiale ont été pour le moment largement négligées.

Importance de la variabilité

Outre les trajectoires non linéaires, la variabilité temporelle est un autre aspect négligé des dynamiques de la biodiversité mondiale. La variabilité temporelle est un estimateur courant de la stabilité écologique, présentant de multiples facettes dont les définitions alternatives incluent par exemple la résistance aux changements environnementaux ou la résilience (Pimm, 1984 ; McCann, 2000 ; Donohue *et al*., 2016 ; Kéfi *et al*., 2019). L'augmentation de la variabilité a longtemps été identifiée comme une perte de stabilité dans les systèmes écologiques (Grimm et Wissel, 1997), voire comme la signature d'un effondrement écologique brutal (Scheffer *et al*., 2009 ; Hughes *et al*., 2013). Dès lors, la variabilité dans l'abondance d'une population devrait pouvoir servir d'indicateur de la vulnérabilité potentielle de celle-ci (Mrowicki *et al*., 2016). Par ailleurs, des populations présentant de fortes variations d'abondance peuvent présenter un risque potentiel d'extinction, surtout si leur abondance est faible. On parle de stochasticité démographique en dynamique des

populations : lorsqu'il y a peu d'individus, la probabilité que ces individus ne se reproduisent pas peut devenir suffisamment forte pour que la population s'éteigne. Pourtant, malgré son importance, cette variabilité dans l'abondance reste peu étudiée à l'échelle des populations, au profit des tendances linéaires. On peut voir ici l'héritage des paradigmes de la conservation de Caughley qui, en 1994, déplorait une dichotomie entre le paradigme des populations "déclinantes" – qui s'intéresse à la baisse des effectifs d'une population –, et le paradigme des "petites" populations – qui se préoccupe des menaces qui pèsent sur des populations de faible effectifs. Il soulignait par ailleurs que chacun de ces deux piliers de la conservation présente des défauts contradictoires vis-à-vis de l'action. L'étude des populations en déclin souffre de l'absence de fondements théoriques clairs, et de la multiplicité des facteurs de stress agissant simultanément à différentes échelles spatiales et temporelles (voir la section 6 ci-après) ; et l'étude des "petites" populations repose sur des fondements théoriques permettant de guider l'action, mais éloigne d'une intervention sur les causes réelles d'extinction. Ainsi, Caughley prévoyait déjà qu'un "mélange prudent des deux [paradigmes] pourrait bien conduire à une réduction du rythme auquel les espèces disparaissent actuellement" (Caughley, 1994).

6 Attribution des causes

In fine, d'un point de vue de la conservation, la quantification des changements de la biodiversité est inutile si elle est réalisée sans lien avec les causes de la dégradation et les processus biologiques impliqués. En effet, la catastrophe écologique en cours n'est qu'une conséquence logique d'un système de prédation généralisé qui vise l'accroissement sans fin du capital. C'est le principe même de fonctionnement de cette "méga-machine" (Scheidler, 2020) qui a conduit à une "grande accélération" des activités humaines (Steffen *et al*., 2015), dont découlent les cinq causes majeures des changements de biodiversité décrites dans la littérature : les changements climatiques, la dégradation et la modification des habitats, la surexploitation des ressources naturelles, la pollution et l'introduction d'espèces invasives (Pimm *et al*., 2006 ; Pereira *et al*., 2012 ; Pievani, 2014 ; Ceballos *et al*., 2015 ; IPBES, 2019). En questionnant l'impact de ces "causes majeures" sur les changements de biodiversité à l'échelle mondiale, il ne faut donc pas perdre de vue que nous occultons en réalité les causes distales de la crise environnementale en nous concentrant sur ses causes proximales.

Dans la littérature, les études questionnant l'impact du changement climatique sur la biodiversité se sont intéressées à différents niveaux écologiques. Ces études ont examiné les

réponses à l'échelle individuelle, en observant par exemple les modifications physiologiques (Willis & Bhagwat, 2009) ; à l'échelle des espèces, en étudiant les changements d'aires de répartition (Paprocki *et al*., 2014 ; Erauskin-Extramiana *et al*., 2020 ; Pélissié *et al*., 2022) ou de phénologie (Wolf *et al*., 2017 ; Du *et al*., 2019 ; Radchuk *et al*., 2019) ; et enfin à l'échelle des communautés, en analysant les changements dans les relations interspécifiques (Gilman *et al*., 2010 ; Walther, 2010). De la même manière, il a été montré que les changements d'utilisation des terres et la fragmentation des habitats affectent une diversité de processus écologiques. La conversion des habitats naturels en terres agricoles a conduit au déclin de nombreuses espèces communes (Donald *et al*., 2006 ; Gaston & Fuller, 2007 ; Rigal *et al*., 2023) et rares (Clark & Tilman, 2008), homogénéisant ainsi les communautés écologiques en créant des conditions environnementales où seules certaines espèces peuvent survivre (Smart *et al*., 2006 ; Vellend *et al*., 2007). La propagation des espèces invasives a également été associée à l'homogénéisation biotique dans les écosystèmes terrestres et aquatiques (Kortz & Magurran, 2019 ; Magurran *et al*., 2015 ; Muthukrishnan & Larkin, 2020).

Cependant, les réponses des différents niveaux écologiques à des moteurs spécifiques sont principalement documentées à l'échelle locale ou régionale, au travers de régions ou de groupes spécifiques (Rigal *et al*., 2023 ; Newbold *et al*., 2020), de sorte que la compréhension de la manière dont les moteurs des changements globaux s'agrègent et influencent les dynamiques hétérogènes de biodiversité à l'échelle mondiale est encore limitée. Aussi, la majorité des études se concentre sur l'évaluation d'un seul facteur, alors qu'il a été montré que les différents moteurs des changements de la biodiversité n'agissent pas de manière isolée ; et n'ont pas seulement un effet additif, mais peuvent aussi bien agir en synergie que de façon antagoniste (Dawson *et al*., 2011 ; Brook *et al*., 2008 ; Findell *et al*., 2017 ; Bowler *et al*., 2020 ; Bellard *et al*., 2022). De plus, jusqu'il y a peu, la majorité des études se bornait à des considérations spatiales, au travers d'analyses dites "*space-for-time*", qui reposent sur l'idée que des différences observées entre plusieurs sites géographiques peuvent être interprétées comme des différences temporelles (Pickett *et al*., 1989 ; Lovell *et al*., 2023). Cependant, ces analyses ont montré leurs limites : par exemple, tous les sites ne représentent pas forcément parfaitement les étapes successives d'un même processus temporel (Damgaard *et al*., 2019). L'écologie temporelle revêt pourtant une importance capitale, puisque les changements étudiés s'opèrent au fil du temps (Wolkovich *et al*., 2014). Aujourd'hui, grâce à l'essor des compilations de données temporelles à large échelle, il devient possible d'explorer la dimension temporelle au côté de la dimension spatiale, offrant la possibilité d'une compréhension plus riche des liens entre dynamiques de la biodiversité et pressions anthropiques.

Pour autant, le couplage entre pressions et réponses dans le temps et dans l'espace regorge de défis. Les disparités dans les données de biodiversité explicitées précédemment créent des décalages entre l'effort de recherche et l'intensité des changements globaux à travers le monde. Par exemple, l'Arctique connaît les taux de réchauffement climatique les plus élevés du globe, mais reste sous-étudié en raison de son climat extrême, des distances de voyage et des défis logistiques (IPCC, 2021 ; Rantanen *et al*., 2022). De plus, la résolution spatiale des données sur la biodiversité peut ne pas capturer les effets des moteurs agissant à des échelles spatiales plus grandes. Aussi, alors que les effets du changement d'utilisation des terres sur la biodiversité diminuent à mesure que la zone d'étude augmente (Chase *et al*. 2018), les impacts du changement climatique sont probablement plus importants à des échelles spatiales plus grandes (Keil *et al*., 2012). Cela complique davantage la prise en compte des effets simultanés de différents types de pressions.

De la même manière, des décalages dans la résolution temporelle et les périodes couvertes par les données peuvent constituer un obstacle à toute tentative d'attribution des causes. Les données de suivi de la biodiversité commencent souvent après les pics d'intensité des facteurs de changement, créant ainsi possiblement un décalage entre le moment où l'impact de ces facteurs était le plus grand et celui où nous en observons les effets (Mihoub *et al.*, 2017). Ces décalages peuvent conduire à une sous-estimation des effets réels du changement global sur la biodiversité, compliquant ainsi les efforts de conservation. Ces éléments soulignent l'importance d'incorporer des références historiques lors de l'évaluation des liens entre pressions et réponses à l'échelle globale, afin de mieux contextualiser les données actuelles et de fournir une image plus précise des impacts du changement global sur les écosystèmes (Bjorkman & Vellend, 2010 ; Mihoub *et al*., 2017).

7 Implications pour les politiques internationales et la conservation

Si l'on cherche à comprendre et caractériser tous ces changements, c'est aussi pour *préserver* et *protéger* la biodiversité. Dès le XIXe siècle, les luttes environnementales et écologiques ont cherché à *préserver* ou bien à *protéger* la nature à des échelles locales. On peut distinguer deux mouvements historiques, dont le premier, intellectuel et artiste, d'inspiration romantique, cherchait à préserver le sauvage, le pittoresque, ou des représentations de la nature qui correspondaient à une certaine esthétique. Ceci a donné lieu à des mobilisations afin d'obtenir une

protection juridique pour ces espaces. C'est ainsi qu'en 1861 par exemple est créé l'un des premiers espaces protégés au monde : la forêt de Fontainebleau ; grâce au peintre Théodore Rousseau, avec le soutien de maints artistes et intellectuels. Le second mouvement s'est plutôt illustré dans une résistance contre la destruction de sites, de ressources, de terres habitées, face à des logiques de prédation et d'exploitation, comme ce fut le cas en France lors de la lutte sur le plateau du Larzac par exemple. À partir de 1971, des paysans locaux avaient lutté contre un projet d'extension d'un camp militaire, qui s'était soldé par un abandon en 1981, annoncé par François Mitterrand, alors tout juste élu président de la République.

Ces mobilisations ont évolué avec l'émergence d'une écologie scientifique plus pragmatique, apportant des bases solides pour la gestion des espèces et des écosystèmes menacés. De plus, aujourd'hui, c'est non seulement à des échelles locales mais aussi internationales que l'on assiste à l'incorporation de ces enjeux de préservation dans la législation.

La Conférence des Parties sur la Biodiversité des Nations Unies par exemple repose directement sur notre compréhension approfondie des dynamiques globales de la biodiversité. Le premier sommet de la Terre s'est tenu à Rio en 1992. C'est alors qu'avait été adoptée la convention sur la diversité biologique, ainsi que l'agenda 21 ; un programme d'actions à mettre en œuvre par les gouvernements au cours du XXIe siècle. En 2010, lors de la conférence mondiale sur la biodiversité se tenant à Nagoya, ont été fixés les objectifs d'Aichi, visant à lutter contre la perte de biodiversité dans le monde entier et à en atténuer les effets. Sur les 20 objectifs, seuls six ont été partiellement atteints. En décembre 2022, lors de la COP15 à Montréal, de nouveaux objectifs ont été fixés, dont beaucoup reposent sur la quantification des changements de biodiversité à l'échelle mondiale. Dans ce contexte, la caractérisation de l'état de la biodiversité et de l'impact des moteurs de changement représente donc une étape clé pour prendre des mesures et "infléchir la courbe de la perte de biodiversité" (Tekwa *et al*., 2023). Les enjeux de la crise de la biodiversité revêtent ainsi une dimension profondément politique, ce qui rend le rôle de la science d'autant plus crucial, et souligne l'importance de résoudre les défis inhérents à l'obtention d'estimations précises ; car ces évaluations auront des répercussions significatives sur les politiques de conservation et les actions mondiales visant à préserver la biodiversité.

Aujourd'hui, ce sont les indices de biodiversité tels que l'indice planète vivante (IPV) (Loh *et al*., 2005 ; McRae *et al*., 2017) qui sont principalement utilisés dans les évaluations mondiales et les scénarios pour l'avenir (IPBES, 2019). Toutefois, comme il a été démontré ci-dessus, ces indices peuvent masquer une importante hétérogénéité dans les tendances de la biodiversité, et sont

susceptibles d'être biaisés par les hypothèses formulées lors de leur calcul, les fluctuations aléatoires et les lacunes dans les données (Buschke *et al.*, 2021 ; Leung *et al*., 2020). De même, les tendances hétérogènes des populations étant principalement étudiées de manière linéaire, cela amplifie le risque de ne pas remarquer les déclins de la biodiversité suffisamment tôt pour pouvoir les inverser, et limite la possibilité d'identifier des stratégies de conservation efficaces. En quantifiant la nuance et la distribution complète des impacts des facteurs du changement global sur la biodiversité, nous serons probablement mieux à même de comprendre les changements en cours, et d'informer les politiques de conservation de manière éclairée.

8 Enjeux et valeurs autour de la préservation de la biodiversité

Je le disais plus tôt, l'intensité du débat sur la nature des changements de biodiversité à l'échelle globale est probablement dûe en partie au fait qu'il touche au fondement même de la science de la conservation. En tant que discipline, son objectif principal est de trouver des solutions pour éviter l'extinction des espèces et maintenir les écosystèmes dont dépendent nos sociétés (Pearson, 2016). Ainsi, dès sa création, la science de la conservation se veut orientée. Par ailleurs, dans *What Is Conservation Biology*, l'un des articles qui fonde la discipline publié en 1985, Michael Soulé énonce que le postulat le plus fondamental de tous est que la biodiversité a une valeur intrinsèque, indépendamment de sa valeur utilitaire. C'est une vision qui sera partagée par de nombreux écologues, dont, pour ne citer qu'eux, Rachel Carson et Aldo Leopold. Cependant, en affirmant que la valeur intrinsèque de la biodiversité est l'une des raisons pour lesquelles nous devrions la conserver, ils vont bien au-delà de ce qui est attendu d'un argumentaire scientifique. En effet, cette affirmation est non vérifiable : il n'existe aucun moyen scientifique de "prouver" que les organismes vivants (non-humains comme humains par ailleurs) ont une valeur en eux-mêmes.

D'autres raisons sont avancées pour justifier ce qui motive à préserver la biodiversité. Dans son ouvrage *The idea of biodiversity* (1996), David Takacs recueille les propos de nombreux scientifiques à ce sujet, et synthétise les valeurs qui engendrent la volonté de conservation chez les biologistes dans une partie consacrée. À la valeur intrinsèque de la biodiversité comme moteur de conservation, il ajoute tout d'abord ce qu'il appelle la valeur scientifique ; stipulant que "si nous reconnaissons la science et ses objectifs comme des biens incontestables et primordiaux, alors cette valeur transcende la simple préférence subjective". Il décrit ensuite les valeurs écologique,

"d'aménité sociale", et économique ; qui justifient toutes trois la préservation de la nature par une vision utilitariste. La notion de "services écosystémiques", idée selon laquelle la nature nous rend des services, va contribuer à rendre populaire cette approche de la valorisation de la nature. Ce concept, proposé par des scientifiques dans les années 1990, sera notamment médiatisé et largement diffusé à partir de 2005 par le Millenium Ecosystem Assessment (Lele *et al*., 2013). Enfin, on peut identifier une dernière catégorie de valeurs, regroupant ce que Takacs appelle la biophilie, la valeur de transformation, la valeur esthétique, et enfin, la valeur spirituelle. Ces valeurs traitent toutes de notre rapport à la nature et de notre adoration pour celle-ci.

Lors de la construction d'une image globale de la biodiversité, ce sont ainsi de nombreux paramètres qui sont susceptibles d'influencer notre perception, relevant à la fois de la science en elle-même – pourquoi la science de la conservation existe-t-elle ? –, mais aussi des scientifiques en tant que personnes – pourquoi décide-t-on de travailler sur la biodiversité ? Partir du postulat que la science est par essence neutre, et, en conséquence, ne pas questionner les motivations des chercheuses et chercheurs, me semble en ce sens être une erreur. En effet, dans la littérature, seules les questions techniques sont abordées lorsqu'il s'agit de s'exprimer sur les constats des changements globaux de biodiversité. Cependant, ne pas prendre en compte les biais intrinsèques des scientifiques, leurs valeurs, ainsi que leurs opinions dans l'analyse des résultats compromet probablement notre capacité à fournir une évaluation juste et cohérente des changements globaux. En effet, les valeurs des chercheurs et chercheuses peuvent orienter les questions de recherche vers des problématiques perçues comme urgentes ou moralement impératives, et les décisions sur la manière de présenter les résultats peuvent être influencées par un désir de susciter une action politique ou publique.

Enfin, lesdites opinions et valeurs des scientifiques sont elles-mêmes en partie influencées par la société et les médias, qui sont eux-mêmes en partie nourris par les résultats scientifiques. Ces relations d'interdépendance créent un flou et des zones d'ombres, puisque le terme de biodiversité s'est largement imposé, bien au-delà du milieu scientifique. En conséquence, il devient difficile de faire le tri dans la multiplicité des discours. Reconnaître ces dimensions épistémologiques et éthiques est essentiel pour une compréhension plus nuancée et rigoureuse des dynamiques de la biodiversité mondiale et pour la formulation de réponses appropriées à la crise de la biodiversité.

9 “Biodiversité globale”, de quoi parle-t-on ?

J’aurai pu commencer cette introduction en définissant la “biodiversité”, mais, ce faisant, je prenais le risque d'orienter les idées du lecteur vers une seule image de la nature. J’ai préféré laisser la place aux multiples images et significations que nous pouvons trouver dans le monde naturel. Ceci étant dit, les multiples significations du terme “biodiversité” peuvent porter à confusion (Díaz & Malhi, 2022 ; Mammola *et al*., 2023) ; c’est pourquoi je propose de clarifier le niveau opérationnel qui sera principalement utilisé dans cette thèse.

La définition de la biodiversité a été établie au sommet de Rio en 1992 : “*la diversité biologique est la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins, et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celles des écosystèmes*”. La biodiversité résulte donc de la diversité des formes et des modes de vie sur Terre. Il est d’usage de la définir à trois niveaux hiérarchiques différents : la diversité génétique, la diversité spécifique et la diversité des écosystèmes.

Dans cette thèse, mon attention se porte principalement sur les changements récents à l’échelle des populations, c’est-à-dire des ensemble d’individus d’une même espèce partageant un même écosystème. La première raison qui me pousse à me concentrer sur ce niveau est son caractère instinctif et les facilités techniques associées, notamment en termes de données disponibles. La seconde raison qui a motivé ce choix est l’importance du débat présenté précédemment à ce niveau de biodiversité. En effet, on observe des résultats hétérogènes entre différents niveaux de de biodiversité, mais ceux-ci peuvent s’expliquer. Par exemple, les déclins dans l’abondance des populations et les déclins de la richesse en espèces ne sont pas nécessairement liés : on peut très bien observer une baisse dans la majorité des populations conjointement à une augmentation de richesse par colonisation (Dornelas *et al*, 2014 ; Hill *et al*., 2016 ; McGill *et al*., 2015 ; Sax & Gaines, 2003 ; Vellend *et al*., 2013 ; Yoccoz *et al*., 2018). Ainsi, une augmentation et une diminution de la “biodiversité” peuvent être conclues en fonction du niveau écologique considéré. En revanche, les tendances au sein des mêmes niveaux écologiques, et notamment à l’échelle des populations (Leung *et al*., 2017 ; He *et al*., 2019 ; Daskalova *et al*., 2020 ; Wagner *et al*., 2021), montrent simultanément des preuves de déclin global et de tendances qui s’équilibrent. Enfin, ce choix ne rend pas les résultats indépendants des autres niveaux de biodiversité : les changements de populations influencent aussi le pool génétique disponible dans une zone donnée

(Hastings & Harrison, 1994), et peuvent entraîner des modifications dans le fonctionnement des écosystèmes par le biais de changements dans les traits dominants des espèces d'une communauté (Loreau, 2001).

Au-delà du niveau de biodiversité considéré, il me semble essentiel de clarifier une chose : ce qui est entendu par échelle "globale". Dans le corpus de la littérature qui traite du débat sur l'étendue et la nature des changements de biodiversité présenté plus haut, on retrouve un argumentaire récurrent qui stipule qu'à échelle écologique donnée, les divergences émergent en réalité d'une différence dans les échelles spatiales auxquelles les processus sont visibles (Primack *et al*., 2018). En termes de richesse spécifique par exemple, ces études montrent que les déclins observés à l'échelle globale, alors entendus comme extinctions d'espèces, ne sont pas en désaccord avec les gains à des échelles plus locales, où des colonisations peuvent advenir par exemple. Si cette affirmation est tout à fait vraie pour la richesse spécifique, il me semble qu'elle fonctionne moins lorsque l'on parle de populations. En réalité, une étude des populations à l'échelle globale fonctionne nécessairement, par définition de ce qu'est une population, par agrégation d'observations locales. Je considérerai ainsi dans cette thèse toute étude ayant pour objectif de tirer des conclusions à l'échelle du globe comme étant "globale". En revanche, je distinguerai notamment les approches qui sont employées, selon que l'on agrège des résultats pré-établis localement ou bien que l'on analyse des bases de données brutes (j'y reviens dans mon premier chapitre). J'ai conscience que cette définition pose des questions, aussi je prendrai le temps d'y revenir ultérieurement à la lumière de mes travaux.

10 Objectifs de recherche et structure de la thèse

Il serait à la fois naïf et bien présomptueux d'espérer résoudre l'ensemble des problématiques qui gravitent autour de la quantification de la crise de la biodiversité au travers d'un seul travail de thèse. Néanmoins, j'espère à travers cet exercice pouvoir apporter une contribution à l'effort collectif d'amélioration de notre compréhension de la crise de la biodiversité, à la fois dans ses dimensions techniques, mais également dans son inscription dans nos sociétés et la manière dont elle est perçue. Je me suis ainsi demandé : comment combiner les informations dont nous disposons pour obtenir une image globale la plus fidèle possible sur laquelle fonder nos représentations du devenir du vivant ?

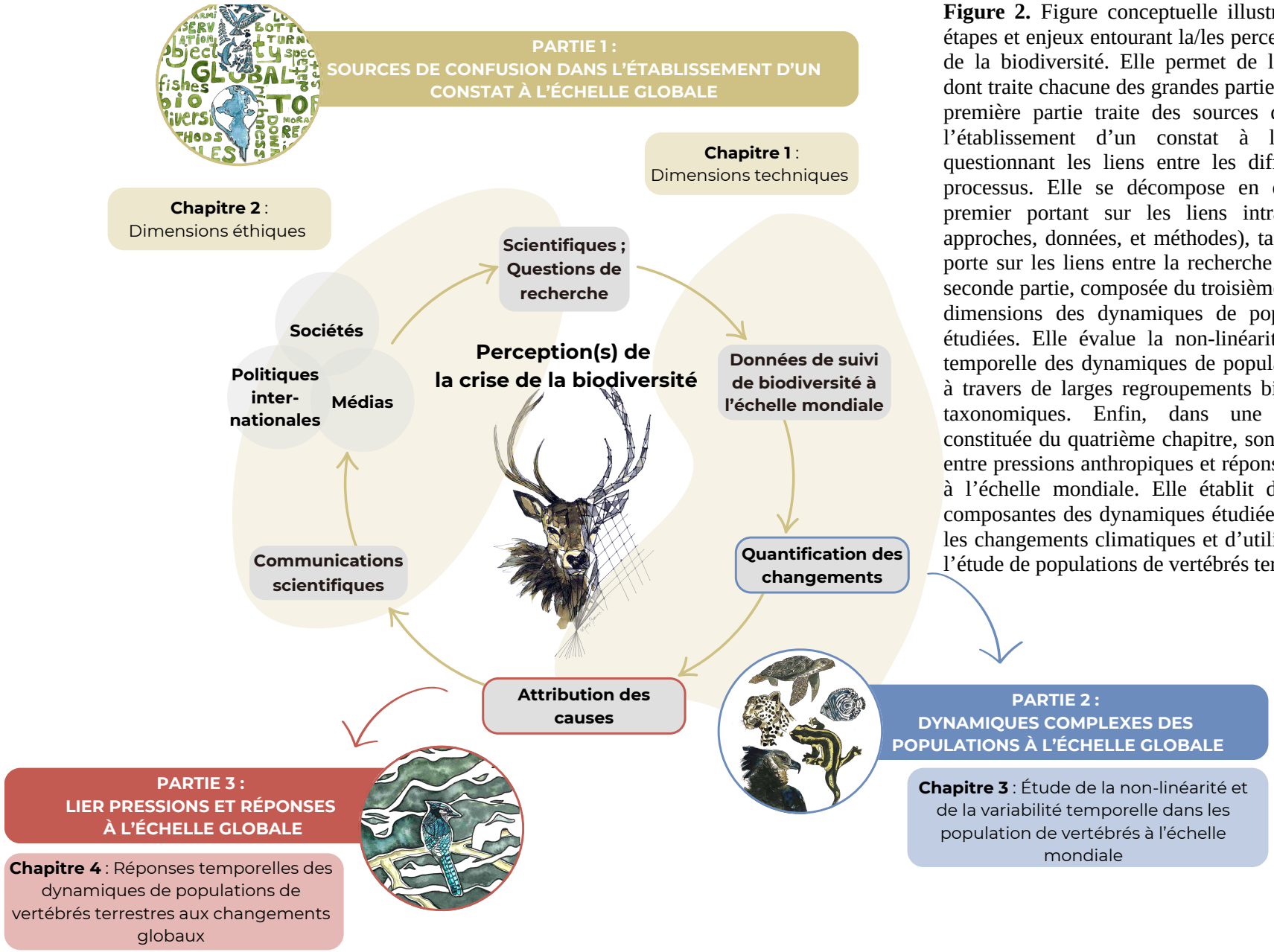


Figure 2. Figure conceptuelle illustrant les différentes étapes et enjeux entourant la/les perception(s) de la crise de la biodiversité. Elle permet de localiser les étapes dont traite chacune des grandes parties de cette thèse. La première partie traite des sources de confusion dans l'établissement d'un constat à large échelle, en questionnant les liens entre les différentes étapes du processus. Elle se décompose en deux chapitres, le premier portant sur les liens intra-recherche (entre approches, données, et méthodes), tandis que le second porte sur les liens entre la recherche et les sociétés. La seconde partie, composée du troisième chapitre, traite de dimensions des dynamiques de populations rarement étudiées. Elle évalue la non-linéarité et la variabilité temporelle des dynamiques de populations de vertébrés à travers de larges regroupements biogéographiques et taxonomiques. Enfin, dans une troisième partie, constituée du quatrième chapitre, sont explorés les liens entre pressions anthropiques et réponses des populations à l'échelle mondiale. Elle établit des liens entre les composantes des dynamiques étudiées précédemment et les changements climatiques et d'utilisation des sols par l'étude de populations de vertébrés terrestres.

Ce travail a été construit autour de trois parties distinctes (Figure 2). **L'objectif de la première partie est de lever le voile sur les sources de confusion dans les divergences présentées quant à l'étendue des changements de la biodiversité à l'échelle mondiale.** Pour cela, dans un **premier chapitre**, je cherche à identifier ce qui, dans les approches, les méthodes et les données employées, surdétermine les conclusions qui sont tirées. Cela me permet de révéler les sources de variabilité des représentations que nous nous faisons de la crise de la biodiversité. Dans un **second chapitre**, je questionne davantage les fondements épistémiques de notre connaissance, et me demande dans quelle mesure l'idéal traditionnel de la neutralité scientifique peut masquer des dimensions éthiques cruciales dans nos représentations, ainsi que dans la responsabilité des scientifiques vis-à-vis de la diffusion des messages.

La seconde partie vise à étudier des pistes d'améliorations méthodologiques pour élaborer une compréhension plus complète des changements de biodiversité mondiale à l'échelle des populations. Nous l'avons vu dans cette introduction, les approches linéaires risquent de voiler une part importante des dynamiques. Le **troisième chapitre** est ainsi consacré à la caractérisation de la non-linéarité et de la variabilité temporelle dans les trajectoires de populations de vertébrés à l'échelle mondiale ; et à l'étude de la répartition de ces composantes à travers différents types d'habitats, régions géographiques, groupes taxonomiques, et statuts de conservation (à travers la Liste Rouge de l'UICN).

La troisième et dernière partie de cette thèse s'intéresse aux liens entre les dynamiques décrites selon le cadre défini lors de la seconde partie, et les pressions anthropiques à l'échelle mondiale. En effet, nous l'avons vu, il est essentiel d'interpréter les changements évalués au regard des facteurs qui sont susceptibles d'opérer ces changements. Au sein du **quatrième chapitre**, l'objectif est donc d'établir des liens entre les changements de température et d'utilisation des terres d'une part, et les dynamiques des populations de vertébrés terrestres – étudiées à travers leur tendances linéaires, leur non-linéarité, et leur variabilité temporelle – d'autre part ; tout en intégrant des facteurs confondant, et notamment la taille corporelle des espèces étudiées.

11 Références

Arkilanian AA, Clements CF, Ozgul A, Baruah G (2020) Effect of time series length and resolution on abundance- and trait-based early warning signals of population declines. Ecology **101**: e03040

Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, et al (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature **471**: 51–57

Bellard C, Marino C, Courchamp F (2022) Ranking threats to biodiversity and why it doesn't matter. Nat Commun **13**: 2616

Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Normand S, Thomas HJD, Alatalo JM, Alexander H, Anadon-Rosell A, Angers-Blondin S, Bai Y, et al (2018) Tundra Trait Team: A database of plant traits spanning the tundra biome. Global Ecology and Biogeography **27**: 1402–1411

Bjorkman AD, Vellend M (2010) Defining historical baselines for conservation: ecological changes since European settlement on Vancouver Island, Canada. Conserv Biol **24**: 1559–1568

Blowes SA, Supp SR, Antão LH, Bates A, Bruelheide H, Chase JM, Moyes F, Magurran A, McGill B, Myers-Smith IH, et al (2019) The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. Science **366**: 339–345

Boakes EH, McGowan PJK, Fuller RA, Chang-qing D, Clark NE, O'Connor K, Mace GM (2010) Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. PLOS Biology **8**: e1000385

Bowler DE, Bjorkman AD, Dornelas M, Myers-Smith IH, Navarro LM, Niamir A, Supp SR, Waldock C, Winter M, Vellend M, et al (2020) Mapping human pressures on biodiversity across the planet uncovers anthropogenic threat complexes. People and Nature **2**: 380–394

Brito D (2010) Overcoming the Linnean shortfall: Data deficiency and biological survey priorities. Basic and Applied Ecology **11**: 709–713

Brook B, Sodhi N, Bradshaw C (2008) Synergies among extinction drivers under global change. Trends in ecology & evolution **23**: 453–60

Buschke F, Hagan J, Santini L, Coetzee B (2021) Random population fluctuations bias the Living Planet Index. Nature Ecology & Evolution. doi: 10.1038/s41559-021-01494-0

Cardinale B (2014) Overlooked local biodiversity loss. Science **344**: 1098–1098

Carson RL, Gravrand J-F, Heim R (1963) Rachel Carson. Printemps silencieux : ["Silent Spring"]. Traduit de l'anglais par Jean-François Gravrand. Préface de Roger Heim / Rachel Louise Carson. Plon (impr. Plon). Paris

Caughley G (1994) Directions in Conservation Biology. Journal of Animal Ecology **63**: 215–244

Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Science Advances **1**: e1400253

Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R (2017) Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proceedings of the National Academy of Sciences **114**: E6089–E6096

Chase JM, McGill BJ, Thompson PL, Antão LH, Bates AE, Blowes SA, Dornelas M, Gonzalez A, Magurran AE, Supp SR, et al (2019) Species richness change across spatial scales. Oikos **128**: 1079–1091

Christensen V, Coll M, Piroddi C, Steenbeek J, Buszowski J, Pauly D (2014) A century of fish biomass decline in the ocean. Marine Ecology Progress Series. doi: 10.3354/meps10946

Clark M, Tilman D (2017) Comparative analysis of environmental impacts of agricultural production systems, agricultural input efficiency, and food choice. Environ Res Lett **12**: 064016

Damgaard C (2019) A Critique of the Space-for-Time Substitution Practice in Community Ecology. Trends in Ecology & Evolution **34**: 416–421

Daskalova GN, Myers-Smith IH, Godlee JL (2020) Rare and common vertebrates span a wide spectrum of population trends. Nat Commun **11**: 4394

Davison CW, Rahbek C, Morueta-Holme N (2021) Land-use change and biodiversity: Challenges for assembling evidence on the greatest threat to nature. Global Change Biology **27**: 5414–5429

Dawson TP, Jackson ST, House JI, Prentice IC, Mace GM (2011) Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. Science **332**: 53–58

Díaz S, Malhi Y (2022) Biodiversity: Concepts, Patterns, Trends, and Perspectives. Annual Review of Environment and Resources **47**: 31–63

Donald PF, Green R, Heath MF (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings of the Royal Society, Series B **155**: 39–43

Donohue I, Hillebrand H, Montoya JM, Petchey OL, Pimm SL, Fowler MS, Healy K, Jackson AL, Lurgi M, McClean D, et al (2016) Navigating the complexity of ecological stability. Ecology Letters **19**: 1172–1185

Dornelas M, Antão LH, Moyes F, Bates AE, Magurran AE, Adam D, Akhmetzhanova AA, Appeltans W, Arcos JM, Arnold H, et al (2018) BioTIME: A database of biodiversity time series for the Anthropocene. Global Ecology and Biogeography **27**: 760–786

Dornelas M, Chase JM, Gotelli NJ, Magurran AE, McGill BJ, Antão LH, Blowes SA, Daskalova GN, Leung B, Martins IS, et al (2023) Looking back on biodiversity change: lessons for the road ahead. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **378**: 20220199

Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran AE (2014) Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. Science **344**: 296–299

Dornelas M, Gotelli NJ, Shimadzu H, Moyes F, Magurran AE, McGill BJ (2019) A balance of winners and losers in the Anthropocene. Ecology Letters **22**: 847–854

Dornelas M, Magurran AE, Buckland ST, Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Curtis T, Gaston KJ, Gotelli NJ, Kosnik MA, et al (2013) Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **280**: 20121931

Du Y, Yang B, Chen S-C, Ma K (2019) Diverging shifts in spring phenology in response to biodiversity loss in a subtropical forest. Journal of Vegetation Science **30**: 1175–1183

Duchenne F, Porcher E, Mihoub J-B, Loïs G, Fontaine C (2022) Controversy over the decline of arthropods: a matter of temporal baseline? Peer Community Journal. doi: 10.24072/pcjournal.131

Erauskin-Extramiana M, Arrizabalaga H, Cabré A, Coelho R, Rosa D, Ibaibarriaga L, Chust G (2020) Are shifts in species distribution triggered by climate change? A swordfish case study. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography **175**: 104666

Feeley KJ, Silman MR (2011) The data void in modeling current and future distributions of tropical species. Global Change Biology **17**: 626–630

Findell KL, Berg A, Gentine P, Krasting JP, Lintner BR, Malyshev S, Santanello JA, Shevliakova E (2017) The impact of anthropogenic land use and land cover change on regional climate extremes. Nat Commun **8**: 989

Foucart S (2021) « Le "biodiversité-scepticisme", plus discret que celui contre le dérèglement climatique, est en un sens bien plus inquiétant ». Le Monde. https://www.lemonde.fr/idees/article/2021/05/24/le-biodiversite-scepticisme-plus-discret-que-celui-contre-le-dereglement-climatique-est-en-un-sens-bien-plus-inquietant_6081238_3232.html

Fournier AMV, White ER, Heard SB (2019) Site-selection bias and apparent population declines in long-term studies. Conserv Biol **33**: 1370–1379

Franklin J, Serra-Diaz JM, Syphard AD, Regan HM (2017) Big data for forecasting the impacts of global change on plant communities. Global Ecology and Biogeography **26**: 6–17

Gaston KJ, Fuller RA (2007) Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. Progress in Physical Geography: Earth and Environment **31**: 213–225

Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. Trends in Ecology & Evolution **25**: 325–331

Gonzalez A, Cardinale BJ, Allington GRH, Byrnes J, Arthur Endsley K, Brown DG, Hooper DU, Isbell F, O'Connor MI, Loreau M (2016) Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. Ecology **97**: 1949–1960

Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia **109**: 323–334

Hampton S, Strasser C, Tewksbury J, Gram W, Budden A, Batcheller A, Duke C, Porter J (2013) Big Data and the future of ecology. Frontiers in Ecology and the Environment **11**: 156–162

Hastings A, Harrison S (1994) METAPOPULATION DYNAMICS AND GENETICS. Annu Rev Ecol Syst **25**: 167–188

He F, Zarfl C, Bremerich V, David JNW, Hogan Z, Kalinkat G, Tockner K, Jähnig SC (2019) The global decline of freshwater megafauna. Global Change Biology **25**: 3883–3892

Hébert K, Gravel D (2023) The Living Planet Index's ability to capture biodiversity change from uncertain data. Ecology **104**: e4044

Hill SLL, Harfoot M, Purvis A, Purves DW, Collen B, Newbold T, Burgess ND, Mace GM (2016) Reconciling Biodiversity Indicators to Guide Understanding and Action. Conservation Letters **9**: 405–412

Hortal J, Bello F de, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ (2015) Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **46**: 523–549

Hughes TP, Carpenter S, Rockström J, Scheffer M, Walker B (2013) Multiscale regime shifts and planetary boundaries. Trends in Ecology & Evolution **28**: 389–395

Humbert J-Y, Scott Mills L, Horne JS, Dennis B (2009) A better way to estimate population trends. Oikos **118**: 1940–1946

Inger R, Gregory R, Duffy JP, Stott I, Voříšek P, Gaston KJ (2015) Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. Ecology Letters **18**: 28–36

IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

IPCC (2021) Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 3−32,.

Jarzyna M, Jetz W (2018) Taxonomic and functional diversity change is scale dependent. Nature Communications. doi: 10.1038/s41467-018-04889-z

Johnson TF, Beckerman AP, Childs DZ, Webb TJ, Evans KL, Griffiths CA, Capdevila P, Clements CF, Besson M, Gregory RD, et al (2024) Revealing uncertainty in the status of biodiversity change. Nature **628**: 788–794

Joslyn SL, LeClerc JE (2016) Climate Projections and Uncertainty Communication. Topics in Cognitive Science **8**: 222–241

Kattge J, Bönisch G, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Tautenhahn S, Werner GDA, Aakala T, Abedi M, et al (2020) TRY plant trait database - enhanced coverage and open access. Glob Chang Biol **26**: 119–188

Keil P, Schweiger O, Kühn I, Kunin WE, Kuussaari M, Settele J, Henle K, Brotons L, Pe'er G, Lengyel S, et al (2012) Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across scales. Journal of Biogeography **39**: 1473–1486

Kéfi S, Domínguez-García V, Donohue I, Fontaine C, Thébault E, Dakos V (2019) Advancing our understanding of ecological stability. Ecology Letters **22**: 1349–1356

van Klink R, Bowler DE, Comay O, Driessen MM, Ernest SKM, Gentile A, Gilbert F, Gongalsky KB, Owen J, Pe'er G, et al (2021) InsectChange: a global database of temporal changes in insect and arachnid assemblages. Ecology **102**: e03354

van Klink R, Bowler DE, Gongalsky KB, Swengel AB, Gentile A, Chase JM (2020) Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. Science **368**: 417–420

Kortz AR, Magurran AE (2019) Increases in local richness (α-diversity) following invasion are offset by biotic homogenization in a biodiversity hotspot. Biology Letters **15**: 20190133

Leather S r. (2018) "Ecological Armageddon" – more evidence for the drastic decline in insect numbers. Annals of Applied Biology **172**: 1–3

Leiserowitz A, Maibach EW, Roser-Renouf C, Feinberg G, Howe P (2013) Climate Change in the American Mind: Americans' Global Warming Beliefs and Attitudes in April 2013. doi: 10.2139/ssrn.2298705

Lele S, Springate-Baginski O, Lakerveld R, Deb D, Dash P (2013) Ecosystem Services: Origins, Contributions, Pitfalls, and Alternatives. Conservation and Society **11**: 343–358

Leung B, Greenberg DA, Green DM (2017) Trends in mean growth and stability in temperate vertebrate populations. Diversity and Distributions **23**: 1372–1380

Leung B, Hargreaves AL, Greenberg DA, McGill B, Dornelas M, Freeman R (2020) Clustered versus catastrophic global vertebrate declines. Nature **588**: 267–271

Levin SA (1992) The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. Ecology **73**: 1943–1967

Loh J, Green RE, Ricketts T, Lamoreux J, Jenkins M, Kapos V, Randers J (2005) The Living Planet Index: using species population time series to track trends in biodiversity. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **360**: 289–295

Loreau M, Cardinale BJ, Isbell F, Newbold T, O'Connor MI, de Mazancourt C (2022) Do not downplay biodiversity loss. Nature **601**: E27–E28

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, et al (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. Science **294**: 804–808

Lovell RSL, Collins S, Martin SH, Pigot AL, Phillimore AB (2023) Space-for-time substitutions in climate change ecology and evolution. Biological Reviews **98**: 2243–2270

LPI (2022). Living Planet Index database, 2022. www.livingplanetindex.org/.

Magurran AE, Baillie SR, Buckland ST, Dick JM, Elston DA, Scott EM, Smith RI, Somerfield PJ, Watt AD (2010) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. Trends in Ecology and Evolution **25**: 574–582

Magurran AE, Dornelas M, Moyes F, Gotelli NJ, McGill B (2015) Rapid biotic homogenization of marine fish assemblages. Nat Commun **6**: 8405

Mammola S, Fukushima CS, Biondo G, Bongiorni L, Cianferoni F, Domenici P, Fruciano C, Lo Giudice A, Macías-Hernández N, Malumbres-Olarte J, et al (2023) How much biodiversity is concealed in the word 'biodiversity'? Current Biology **33**: R59–R60

Manes S, Costello MJ, Beckett H, Debnath A, Devenish-Nelson E, Grey K-A, Jenkins R, Khan TM, Kiessling W, Krause C, et al (2021) Endemism increases species' climate change risk in areas of global biodiversity importance. Biological Conservation **257**: 109070

McCann KS (2000) The diversity–stability debate. Nature **405**: 228–233

McGill BJ, Dornelas M, Gotelli NJ, Magurran AE (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. Trends in Ecology & Evolution **30**: 104–113

McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology & Evolution **14**: 450–453

McRae L, Deinet S, Freeman R (2017) The Diversity-Weighted Living Planet Index: Controlling for Taxonomic Bias in a Global Biodiversity Indicator. PLOS ONE **12**: e0169156

Meadows DH (1972) Limits to Growth: A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind. Earth Island, London

Mihoub J-B, Henle K, Titeux N, Brotons L, Brummitt NA, Schmeller DS (2017) Setting temporal baselines for biodiversity: the limits of available monitoring data for capturing the full impact of anthropogenic pressures. Sci Rep **7**: 41591

Mrowicki RJ, O'Connor NE, Donohue I (2016) Temporal variability of a single population can determine the vulnerability of communities to perturbations. Journal of Ecology **104**: 887–897

Muthukrishnan R, Larkin DJ (2020) Invasive species and biotic homogenization in temperate aquatic plant communities. Global Ecology and Biogeography **29**: 656–667

Myhrvold NP, Baldridge E, Chan B, Sivam D, Freeman DL, Ernest SKM (2015) An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles. Ecology **96**: 3109–3109

Newbold T, Bentley LF, Hill SLL, Edgar MJ, Horton M, Su G, Şekercioğlu ÇH, Collen B, Purvis A (2020) Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. Functional Ecology **34**: 684–693

Olden JD, LeRoy Poff N, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends in Ecology & Evolution **19**: 18–24

Outhwaite CL, Gregory RD, Chandler RE, Collen B, Isaac NJB (2020) Complex long-term biodiversity change among invertebrates, bryophytes and lichens. Nat Ecol Evol **4**: 384–392

Paprocki N, Heath JA, Novak SJ (2014) Regional distribution shifts help explain local changes in wintering raptor abundance: implications for interpreting population trends. PLoS One **9**: e86814

Pauly D (1995) Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. Trends Ecol Evol **10**: 430

Pearson RG (2016) Reasons to Conserve Nature. Trends in Ecology & Evolution **31**: 366–371

Pélissié M, Devictor V, Dakos V (2023) A systematic approach for detecting abrupt shifts in ecological timeseries. Biological Conservation

Pélissié M, Johansson F, Hyseni C (2022) Pushed Northward by Climate Change: Range Shifts With a Chance of Co-occurrence Reshuffling in the Forecast for Northern European Odonates. Environmental Entomology **51**: 910–921

Penny A, Dornelas M, Magurran A (2023) Comparing temporal dynamics of compositional reorganization in long-term studies of birds and fish. Ecology Letters **26**: 1071–1083

Pereira HM, Navarro LM, Martins IS (2012) Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. Annu Rev Environ Resour **37**: 25–50

Pickett STA (1989) Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. *In* GE Likens, ed, Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives. Springer, New York, NY, pp 110–135

Pimm S, Raven P, Peterson A, Sekercioglu CH, Ehrlich PR (2006) Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. Proc Natl Acad Sci U S A **103**: 10941–10946

Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. Nature **307**: 321–326

Primack RB, Miller-Rushing AJ, Corlett RT, Devictor V, Johns DM, Loyola R, Maas B, Pakeman RJ, Pejchar L (2018) Biodiversity gains? The debate on changes in local- vs global-scale species richness. Biological Conservation **219**: A1–A3

Puurtinen M, Elo M, Kotiaho JS (2022) The Living Planet Index does not measure abundance. Nature **601**: E14–E15

Radchuk V, Reed T, Teplitsky C, van de Pol M, Charmantier A, Hassall C, Adamík P, Adriaensen F, Ahola MP, Arcese P, et al (2019) Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. Nat Commun **10**: 3109

Rantanen M, Karpechko AY, Lipponen A, Nordling K, Hyvärinen O, Ruosteenoja K, Vihma T, Laaksonen A (2022) The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979. Commun Earth Environ **3**: 1–10

Richardson K, Steffen W, Lucht W, Bendtsen J, Cornell SE, Donges JF, Drüke M, Fetzer I, Bala G, von Bloh W, et al (2023) Earth beyond six of nine planetary boundaries. Science Advances **9**: eadh2458

Rigal S, Dakos V, Alonso H, Auniņš A, Benkő Z, Brotons L, Chodkiewicz T, Chylarecki P, de Carli E, del Moral JC, et al (2023) Farmland practices are driving bird population decline across Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences **120**: e2216573120

Rigal S, Devictor V, Dakos V (2020) A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables. Ecological Indicators **112**: 106113

Ripple WJ, Wolf C, Newsome TM, Galetti M, Alamgir M, Crist E, Mahmoud MI, Laurance WF, 15 364 scientist signatories from 184 countries (2017) World Scientists' Warning to Humanity: A Second Notice. BioScience **67**: 1026–1028

Ripple (2017) Le cri d'alarme de quinze mille scientifiques sur l'état de la planète. Le Monde. https://www.lemonde.fr/planete/article/2017/11/13/le-cri-d-alarme-de-quinze-mille-scientifiques-sur-l-etat-de-la-planete_5214185_3244.html

Rockström J, Steffen W, Noone K, Persson Å, Chapin FSI, Lambin E, Lenton T, Scheffer M, Folke C, Schellnhuber HJ, et al (2009) Planetary Boundaries: Exploring the Safe Operating Space for Humanity. Ecology and Society. doi: 10.5751/ES-03180-140232

Saha A, McRae L, Dodd Jr CK, Gadsden H, Hare KM, Lukoschek V, Böhm M (2018) Tracking Global Population Trends: Population Time-Series Data and a Living Planet Index for Reptiles. Journal of Herpetology **52**: 259–268

Santini L, Isaac NJB, Ficetola GF (2018) TetraDENSITY: A database of population density estimates in terrestrial vertebrates. Global Ecology and Biogeography **27**: 787–791

Sax DF, Gaines SD (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. Trends in Ecology & Evolution **18**: 561–566

Scheffer M, Bascompte J, Brock W, Brovkin V, Carpenter S, Dakos V, Held H, Nes E, Rietkerk M, Sugihara G (2009) Early-Warning Signals for Critical Transitions. Nature **461**: 53–9

Scheidler F (2020) La Fin de la mégamachine: Sur les traces d'une civilisation en voie d'effondrement. SEUIL, Paris

Seibold S, Gossner MM, Simons NK, Blüthgen N, Müller J, Ambarlı D, Ammer C, Bauhus J, Fischer M, Habel JC, et al (2019) Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. Nature **574**: 671–674

Serra-Diaz JM, Enquist B, Maitner B, Merow C, Svenning J-C (2017) Big data of tree species distributions: how big and how good? Forest Ecosystems. doi: 10.1186/s40663-017-0120-0

Smart SM, Thompson K, Marrs RH, Le Duc MG, Maskell LC, Firbank LG (2006) Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **273**: 2659–2665

Soulé ME (1985) What Is Conservation Biology? BioScience **35**: 727–734

Steffen W, Broadgate W, Deutsch L, Gaffney O, Ludwig C (2015) The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. The Anthropocene Review **2**: 81–98

Takacs PD (1996) The Idea of Biodiversity: Philosophies of Paradise. The Johns Hopkins University Press, Baltimore London

Tekwa E, Gonzalez A, Zurell D, O'Connor M Detecting and attributing the causes of biodiversity change: needs, gaps and solutions. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **378**: 20220181

Theobald EJ, Ettinger AK, Burgess HK, DeBey LB, Schmidt NR, Froehlich HE, Wagner C, HilleRisLambers J, Tewksbury J, Harsch MA, et al (2015) Global change and local solutions: Tapping the unrealized potential of citizen science for biodiversity research. Biological Conservation **181**: 236–244

Troudet J, Grandcolas P, Blin A, Vignes-Lebbe R, Legendre F (2017) Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. Sci Rep **7**: 9132

Vellend M, Baeten L, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Beauséjour R, Brown CD, Frenne PD, Verheyen K, Wipf S (2013) Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. PNAS **110**: 19456–19459

Vellend M, Verheyen K, Flinn KM, Jacquemyn H, Kolb A, Van Calster H, Peterken G, Graae BJ, Bellemare J, Honnay O, et al (2007) Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. Journal of Ecology **95**: 565–573

Venter O, Sanderson EW, Magrach A, Allan JR, Beher J, Jones KR, Possingham HP, Laurance WF, Wood P, Fekete BM, et al (2016) Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. Nat Commun **7**: 12558

Wagner DL, Grames EM, Forister ML, Berenbaum MR, Stopak D (2021) Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. Proceedings of the National Academy of Sciences **118**: e2023989118

Walther G-R (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **365**: 2019–2024

Whittaker RJ, Araújo MB, Jepson P, Ladle RJ, Watson JEM, Willis KJ (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. Diversity and Distributions **11**: 3–23

Willis KJ, Bhagwat SA (2009) Biodiversity and Climate Change. Science **326**: 806–807

Wolf AA, Zavaleta ES, Selmants PC (2017) Flowering phenology shifts in response to biodiversity loss. Proceedings of the National Academy of Sciences **114**: 3463–3468

Wolkovich EM, Cook BI, McLauchlan KK, Davies TJ (2014) Temporal ecology in the Anthropocene. Ecology Letters **17**: 1365–1379

Wüest RO, Zimmermann NE, Zurell D, Alexander JM, Fritz SA, Hof C, Kreft H, Normand S, Cabral JS, Szekely E, et al (2020) Macroecology in the age of Big Data – Where to go from here? Journal of Biogeography **47**: 1–12

WWF (2022) Living Planet Report 2022 – Building a nature-positive society. Almond, R.E.A., Grooten, M., Juffe Bignoli, D. & Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.

WWF (2020) Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss. Almond, R.E.A., Grooten M. and Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.

Yoccoz NG, Nichols JD, Boulinier T (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. Trends in Ecology & Evolution **16**: 446–453


COMMUNITY
trees
PRESSURES
LAND
USE
CHAR
APPROACH
VALUES
linear
GLOBAL WARMI
CONSERV
ATION
object
fishes
bio
diversi
METHODS
SCALES
TEMPORAL
VARIABILITY
respon
se
neutrality
UNIFYING
NON
Plant
S
LOCAL
BOTTOM
TURNOVER
species
GLOBAL
TOP
INDICATORS
MORAL
REG
ION
mammals
DOWN
richness
extent
pop
lat
ion
invertebrates

Première partie

***

La crise de la biodiversité,

un consensus controversé ?

Chapitre 1

Sources de confusion dans les tendances de biodiversité à l'échelle mondiale

1 Résumé

Ce chapitre s'appuie sur l'article suivant : Boënnec M, Dakos V, Devictor V (2024) Sources of confusion in global biodiversity trends. *Oikos*, 2024, e10732. https://doi.org/10.1111/oik.10732

Comme souligné en introduction, les analyses sur les changements temporels de la biodiversité dressent un tableau nuancé et complexe, englobant des résultats qui pourraient intuitivement être considérés comme opposés. De telles hétérogénéités dans les résultats comportent plusieurs risques si leurs sources et incertitudes ne sont pas prises en compte. Tout d'abord, cela pourrait conduire à des politiques de conservation sous-optimales ou, pire, inefficaces, car de nombreuses mesures de conservation reposent sur l'estimation des changements calculés dans ces études. De plus, ne pas s'interroger sur les sources de l'hétérogénéité de ces résultats et sur les incertitudes des conclusions pourrait encourager un "biodiversité-scepticisme", en créant l'idée qu'il n'y a pas de consensus scientifique sur l'existence de la crise de la biodiversité. Ainsi, clarifier les sources d'incertitudes devrait consolider nos connaissances sur les bouleversements subis par la biodiversité, et bénéficier aux sciences de la conservation en redonnant du poids aux affirmations, à l'instar de ce qui a pu être observé dans les sciences du climat.

Dans ce premier chapitre, j'ai donc entrepris de réaliser une revue de la littérature, visant à sélectionner des papiers fournissant une évaluation des changements temporels récents de la biodiversité au niveau mondial. Je questionne au sein de celle-ci l'implication de sources potentielles d'hétérogénéités dans les résultats observés vis-à-vis des changements de biodiversité. J'ai passé en revue 2 012 articles et rapports, sélectionnés par une requête dans la base bibliographique *Web of Science*, et les ai examinés par titres, résumés, puis dans leur globalité. À chaque étape, j'ai exclu les articles non pertinents selon des critères définis. Ce procédé m'a permis de sélectionner un corpus de 91 papiers. J'ai ensuite extrait de ces 91 papiers des méta-données qualitatives, relatives à l'emphase mise sur les tendances ou sur l'impact des facteurs de changement, aux données de biodiversité utilisées, au niveau écologique considéré, aux méthodes de quantification employées, aux conclusions tirées. J'ai également relevé l'approche qui était mise en œuvre afin de façonner une image des changements de la biodiversité à l'échelle mondiale : s'agissait-il d'agréger des résultats pré-établis, issus d'analyses individuelles, au travers de revues ou bien de méta-analyses (approche ascendante ou *bottom-up*), ou au contraire d'employer une

méthodologie unique, appliquée sur des données brutes agrégées à l'échelle mondiale (approche descendante ou *top-down*). J'ai ensuite cherché à établir des connexions entre les potentielles sources d'hétérogénéités relevées et les conclusions tirées. Je précise que cette revue ne se veut pas systématique : l'objectif était d'extraire un corpus de taille raisonnable (mais représentatif de la littérature sur le sujet), et d'illustrer de manière qualitative les connexions qui peuvent exister.

Cette revue révèle que la temporalité des données impacte les conclusions tirées : plus les données sont disponibles depuis longtemps, plus les tendances qu'elles génèrent semblent nuancées. L'approche joue également un rôle : alors que les analyses de bases de données mondiales produisent des résultats mitigés, les revues et méta-analyses sont plus susceptibles de conclure qu'il existe un déclin global. Enfin, l'emploi d'indices globaux est plus à même d'identifier des déclins, alors que les études portant sur une description des tendances au travers de l'étude de séries temporelles individuelles est plus encline à témoigner de tendances contrastées. Les résultats soulignent également le manque d'études fournissant des informations sur l'impact des pressions synergiques à l'échelle mondiale, ce qui rend encore plus difficile la compréhension des facteurs déterminants les changements observés. Enfin, cette étude confirme que la dynamique de la biodiversité est presque systématiquement supposée linéaire, alors que la prise en compte de la complexité des dynamiques pourrait justement permettre de réconcilier les opinions divergentes.

N.B. Les annexes relatives à ce chapitre sont présentées en Annexe 1 (p. 209).

2 Introduction

Providing a coherent synthesis of the ongoing biodiversity crisis through the quantification of various aspects of temporal changes of biological diversity is a challenge of both scientific and political importance. The accumulation of studies reporting a loss of biodiversity, either in species number (IUCN, 2019), population abundances (WWF, 2022) or at the assemblage or community scale (Mckinney & Lockwood, 1999; Sax & Gaines, 2003; Olden et al., 2004), leave no doubt regarding the fact that biodiversity is being depleted. However, empirical reports of temporal changes in biological diversity depict a nuanced and complex picture regarding the magnitude and direction of biodiversity loss, encompassing findings that may intuitively be seen as opposite. In addition to studies quantifying a global decline of biological diversity, others have suggested that biodiversity is not, on average, in decline (Vellend et al., 2013; Dornelas et al., 2014; Blowes et al., 2019). While highlighting a significant turnover in species composition, these analyses found no evidence of a systematic decline in species richness. Other recent studies revealed that only a few declining species were mostly responsible for the negative trends in overall indices (Leung et al., 2020), and demonstrated a rather balanced number of increasing and decreasing population trends worldwide (Dornelas et al., 2019; Daskalova et al., 2020).

These heterogeneities in results entails several risks if their sources and uncertainties are not addressed. Firstly, it could lead to sub-optimal or, worse, ineffective conservation policies, as many conservation measures rely on the estimation of indicators or discussion of scenarios covering global biodiversity trend for all taxa on a global scale (Agardy, 2005; Pressey et al., 2007). Furthermore, avoiding to question the sources of the heterogeneity of these results and the uncertainties in the conclusions could encourage a "biodiversity-skepticism" by creating the idea that there is a lack of scientific consensus on the existence of a biodiversity crisis. Similarly, climate-skepticism partly emerged from the belief that there were significant disagreements about global warming among scientists (Leiserowitz et al., 2013; Joslyn & LeClerc, 2016). Such distorted perception was reduced by incorporating uncertainties into IPCC reports, clarifying the fact that much of the variability was due to predictive processes rather than fundamental differences in scientific opinion (Reilly et al., 2001; Howe et al., 2019). Thus, conservation science and knowledge on biodiversity loss should also benefit from such clarification and be consolidated by adopting a transparent and quantitative approach to major biases in the global estimates.

If these heterogeneous results have also caused a vivid controversy in the scientific community (Cardinale, 2014; Gonzalez et al., 2016; Cardinale et al., 2018), it is to some extent probably resulting from the multiple meanings of the term biodiversity. The formal definition largely popularized by the Rio Earth Summit in 1992 equates biodiversity to "the variability among living organisms from all sources […] this includes diversity within species, between species and of ecosystems" (CBD, 1992). This definition itself creates a lot of confusion (Díaz & Malhi, 2022; Mammola et al., 2023). For example, the WWF considers biodiversity at the population level (WWF, 2020, 2022). In contrast, others (e.g. Dornelas et al., 2014) consider biodiversity at the species or community level. As declines in population sizes and species richness are not necessarily related, both an increase and decrease in "biodiversity" can be concluded depending on the ecological level of interest. Clarifying the trends for each level of biodiversity should, in principle, limit the confusion. In practice however, trends within the same ecological levels show both a decline globally or no net changes; either at species scale (IUCN, 2019; Dornelas et al., 2014; Vellend et al., 2013) or at population scale (Leung et al., 2017; He et al., 2019; Daskalova et al., 2020; Wagner et al., 2021). Beyond the ecological level considered other factors are therefore also generating confusion in the observed results.

The same difficulties affect the understanding of which and how environmental and anthropogenic pressures drive temporal changes of biodiversity on a global scale. The drivers of biodiversity loss are widely documented (Pimm et al., 2006; Pereira et al., 2012; Pievani, 2014; Ceballos et al., 2015; IPBES, 2019). The effects of climate change and of other anthropogenic drivers – e.g. habitat fragmentation – have been studied at the individual level – e.g. through changes in physiology (Willis & Bhagwat, 2009) –, at the species and population levels, or at the community level – e.g. through changes in interspecific relationships (Gilman et al., 2010; Walther, 2010) –, or either spatially – e.g. through range shifts (Paprocki et al., 2014; Erauskin-Extramiana et al., 2020) –, or temporally – e.g. through changes in phenology (Wolf et al., 2017; Du et al., 2019; Radchuk et al., 2019). However, the responses of different ecological levels to specific drivers are mostly documented at the local scale. The understanding of how global change drivers influence the heterogeneous biodiversity patterns at the global scale is therefore also limited, and filled with controversies. For instance, some studies suggest that habitat fragmentation may be beneficial to biodiversity (Fahrig, 2017; Haddad et al., 2017) or that protected areas often fail to reduce biodiversity loss (Brooke et al., 2008; Mora & Sale, 2011) and can even be detrimental to biodiversity (Geldmann et al., 2019).

Acknowledging our current sources of (mis)understanding of the temporal changes of biodiversity and of their drivers at the global scale is urgently needed (Tekwa et al., 2023). International legislation and objectives (such as those discussed at United Nations Biodiversity Conference of the Parties) directly rely on our general knowledge and understanding of global biodiversity dynamics. The objective of this study is therefore to critically examine this general knowledge. More specifically, we want to review how global biodiversity change is currently quantified, and to identify the most salient sources of confusion when assessing biodiversity trends or the effect of its drivers. Several hypotheses can be formulated. First, with regard to trends, the data used can be expected to affect the results. The prevalence of certain threatened groups (Houlahan et al., 2000; Marsh, 2001), the lack of spatial representation (e.g. tropics are highly biodiverse (Laurance, 2007) but lack data representation (Feeley & Silman, 2011)), or the temporal extent of the time series used (Vellend et al., 2013; Gonzalez et al., 2016; Duchenne et al., 2022) are likely to impact the conclusions. We also hypothesise that the methods with which trends are quantified play a role. Several studies have already pointed out that summarizing complex data using global indicators can hide meaningful variation (Daskalova et al., 2020; Leung et al., 2020), but it is not clear to what extent and whether this is the case for other methods. Finally, different approaches, from meta-analyses and reviews of local studies to the analysis of globally aggregated empirical data, might also affect the conclusions.

Regarding the influence of drivers, we also expect that the biodiversity data used impact the results. Focusing research on specific areas of the world can bias our knowledge. For example, the Arctic is projected to warm at two up to four times the rate of the global average but it is understudied (IPCC, 2021). A patchy data collection across taxa (or periods) also risks missing particularly (un)sensitive groups (or (un)stable periods) (Mihoub et al., 2017). Variations are also expected depending on the approach, the methods and the drivers considered.

Here, we conduct a literature review to clarify those sources of confusion, and to review the remaining challenges for future research and conservation science.

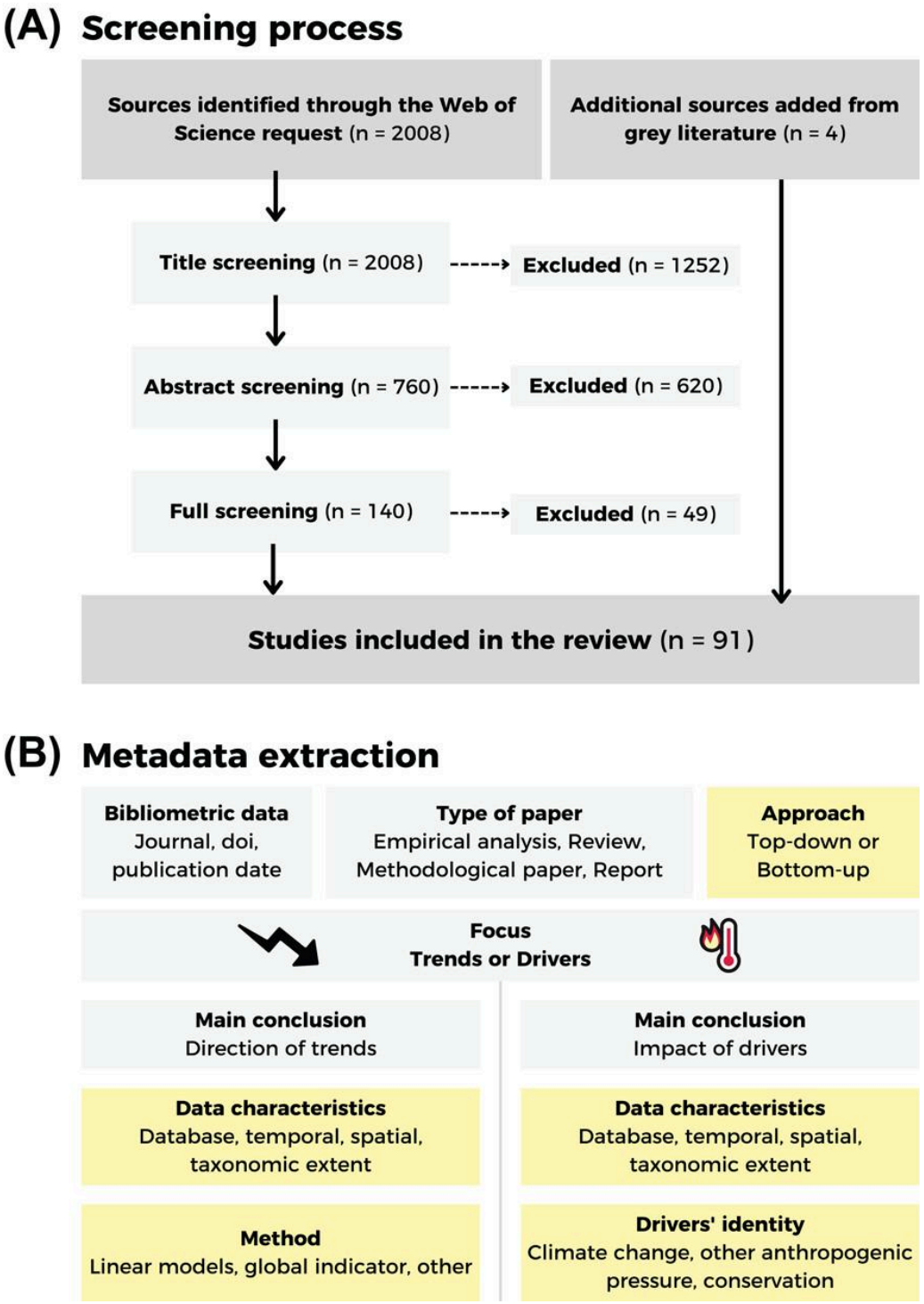


Figure 1. Summary of the sampled literature and extracted metadata. (A) Diagram representing the different steps of the screening process. List of studies extracted from the Web of Science, including excluded studies (see the Supporting information for reasons for exclusion). (B) Summary of the metadata collected for the database. The potential sources of heterogeneities we investigated are highlighted in yellow.

3 Material and methods

Literature review

We conducted a literature review aiming to identify papers providing an assessment of recent temporal changes of biodiversity globally. We were looking both for papers that studied the changes themselves, but also those that sought to explain the changes by studying the impact of the drivers. Different searches were initially launched in the Web of Science. We tested different search terms to refine the results. We wanted to minimise the number of irrelevant references while ensuring that some commonly known relevant articles (e.g. Dornelas et al., 2019) fell within our scope. In the process, we identified broad terms (e.g. "population") that encompassed areas of research beyond our topic. We also found that restricting the search to terms in the titles and abstracts, rather than in the topics of the articles in general, allowed us to limit the search to a manageable number of articles (Appendix S1). The final search we launched in the Web of Science on the 08/03/2022 under the institution of the University of Montpellier was thus: TI=((biodiversity OR population* OR communit* OR indicator* OR natur* OR richness OR species OR "biological diversity" OR abundance OR assemblage OR *flora OR *fauna) AND (trend* OR dynamic* OR "time series" OR declin* OR loss OR extinct* OR increas* OR gain OR coloni* OR change* OR fluctuat* OR trajector* OR tempo*)) AND AB=(("temporal" OR time) AND ("analys*" OR "model*" OR stud* OR quantifi*)) NOT TI=("human population" OR "urban population") AND (TI=(global OR worldwide) OR AB=(global OR worldwide)) NOT WC=("meteorology atmospheric sciences" OR "infectious disease" OR "biochemistry molecular biology" OR "paleontology" OR "microbiology"). TI is title, AB is abstract and WC is Web of Science Categories. This query resulted in 2,008 matches.

Each of these papers was then reviewed individually by titles, abstracts and then subjected to a full review to check their relevance to our study objective. We included studies that either assess or discuss the assessment of (i) temporal changes of biodiversity ; (ii) during the last century ; (iii) on a broad scale (at least two continents or two oceans) and (iv) at population, species and/or community level. We included studies analysing temporal changes on biodiversity relying on empirical data, but also reviews based on empirical assessments as well as methodological studies explicitly questioning the assessment of global biodiversity changes. For studies relying on data, we excluded those using exclusively human-manipulated or simulated data. We also excluded studies on functional, phylogenetic and network diversity as these levels of biodiversity do not suffer from the same confusions in the assessment of the changes, these were thus not the levels we aimed to

target. Figure 1A summarises this selection process and shows the number of articles excluded on the basis of their failure to meet the above criteria. In addition, we included four reports from the 'Grey literature' (IPBES, 2019; WWF, 2020; Pörtner et al., 2021; IUCN 2022), produced by organisations among the best known that provide assessments of temporal changes of biodiversity globally. 91 references constituted the final database, that we classified into four different categories: (i) biodiversity empirical analysis (n=48) ; (ii) reviews (n=20) ; (iii) methodological papers (n=19) ; (iv) reports (n=4).

Metadata extraction

Methodological papers were considered for discussion purposes. For the other references, we extracted detailed metadata and information to investigate potential sources of heterogeneities regarding the Global Biodiversity Changes (Fig. 1B). We distinguished papers mostly focused on biodiversity trends from those mostly focused on drivers. Papers mostly focused on drivers were those considering only the effect of drivers without concluding particularly on how biodviversity was changing. On the contrary, some papers were studying both trends and drivers, giving valuable insigths in their conclusions regarding global biodiversity changes. These were considered both for analysing trends but also for analysing drivers, as we analyzed these issues separately (n=6).

For papers analyzing biodiversity trends, we recorded bibliometric data, the main conclusions, the type of assessment approach, and, when relevant, information regarding the data and methods used to quantify the changes (Fig. 1B). Conclusions were classified into decreasing trends, increasing trends, mixed trends (i.e. there were as many increasing trends as decreasing, or a majority of no trends) and factor-dependent trends (i.e. directions that varied according to certain factors, such as location).

While retrieving those information, we identified two main assessment approaches adopted in the corresponding studies to produce a global picture of biodiversity changes. First, a bottom-up approach, which correspond to reviews or meta-analyses aggregating results of studies analyzing individual datasets with varying methodologies from one study to the other (e.g. Pereira et al., 2012; Pievani, 2014). Second, a top-down approach that produces a global result analyzing heterogeneous data aggregated in large databases within the same methodological framework (e.g. Dornelas et al., 2019; Wilson & Fox, 2021). We recorded the assessment approach for each reference and decided to investigate to what extent these could explain part of the observed heterogeneous results.

When relevant and available, we also retrieved information on the data used, the ecological level targeted and the methodological processes used to quantify the changes. We recorded the databases used, temporal scope, taxonomic scope, and number of species. The time span was often expressed through the length of the longest time series, which is why we expressed it through broad categories (less than 30 years; between 30 and 50 ; more than 50 years) rather than exact numbers. The taxonomic scope was entered as a list of groups among the following: mammals, birds, amphibians, reptiles, fishes, invertebrates, plants (or unknown when not specified). We then categorized the papers into groups regarding the number of taxa that were assessed (1 taxa; 2-3 taxa; 4 + taxa).

There are many measures of biodiversity, but in the papers selected we found measures of biodiversity at the population scale (abundance, density or biomass), at the species scale (mostly species richness), and at the community scale (assemblage composition, studied through similarity indices).

We categorised the methods used to quantify the changes into three main categories. The first category we identified concerns papers that studied the changes through linear trends of individual ecological level. These papers performed linear regressions (and all variations, e.g. state space models (Daskalova et al., 2020) or logged annual growth rate (Williams et al., 2022)) on biodiversity measures either population by population or species by species. These results were then used to reach conclusions about the general direction of change. We will refer to these methods as "linear models on individual time series". The second category we identified corresponds to papers producing global indicators built upon populations (e.g. Living Planet Index (LPI) (Loh et al., 2005)) or species (e.g. Red List Index (RLI)), and estimating global trends of those single aggregated metrics. The last category we identified are the other methods that were used more sporadically, quantifying other aspects than the linear changes in abundance or species richness (e.g. quantifying the coefficient of variation (Marsh, 2001), non-linear changes (Keith et al., 2015), or other aspects like resistance and recovery (Capdevila et al., 2022)).

For papers analyzing drivers of biodiversity changes, we recorded bibliometric data, the main conclusions, the type of assessment approach, and, when relevant, information regarding the biodiversity data used and the identity of the studied drivers (Fig. 1B). Conclusions were classified into different categories based on the nature of the impacts into negative, none or positive, and factor-dependent. The assessment approaches and information regarding the biodiversity data were

Table 1. Overview of the different sources of data identified. Description of the contents of the five types of databases encountered, providing time series data on different biodiversity levels. n_{tot} represents the total number of articles considering each of the data sources. n_{calc} represents the number of articles used to calculate the averages (without those for which information is unavailable).

Data source	**BioTIME** *(n_{tot}=7)*	**Living Planet Database (LPD)** *(n_{tot}=8)*	**Global Population Dynamics Database (GPDD)** *(n_{tot}=4)*	**Other*** *(n_{tot}=5)*	**Aggregation**** *(n_{tot}=30)*
Content	Time series data of ecological assemblages (mainly used at community *and* species level)	Time series data of individual species' abundance (mainly used at population level)	Time series data of individual species' abundance (mainly used at population level)	Time series data of several biodiversity measures (both species and population level)	Time series data of several biodiversity measures (mainly used at species *or* population level)
Taxa	Vertebrates, invertebrates and plants (8 in total)	Vertebrates (5 in total)	Vertebrates, invertebrates and plants (8 in total)	3 on average	3 on average
Realms	Marine, terrestrial and freshwater	Marine, terrestrial and freshwater	Marine, terrestrial and freshwater	Marine and terrestrial	Marine, terrestrial and freshwater
Average number of species	13,726 *(n_{calc}=6)*	847*(n_{calc}=8)*	424 *(n_{calc}=3)*	30,553 *(n_{calc}=3)*	2,905 *(n_{calc}=21)*

* Single non-aggregated but marginal data sets (used in articles only once).

** Aggregation of several locally available data sets in individual studies.

the same as the ones described regarding the examination of the trends in biodiversity. The information provided on the drivers and the methods used to quantify the drivers' impacts on biodiversity was scarce and heterogeneous. As a result, we did not address the issue of the sensitivity of the results to the drivers data and methods used in depth. We rather examined the impact of the identity of the drivers studied. We categorized the drivers between climate change, other anthropogenic pressures (mainly land use change) and conservation policies (protected areas).

We performed chi square tests in order to test whether the conclusions drawn depended on either (1) the assessment approach, (2) the dataset used, (3) the number of taxonomic groups (split in qualitative categories), (4) the time span (split in qualitative categories), (5) the ecological level, and (6) either the methods or the identity of the studied drivers. We performed these tests both for the trends and the drivers assessments. All analyses were performed under R version 4.3.2.

4 Results

Global overview

Interestingly, we found only 91 papers that analyze temporal changes of biodiversity globally, while a plethora of examples accumulate at more local scales (e.g. Donald et al., 2001; Koleček et al., 2021). These were published from 1991 to 2021, with a majority published after 2010 (Appendix S2). We identified an increasing interest in this question over time, although this tendency also reflects an overall increase in the number of papers published during the same period. Of the 91 papers, 48 directly relied on empirical datasets, 20 were reviews, 19 were methodological papers and 4 were reports that we added from grey literature.

Out of the 44 papers assessing temporal trends in biodiversity changes, 57% (n=25) concluded that biodiversity is globally in decline. More than a third of the papers concluded that trends are mixed or factor-dependent (36%, n=16). Only 3 of the reviewed papers showed evidence of increasing biodiversity trends. Out of the 34 studies focusing on drivers, 65% (n=22) concluded negative effects on biodiversity, 26% (n=9) concluded that the effects were factor-dependent, and only 3 papers concluded that there was no significant effect or that the effect was positive (the latter referring to the effect of conservation plans only).

Papers relying on empirical data in majority used aggregations of several data sets from individual studies (62,5%, n=30). Still, we found that three main global databases gathering

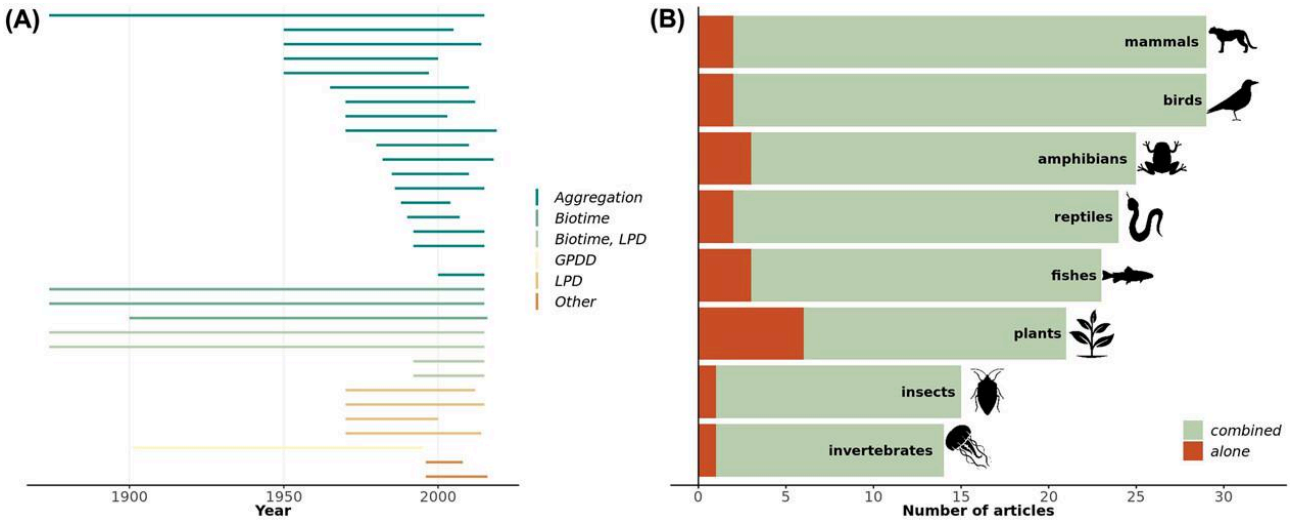


Figure 2. Information on the biodiversity data on which the reviewed papers are based. (A) Temporal extent of the data, colored based on the data source (see Table 1). (B) Taxonomic extent of the data. Number of papers considering each group, whether considered alone or combined (i.e. when the study does consider several groups at a time). For instance, two papers were examining the fate of mammals only and 30 were examining the fate of mammals and other groups at the same time. LPD, Living Planet Database; GPDD, Global Population Dynamics Database.

biodiversity data were used: BioTIME (Dornelas et al., 2018), the Living Planet Database (LPD) (Loh et al., 2005), and the Global Population Dynamics Database (GPDD) (Inchausti & Halley, 2001). The remaining papers relied on other unique but more sporadically used databases that were not open access. Table 1 highlights the characteristics and properties of the different data sources. The overwhelming majority of papers were based on terrestrial data covering all continents (67%, n=32), which is not surprising since our selection process was based in part on the choice to have global studies. Still, we accepted articles covering at least two continents, and we note that the only continents that were studied in pair were America and Europe. The temporal coverage of the data was quite heterogeneous, but mainly covered the last 70 years (Fig. 2A). This also confirms the strength of BioTIME's temporal coverage compared to other databases (Dornelas et al., 2018). The taxonomic coverage shows that the papers in our corpus mainly relied on data referring to several groups (Fig. 2B). As well as for the geographical extent, this is not surprising considering our selection process. Still, there is a preponderance of data on mammals and birds, more generally on terrestrial vertebrates, and an under-representation of insects and invertebrates.

The empirical data were based on different levels of biodiversity. Papers relying on biodiversity at the population scale (e.g. abundances, biomass, density) represented 50% of our corpus (n=24), papers relying on biodiversity at the species scale (e.g. species richness, detection rates) represented 31% (n=15). The 19% (n=9) remaining relied on grouped levels, i.e. several levels among population, species, or also community scale (studied through community composition).

In the following, we describe how studies of global biodiversity change are distributed among several criteria. We performed formal statistical analysis using chi square tests to see how papers were distributed among groups. Only two of the tests were significant (the one regarding the impact of the assessment approach on the drivers impacts and the one looking at the identity of the drivers, see appendix S4 for details). However, the low amount of papers available for each single analysis call for cautious interpretations of these tests (see discussion).

Potential sources of heterogeneities in the assessment of biodiversity trends

We investigated three potential sources of heterogeneities. First, we examined the effect of using different assessment approaches. When papers used a bottom-up approach (i.e. aggregating local or regional results with varying methodologies into meta-analyses or reviews), they mostly

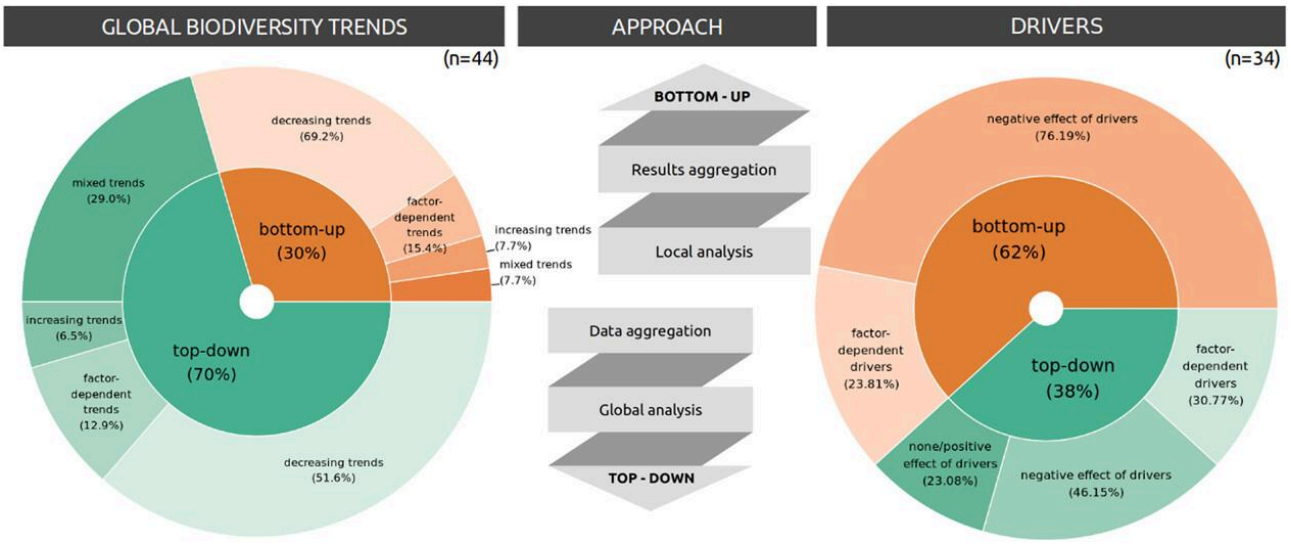


Figure 3. Proportions within conclusions depending on whether global biodiversity trends or drivers were assessed, and depending on the assessment approach (i.e. top–down or bottom–up).

concluded a decline in global biodiversity (69%, Fig. 3). In contrast, when papers used a top-down approach (i.e. performing analyses through a single methodology on global datasets), their conclusions were much more balanced: a bit more than 50% concluded that biodiversity was decreasing and almost 50% that trends were mixed or increasing (Fig. 3).

Second, we examined the effect of using data with different characteristics. Among the 22 papers using aggregated databases, 45% concluded a decline, 41% mixed or factor-dependent trends and 14% identified increases in biodiversity globally. The LPD and the other individual datasets were mainly associated with a decline in global biodiversity, whereas studies using the BioTIME database mainly concluded that trends were mixed or factor-dependent (Fig. 4A). The conclusions between declining or mixed trends were balanced no matter the number of taxonomic groups considered (Fig. 4A). The time span seemed to be influencing the conclusions however. The longer the data, the more heterogeneous the results were: 78% of articles based on time series of less than 30 years concluded that trends were declining, whereas this percentage dropped to 60% for time series between 30 and 49 years long, and to 22% for time series longer than 50 years.

Third, we examined the effect of using different methods. Among the 12 papers we reviewed that used global indicators to assess biodiversity changes, 9 concluded that biodiversity was declining, and only 3 that trends were more mixed. On the other hand, papers using linear models on individual time series depicted a much more nuanced picture, with 9 papers concluding that trends were mixed, 3 that trends were declining and 2 that trends were increasing. The other methods weren't much represented but concluded declines in 4 papers out of 6. Papers focusing on the population level showed more declines than the ones focusing on the species level (67 % declines against 44 % declines respectively). The papers relying on several levels of biodiversity only concluded that trends were mixed. However, as Figure 4B illustrates, these conclusions seem to be highly driven by the underlying quantification methods. Indeed, declines identified at both species or population levels are in majority declines that are identified through the use of global indicators.

Potential sources of heterogeneities in the assessment of biodiversity drivers

We also explored the effect of three potential sources of heterogeneities when assessing biodiversity drivers' impacts. First, we examined the effect of using different assessment approaches. Among the papers using a top-down approach, there was an almost even split between concluding a negative effect of the drivers considered on biodiversity (46%) and a factor-dependent

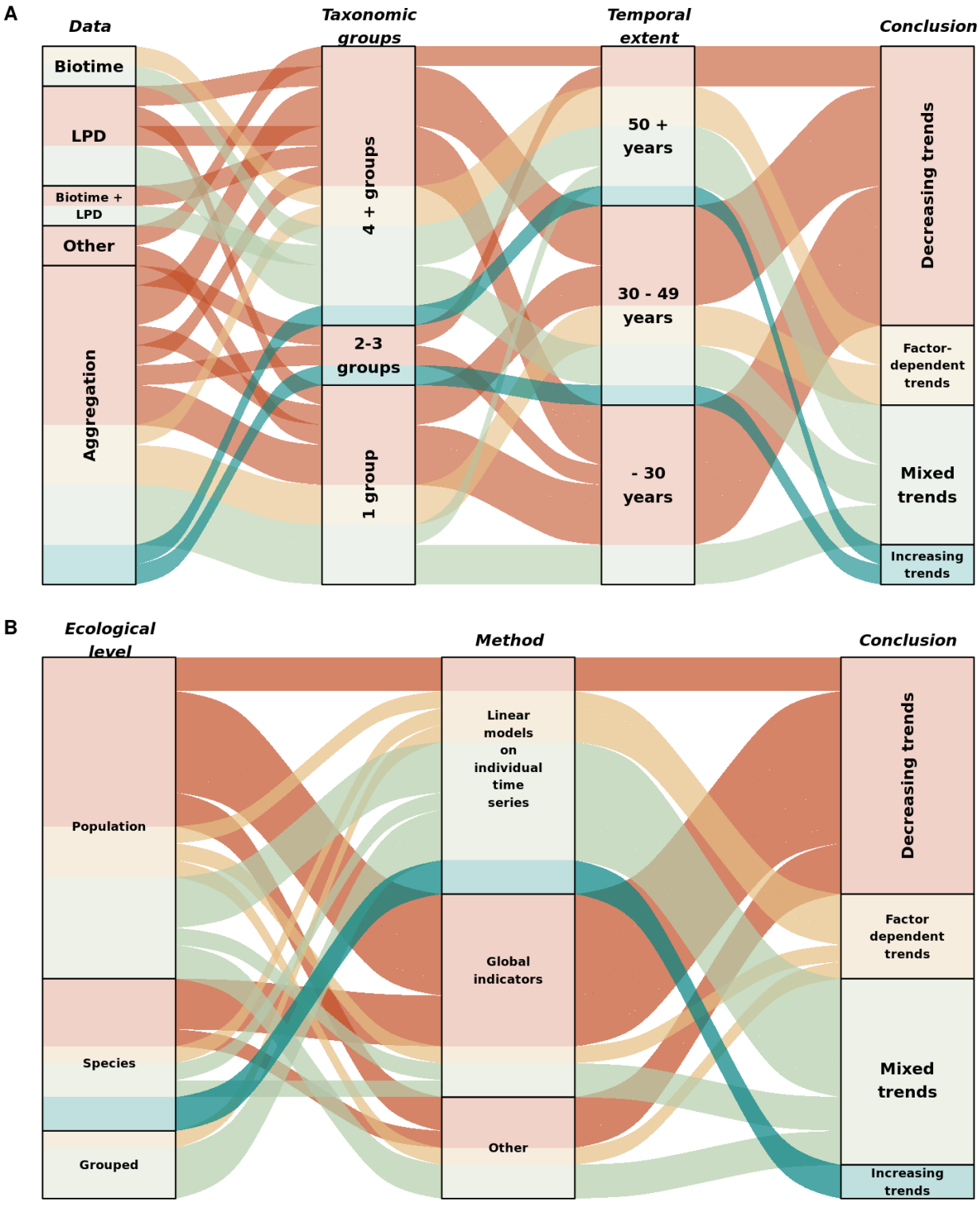


Figure 4. Alluvial plots representing the links between the potential sources of heterogeneity and the conclusions when assessing trends. (A) (n = 27) highlights the impact of the data characteristics. (B) (n = 32) highlights the impact of the methods and the ecological level. The height of the boxes is proportional to the number of papers. Flow thickness between boxes is proportional to the number of papers. Colors of the flow reflect the conclusions. LPD, Living Planet Database.

or no effect (54%). In contrast, 76% of the papers using a bottom-up approach concluded that the drivers identified had a negative impact (Fig. 5).

The second source of heterogeneity we explored is related to the characteristics of biodiversity data that were used. Patterns regarding the impact of drivers did not clearly show a data bias (Fig. 5A), probably because of the very low number of papers for which enough information was available (n=9). Only papers using single and rarely used databases or aggregated databases (associated with poor taxonomic and temporal coverage) concluded that drivers did not have an effect on observed changes (n=2). The majority of papers (n=6), regardless of the data used, concluded that drivers had a negative impact on biodiversity.

The third source of heterogeneity we tested was the identity of the assessed drivers. We highlighted that only conservation measures had a positive effect on biodiversity. Climate change affected biodiversity mostly negatively, but conclusions were more nuanced concerning other anthropogenic drivers (Fig. 5B).

5 Discussion

Quantification of temporal changes in biodiversity at large scales and attribution of drivers of these changes is a daunting task. Studies quantifying global declines are mixed with evidences of more heterogeneous changes, including declines, increases, and no net change at different levels of biological diversity. In a context of accelerated global change, clarifying and addressing these sources of heterogeneity in temporal changes of biodiversity is needed to inform conservation policies. Plus, far from weakening the knowledge on biodiversity loss, working on uncertainty is in fact the best way to consolidate what we know. Here, we explored how different methodological pathways to produce estimates of biodiversity changes likely influence the direction of trends in population abundance, species richness and community composition as well as the effect of the drivers of these trends. As our analysis is not based on a systematic review, we recognize that the coverage of the literature is probably not complete. Moreover, with the explosion of open databases worldwide, articles on this subject are accumulating very quickly (Appendix S2). Therefore, there might be a gap between the conclusions drawn by the corpus considered in this study and what will possibly be reflected by this very active field in the near future. However, the robustness of our

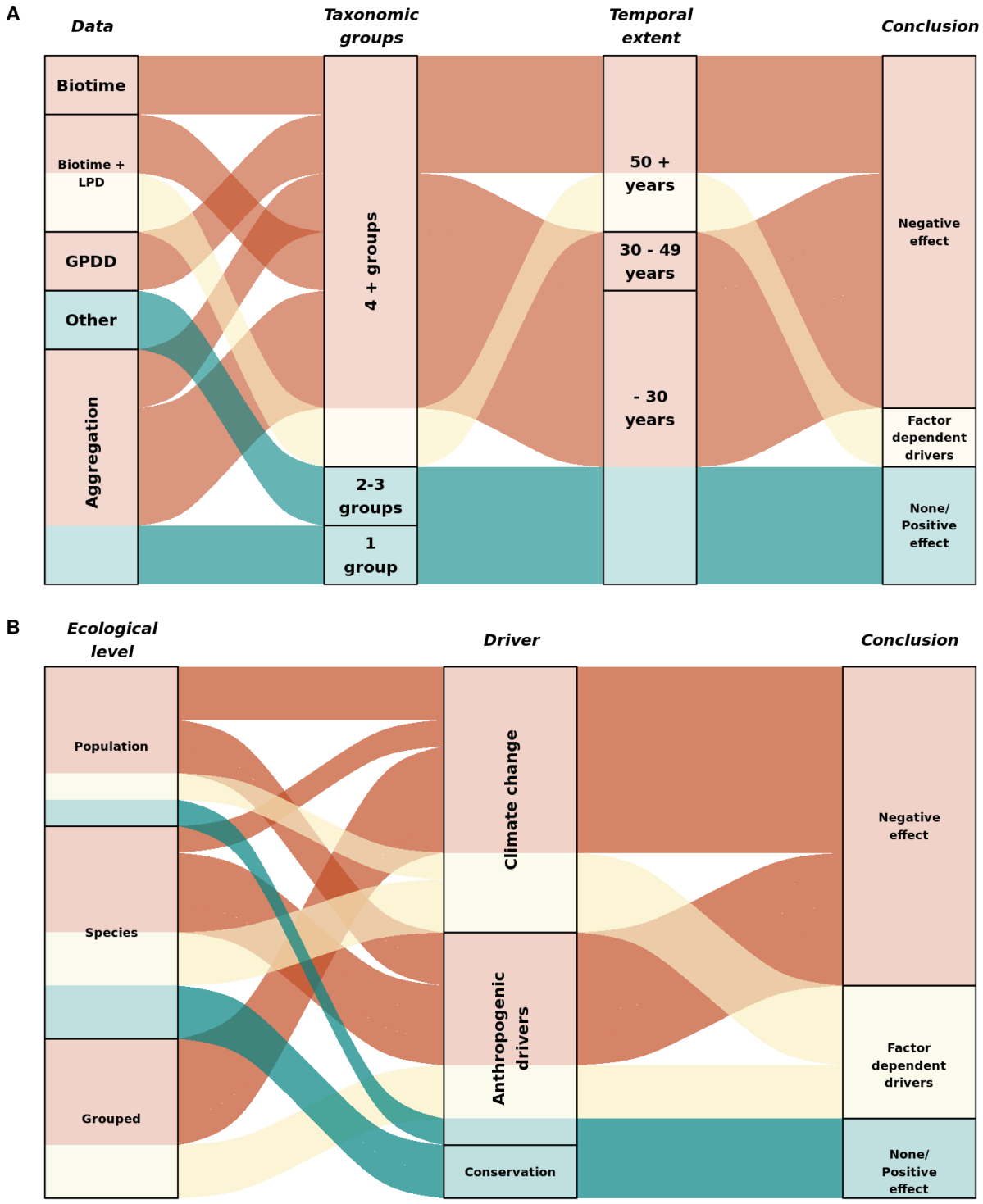


Figure 5. Alluvial plots representing the links between the potential sources of heterogeneity and the conclusions when assessing the impact of the drivers. (A) (n = 9) highlights the impact of the data characteristics. (B) (n = 20) highlights the impact of the biodiversity level and the identity of the drivers. The height of the boxes is proportional to the number of papers. Flow thickness between boxes is proportional to the number of papers. Colors of the flow reflect the conclusions. LPD, Living Planet Database; GPDD, Global Population Dynamics Database.

methodology to target a broad range of papers within the initial query allows a certain degree of confidence regarding the conclusions we may currently draw in the present paper.

The number of papers found was quite surprisingly low and did not allow any advanced statistical analysis. However, the present review is not meant to be systematic nor to generate quantitative estimates, but is primarily conceptual. Yet, the non-significance of the chi-quared tests confirm the absence of dominating type of studies addressing global biodiversity changes (although the low sample sizes deserve cautious interpretation for some of the comparisons). But beyond figures and tests, we demonstrate that part of the confusion revolving around global biodiversity changes is to find in the diversity of definitions, methods and approaches adopted to address this issue.

Bottom-up approaches amplify publication bias

Producing biodiversity syntheses requires gathering empirical evidence of biodiversity changes distributed on a broad scale. We have identified two major ways of estimating global changes in biodiversity: either by synthesizing already available information ("bottom-up") or by producing estimates from raw global data ("top-down"). Our findings show that the bottom-up syntheses from reviews or meta-analyses most often conclude a decline in biodiversity. This could be due to biases in the selected studies when performing such bottom-up assessment. The political intent of governments or conservationists to monitor more endangered species results in a selection bias if the trend of those species is interpreted as an average trend for the entire taxonomic group considered (Boakes et al., 2010). Such selection bias might be further amplified due to a publication bias: as studies generally hypothesize a decline, any study showing neutral or positive change would fail to prove the hypothesis, which may encourage authors to select more results on declining trends (Mlinarić et al., 2017; Haddaway et al., 2020). Studies showing biodiversity declines are thus over-represented compared to studies showing neutral or positive changes. This tendency is exacerbated by bottom-up assessments as they rely on already published materials. We do not imply that reviews or meta-analyses should not be conducted, but rather that biodiversity syntheses should make sure publication bias is taken into account (see Haddaway et al., 2020 for recommendations).

Biodiversity syntheses are challenged by data characteristics

Quantification of trends is also based on empirical biodiversity data that are biased in terms of spatial coverage and taxa considered. Plus, these data often represent monitoring of populations

or communities through short sampling periods, hence the challenges around the use and collection of these data. Our findings confirm the major geographical and taxonomic drawbacks when estimates are generated from empirical data, namely geographical and taxonomic ones. Europe and North America are the most assessed continents (Boakes et al., 2010; Saha et al., 2018; Manes et al., 2021), whereas information is least available in the tropics (Feeley & Silman, 2011; Saha et al., 2018) and in regions that are currently under pressure (Pereira et al., 2012). Regarding taxonomic groups, terrestrial organisms, and especially vertebrates (Pereira et al., 2012; Theobald et al., 2015; Davison et al., 2021), are more studied than marine ones (Manes et al., 2021). Overall, there is an over-representation of endangered species (Boakes et al., 2010; Saha et al., 2018). In addition to these already well-documented taxonomic and geographical biases, we show that the length of the period considered is influencing the conclusions: the reviewed studies that are based on short time series identify more declines. If species historically monitored are recovering, short time series may miss their recovery. Selecting longer time-series should buffer the decline in this scenario. These results contradict other findings though. For instance, Vellend et al. (2013) found that the length of the time series had no effect on the assessment of biodiversity change. On the contrary, Gonzalez et al. (2016) showed that the percentage of decline increased with the length of the time series.

Thus, the heterogeneity in the conclusions is probably related to heterogeneity in the data characteristics. Beyond being a simple source of heterogeneity, this indicates a lack of representativeness that may represent a bias and therefore influence the reliability of the estimated trends. The lack of representativity in certain groups or regions does not ensure the reliability of the trends, but recent studies highlighted that accounting for these biases (e.g. through weighting processes (McRae et al., 2017)) is not sufficient to correctly assess the trends (Dove et al., 2023). They showed that not only short time series are less reliable than longer ones (Wauchope et al., 2019), but also that the assessment of temporal changes in biodiversity at the global scale depends more on the number of time series (considered here at population scale) than on the representativeness of the number of species present within each taxonomic group in the data (Dove et al., 2023).

To overcome these issues, a short-term solution would be to merge existing aggregated databases that are complimentary in order to increase the amount of data; although it should be noted that such synthesis requires caution regarding possible scale mismatches among datasets (temporal and/or spatial) and diversity in the metrics used (Record et al., 2021). Additionally, sensitivity analyses regarding the length of the time series used should be implemented

systematically. The long-term solution is obviously to invest in maintaining monitoring schemes for collecting data in the long term and to make a special effort on covering overlooked taxa and areas.

Beyond linear trends

Another part of the observed heterogeneities arise from methodological issues. In particular, we identify two main methodological approaches. The first is the use of global indicators, and most notably in the papers reviewed here the use of the LPI as well as the RLI. The second approach is the use of individual models, very often linear, in order to characterize trends in time series evaluating population abundances or species richness.

We highlight the fact that the ecological level considered is not as important in the heterogeneities as might be thought, but that the aggregation of trends into single metrics masks the heterogeneities, providing an abundant proportion of declining results. Such indicators have already been criticized for this reason, but also because of their sensitivity to random fluctuations and data gaps (Leung et al., 2020; Buschke et al., 2021).

Our results show that linear models applied to individual time series seem to be a less biased modelling strategy compared to global indicators. Linear models are often used to estimate the rate of change of a variable (Donald et al., 2001; Christensen et al., 2014; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2021), the most widely used variable being species richness (Hillebrand et al., 2018). However, species richness may not be the most appropriate variable to measure biodiversity change. Indeed, beyond being widely used, changes in species richness remain poorly informative. It has been proven to be insensitive to other form of biodiversity change (Santini et al., 2017; Hillebrand et al., 2018) and unreliable to detect direction in trends despite the relative simplicity to calculate it (Valdez et al., 2023).

Plus, focusing on linear trends may hide other relevant components. First, there are many examples of non-linear dynamics in nature, both in pressures (Steffen et al., 2015) and in responses (McGill et al., 2015). Linear trends are also more likely to miss different periods within time series (e.g. the recent recovery of a given species monitored for a long time). For these reasons, describing non-linear patterns should be even more straightforward than using simplistic linear approaches. Some complex methods like generalised linear models with polynomial regression splines (Cunningham & Olsen, 2009) or generalised additive models (GAM) (Fewster et al., 2000; Buckland et al., 2005) are already being used to describe non-linear dynamics. However, we

suggest here to use simpler workflows, like the one described by Rigal et al. (2020) for instance, to avoid overfitting and allow comparisons between different species.

Also, most attention is given on trends while other characteristics in the pattern of biodiversity changes are most often ignored. Variability (and changes thereof) is a proxy of stability in ecological systems (Donohue et al., 2016). Yet, the variability in biodiversity dynamics is largely overlooked: variability is often studied at the scale of ecosystems or communities to characterize their stability (Scheffer et al., 2009; Hughes et al., 2013), but very little at the scale of populations in the context of a global analysis. In the studies we reviewed, stability has only been investigated once (Marsh, 2001), and the few examples of studies that have assessed population stability at the global scale involve taxonomically and spatially biased data (Leung et al., 2017; Williams et al., 2022). Instead, most studies focus on the extinction of species (Bellard et al., 2012) and ignore fluctuations in populations, although fluctuations can indicate high vulnerability to extinction (Clements et al., 2015).

Integrating interacting drivers into biodiversity monitoring and changes assessments

Understanding the biodiversity crisis also requires to understand how global change drivers impact biodiversity across spatial and temporal scales. There are many local or regional examples in which pressure-response links have been established, especially with habitat destruction or land-use practices (Donald et al., 2001; Kohsaka et al., 2013; Liu et al., 2013; Nowakowski et al., 2017), but our work reveals that the way in which pressures aggregate on a global scale and impact the spatio-temporal dynamics of biodiversity remains poorly understood. We also highlight that while links to climate change can be established (Parmesan & Yohe, 2003; Knape & de Valpine, 2012; Comte & Lenoir, 2020), the difficulty of making links between other anthropogenic pressures and biodiversity changes at the same time remains (only few examples, e.g. (Mantyka-pringle et al., 2012; Oliver & Morecroft, 2014; Nunez & Alkemade, 2021). This observation confirms Mazor et al. (2018): they found that 40,3% of the research effort on drivers of biodiversity loss focus on climate change, while only 5,4% focus on pollution and 5% on overexploitation. However, many studies have suggested that climate change and other threats to biodiversity may interact to lead to even greater consequences (Sala et al., 2000; Brook et al., 2008; Oliver & Morecroft, 2014; Bowler et al., 2020). Such lack of global scale integration jeopardises our understanding of the human induced drivers of biodiversity changes at large scale, leading to inappropriate management strategies and missed conservation opportunities (Sirami et al., 2017).

Conservation perspectives

Although some of the biases we report here potentially lead to over or under estimate the overall decline in biodiversity, we do not question the magnitude of the biodiversity crisis. We are now moving forward with the post-2020 Global Biodiversity Framework and all the Aichi Targets for 2020 have been only partially achieved or not achieved at all. New goals have been set within the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework, many of which rely on the way biodiversity is percieved to be changing. The Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES) has published a very alarming global biodiversity assessment report in 2019. In this context, characterizing the state of biodiversity, the impact of drivers and responses is a key step to take action and "bend the curve of biodiversity loss" (Tekwa et al., 2023). While we urgently need reliable assessments to quantify temporal changes in biodiversity and their links to global drivers, we call for more attention to overlooked and yet informative components of biodiversity changes.

For instance, the Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network (GEO BON) initiative emerged in 2013 with the concept of "Essential Biodiversity Variables" defined as "measurement required for study, reporting, and management of biodiversity change", focusing on the status and trend of biodiversity components (Pereira et al., 2013). These metrics transform data from a variety of sources into indicators that provide a synthetic description of different levels of biodiversity organization, thus facilitating the translation of biodiversity data into policy information.

We suggest that conservation actions should be based not only on Essential Biodiversity Variables but more globally on Essential Biodiversity Data, with requirements on taxonomic, geographic and temporal coverage ensuring the reliability of estimated trends and thus being able to guide strategies based on the least biased observations possible. Similarly, the implementation of a framework such as Essential Biodiversity Assessment Methods, including the need to systematically take into account different levels of biodiversity, as well as the measurement not only of linear dynamics, should be considered collectively and on a large scale.

Eventually, examining the drivers of temporal changes of biodiversity also provides evidence for conservation decision-making (Ehrlén & Morris, 2015; Hefley et al., 2016). Conservation can only be considered in conjunction with an examination of the drivers of these trends, which are of course complex and heterogeneous. Our results plead for an urgent need to

develop guidance on the necessary quality required for drivers data, their spatial and temporal coverage, the number of drivers to be considered, and their identity. Methods establishing links also need to be considered, and perspectives are to be explored in terms of not only correlative but also causal links (Rigal et al., 2023).

The results of our review confirm the idea that a multifaceted view of biodiversity is needed to capture all trajectories and the risk of relying solely on global indicators. Empirical evidence for the ongoing biodiversity crisis will never reduce to a silver bullet and univocal metric of global biodiversity change. Eventually, denialism and inaction can be encouraged by the fiction that the state and fate of global biodiversity can be encapsulated in a given metric. A pernicious effect of relying on global metrics would be to consider that the situation is satisfactory providing that a given metric is stable if declining populations are "compensated" or "balanced" by increasing ones. But declines and increases in specific components of biodiversity caused by human activities are by no means cancelling out each other. Any decline of a population or an extinction of a species caused by human activities is a conservation and ethical concern. By quantifying the nuance and full distribution of the impacts of drivers on temporal changes of biodiversity, we should better understand ongoing changes in biodiversity and make sure that conservation actions are making differences.

6 References

Agardy T (2005) Global marine conservation policy versus site-level implementation: The mismatch of scale and its implications. Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER **300**: 242–248

Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. Ecology Letters **15**: 365–377

Blowes SA, Supp SR, Antão LH, Bates A, Bruelheide H, Chase JM, Moyes F, Magurran A, McGill B, Myers-Smith IH, et al (2019) The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. Science **366**: 339–345

Boakes EH, McGowan PJK, Fuller RA, Chang-qing D, Clark NE, O'Connor K, Mace GM (2010) Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. PLOS Biology **8**: e1000385

Boënnec M (2023) Sources of confusion in global biodiversity trends (Code). – *Zenodo Repository*, https://doi.org/10.5281/zenodo.8375495

Boënnec M (2024) Metadata and supplementary materials from:Sources of confusion in global biodiversity trends. – Zenodo Respository, https://doi.org/10.5281/zenodo.10535102.

Borges P (2024) Unraveling the complexity of global biodiversity dynamics: iInsights and imperatives. – Peer Community in Ecology. https://doi.org/10.32942/X29W3H

Bowler DE, Bjorkman AD, Dornelas M, Myers-Smith IH, Navarro LM, Niamir A, Supp SR, Waldock C, Winter M, Vellend M, et al (2020) Mapping human pressures on biodiversity across the planet uncovers anthropogenic threat complexes. People and Nature **2**: 380–394

Brook B, Sodhi N, Bradshaw C (2008) Synergies among extinction drivers under global change. Trends in ecology & evolution **23**: 453–60

Brooke M de L, Butchart SHM, Garnett ST, Crowley GM, Mantilla-Beniers NB, Stattersfield AJ (2008) Rates of movement of threatened bird species between IUCN red list categories and toward extinction. Conserv Biol **22**: 417–427

Buckland ST, Magurran AE, Green RE, Fewster RM (2005) Monitoring change in biodiversity through composite indices. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **360**: 243–254

Buschke F, Hagan J, Santini L, Coetzee B (2021) Random population fluctuations bias the Living Planet Index. Nature Ecology & Evolution. doi: 10.1038/s41559-021-01494-0

Capdevila P, Noviello N, McRae L, Freeman R, Clements CF (2022) Global patterns of resilience decline in vertebrate populations. Ecology Letters **25**: 240–251

Cardinale B (2014) Overlooked local biodiversity loss. Science **344**: 1098–1098

Cardinale BJ, Gonzalez A, Allington GRH, Loreau M (2018) Is local biodiversity declining or not? A summary of the debate over analysis of species richness time trends. Biological Conservation **219**: 175–183

Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Science Advances **1**: e1400253

Christensen V, Coll M, Piroddi C, Steenbeek J, Buszowski J, Pauly D (2014) A century of fish biomass decline in the ocean. Marine Ecology Progress Series. doi: 10.3354/meps10946

Clements CF, Drake JM, Griffiths JI, Ozgul A (2015) Factors Influencing the Detectability of Early Warning Signals of Population Collapse. The American Naturalist **186**: 50–58

Comte L, Lenoir J (2020) Decoupled land–sea biodiversity trends. Nat Ecol Evol **4**: 901–902

Cunningham R, Olsen P (2009) A statistical methodology for tracking long-term change in reporting rates of birds from volunteer-collected presence–absence data. Biodivers Conserv **18**: 1305–1327

Daskalova GN, Myers-Smith IH, Godlee JL (2020) Rare and common vertebrates span a wide spectrum of population trends. Nat Commun **11**: 4394

Davison CW, Rahbek C, Morueta-Holme N (2021) Land-use change and biodiversity: Challenges for assembling evidence on the greatest threat to nature. Global Change Biology **27**: 5414–5429

Díaz S, Malhi Y (2022) Biodiversity: Concepts, Patterns, Trends, and Perspectives. Annual Review of Environment and Resources **47**: 31–63

Donald PF, Green R, Heath MF (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings of the Royal Society, Series B **155**: 39–43

Donohue I, Hillebrand H, Montoya JM, Petchey OL, Pimm SL, Fowler MS, Healy K, Jackson AL, Lurgi M, McClean D, et al (2016) Navigating the complexity of ecological stability. Ecology Letters **19**: 1172–1185

Dornelas M, Antão LH, Moyes F, Bates AE, Magurran AE, Adam D, Akhmetzhanova AA, Appeltans W, Arcos JM, Arnold H, et al (2018) BioTIME: A database of biodiversity time series for the Anthropocene. Global Ecology and Biogeography **27**: 760–786

Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran AE (2014) Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. Science **344**: 296–299

Dornelas M, Gotelli NJ, Shimadzu H, Moyes F, Magurran AE, McGill BJ (2019) A balance of winners and losers in the Anthropocene. Ecology Letters **22**: 847–854

Dove S, Böhm M, Freeman R, McRae L, Murrell DJ (2023) Quantifying reliability and data deficiency in global vertebrate population trends using the Living Planet Index. Global Change Biology **29**: 4966–4982

Du Y, Yang B, Chen S-C, Ma K (2019) Diverging shifts in spring phenology in response to biodiversity loss in a subtropical forest. Journal of Vegetation Science **30**: 1175–1183

Duchenne F, Porcher E, Mihoub J-B, Loïs G, Fontaine C (2022) Controversy over the decline of arthropods: a matter of temporal baseline? Peer Community Journal. doi: 10.24072/pcjournal.131

Ehrlén J, Morris WF (2015) Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. Ecology Letters **18**: 303–314

Erauskin-Extramiana M, Arrizabalaga H, Cabré A, Coelho R, Rosa D, Ibaibarriaga L, Chust G (2020) Are shifts in species distribution triggered by climate change? A swordfish case study. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography **175**: 104666

Fahrig L (2017) Forty years of bias in habitat fragmentation research. *In* P Kareiva, M Marvier, B Silliman, eds, Effective Conservation Science: Data Not Dogma. Oxford University Press, p 0

Feeley KJ, Silman MR (2011) The data void in modeling current and future distributions of tropical species. Global Change Biology **17**: 626–630

Fewster RM, Buckland ST, Siriwardena GM, Baillie SR, Wilson JD (2000) Analysis of Population Trends for Farmland Birds Using Generalized Additive Models. Ecology **81**: 1970–1984

Geldmann J, Manica A, Burgess ND, Coad L, Balmford A (2019) A global-level assessment of the effectiveness of protected areas at resisting anthropogenic pressures. Proceedings of the National Academy of Sciences **116**: 23209–23215

Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. Trends in Ecology & Evolution **25**: 325–331

Gonzalez A, Cardinale BJ, Allington GRH, Byrnes J, Arthur Endsley K, Brown DG, Hooper DU, Isbell F, O'Connor MI, Loreau M (2016) Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. Ecology **97**: 1949–1960

Haddad NM, Gonzalez A, Brudvig LA, Burt MA, Levey DJ, Damschen EI (2017) Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. Ecography **40**: 48–55

Haddaway NR, Bethel A, Dicks LV, Koricheva J, Macura B, Petrokofsky G, Pullin AS, Savilaakso S, Stewart GB (2020) Eight problems with literature reviews and how to fix them. Nat Ecol Evol **4**: 1582–1589

He F, Zarfl C, Bremerich V, David JNW, Hogan Z, Kalinkat G, Tockner K, Jähnig SC (2019) The global decline of freshwater megafauna. Global Change Biology **25**: 3883–3892

Hefley TJ, Hooten MB, Drake JM, Russell RE, Walsh DP (2016) When can the cause of a population decline be determined? Ecol Lett **19**: 1353–1362

Hillebrand H, Blasius B, Borer ET, Chase JM, Downing JA, Eriksson BK, Filstrup CT, Harpole WS, Hodapp D, Larsen S, et al (2018) Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. Journal of Applied Ecology **55**: 169–184

Houlahan JE, Findlay CS, Schmidt BR, Meyer AH, Kuzmin SL (2000) Quantitative evidence for global amphibian population declines. Nature **404**: 752–755

Howe LC, MacInnis B, Krosnick JA, Markowitz EM, Socolow R (2019) Acknowledging uncertainty impacts public acceptance of climate scientists' predictions. Nat Clim Chang **9**: 863–867

Hughes TP, Carpenter S, Rockström J, Scheffer M, Walker B (2013) Multiscale regime shifts and planetary boundaries. Trends in Ecology & Evolution **28**: 389–395

Inchausti P, Halley J (2001) Investigating Long-Term Ecological Variability Using the Global Population Dynamics Database. Science **293**: 655–657

IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

IPCC (2021) Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 3−32,.

IUCN (2019) International Union for Conservation of Nature Annual Report 2019.

IUCN (2022) The IUCN Red List of threatened species. Ver. 2021–3. – IUCN Red List of Threatened Species, https://www.iucnredlist.org/.

Joslyn SL, LeClerc JE (2016) Climate Projections and Uncertainty Communication. Topics in Cognitive Science **8**: 222–241

Keith D, Akçakaya HR, Butchart SHM, Collen B, Dulvy NK, Holmes EE, Hutchings JA, Keinath D, Schwartz MK, Shelton AO, et al (2015) Temporal correlations in population trends: Conservation implications from time-series analysis of diverse animal taxa. Biological Conservation **192**: 247–257

Knape J, de Valpine P (2012) Are patterns of density dependence in the Global Population Dynamics Database driven by uncertainty about population abundance? Ecology Letters **15**: 17–23

Kohsaka R, Shih W, Saito O, Sadohara S (2013) Local Assessment of Tokyo: Satoyama and Satoumi – Traditional Landscapes and Management Practices in a Contemporary Urban Environment. *In* T Elmqvist, M Fragkias, J Goodness, B Güneralp, PJ Marcotullio, RI McDonald, S Parnell, M Schewenius, M Sendstad, KC Seto, et al., eds, Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities: A Global Assessment. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 93–105

Koleček J, Reif J, Šálek M, Hanzelka J, Sottas C, Kubelka V (2021) Global population trends in shorebirds: migratory behaviour makes species at risk. The Science of Nature. doi: 10.1007/s00114-021-01717-1

Laurance WF (2007) Have we overstated the tropical biodiversity crisis? Trends Ecol Evol **22**: 65–70

Leiserowitz A, Maibach EW, Roser-Renouf C, Feinberg G, Howe P (2013) Climate Change in the American Mind: Americans' Global Warming Beliefs and Attitudes in April 2013. doi: 10.2139/ssrn.2298705

Leung B, Greenberg DA, Green DM (2017) Trends in mean growth and stability in temperate vertebrate populations. Diversity and Distributions **23**: 1372–1380

Leung B, Hargreaves AL, Greenberg DA, McGill B, Dornelas M, Freeman R (2020) Clustered versus catastrophic global vertebrate declines. Nature **588**: 267–271

Liu W, Chen X, Wang Q (2013) Local Assessment of Shanghai: Effects of Urbanization on the Diversity of Macrobenthic Invertebrates. *In* T Elmqvist, M Fragkias, J Goodness, B Güneralp, PJ Marcotullio, RI McDonald, S Parnell, M Schewenius, M Sendstad, KC Seto, et al., eds, Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities: A Global Assessment. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 107–122

Loh J, Green R, Ricketts T, Lamoreux J, Jenkins M, Kapos V, Randers J (2005) The Living Planet Index: Using species population time series to track trends in biodiversity. Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences **360**: 289–95

Mammola S, Fukushima CS, Biondo G, Bongiorni L, Cianferoni F, Domenici P, Fruciano C, Lo Giudice A, Macías-Hernández N, Malumbres-Olarte J, et al (2023) How much biodiversity is concealed in the word 'biodiversity'? Current Biology **33**: R59–R60

Manes S, Costello MJ, Beckett H, Debnath A, Devenish-Nelson E, Grey K-A, Jenkins R, Khan TM, Kiessling W, Krause C, et al (2021) Endemism increases species' climate change risk in areas of global biodiversity importance. Biological Conservation **257**: 109070

Mantyka-pringle CS, Martin TG, Rhodes JR (2012) Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. Global Change Biology **18**: 1239–1252

Marsh DM (2001) Fluctuations in amphibian populations: a meta-analysis. Biological Conservation **101**: 327–335

Mazor T, Doropoulos C, Schwarzmueller F, Gladish DW, Kumaran N, Merkel K, Di Marco M, Gagic V (2018) Global mismatch of policy and research on drivers of biodiversity loss. Nat Ecol Evol **2**: 1071–1074

McGill BJ, Dornelas M, Gotelli NJ, Magurran AE (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. Trends in Ecology & Evolution **30**: 104–113

McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology & Evolution **14**: 450–453

McRae L, Deinet S, Freeman R (2017) The Diversity-Weighted Living Planet Index: Controlling for Taxonomic Bias in a Global Biodiversity Indicator. PLOS ONE **12**: e0169156

Mihoub J-B, Henle K, Titeux N, Brotons L, Brummitt NA, Schmeller DS (2017) Setting temporal baselines for biodiversity: the limits of available monitoring data for capturing the full impact of anthropogenic pressures. Sci Rep **7**: 41591

Mlinarić A, Mlinarić A, Horvat M, Horvat M, Smolčić VŠ, Smolčić VŠ, Smolčić VŠ (2017) Dealing with the positive publication bias: Why you should really publish your negative results. Biochem Med **27**: 0–0

Mora C, Sale PF (2011) Ongoing global biodiversity loss and the need to move beyond protected areas: a review of the technical and practical shortcomings of protected areas on land and sea. Marine Ecology Progress Series **434**: 251–266

Nowakowski AJ, Thompson ME, Donnelly MA, Todd BD (2017) Amphibian sensitivity to habitat modification is associated with population trends and species traits. Global Ecology and Biogeography **26**: 700–712

Nunez S, Alkemade R (2021) Exploring interaction effects from mechanisms between climate and land-use changes and the projected consequences on biodiversity. Biodivers Conserv **30**: 3685–3696

Olden JD, LeRoy Poff N, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends in Ecology & Evolution **19**: 18–24

Oliver TH, Morecroft MD (2014) Interactions between climate change and land use change on biodiversity: attribution problems, risks, and opportunities. WIREs Climate Change **5**: 317–335

Paprocki N, Heath JA, Novak SJ (2014) Regional distribution shifts help explain local changes in wintering raptor abundance: implications for interpreting population trends. PLoS One **9**: e86814

Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature **421**: 37–42

Pereira HM, Ferrier S, Walters M, Geller GN, Jongman RHG, Scholes RJ, Bruford MW, Brummitt N, Butchart SHM, Cardoso AC, et al (2013) Essential Biodiversity Variables. Science **339**: 277–278

Pievani T (2014) The sixth mass extinction: Anthropocene and the human impact on biodiversity. Rend Fis Acc Lincei **25**: 85–93

Pimm S, Raven P, Peterson A, Sekercioglu CH, Ehrlich PR (2006) Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. Proc Natl Acad Sci U S A **103**: 10941–10946

Pörtner H-O, Scholes RJ, Agard J, Archer E, Bai X, Barnes D, Burrows M, Chan L, Cheung WL (William), Diamond S, et al (2021) IPBES-IPCC co-sponsored workshop report on biodiversity and climate change. doi: 10.5281/zenodo.5101133

Pressey RL, Cabeza M, Watts ME, Cowling RM, Wilson KA (2007) Conservation planning in a changing world. Trends in Ecology & Evolution **22**: 583–592

Radchuk V, Reed T, Teplitsky C, van de Pol M, Charmantier A, Hassall C, Adamík P, Adriaensen F, Ahola MP, Arcese P, et al (2019) Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. Nat Commun **10**: 3109

Record S, Voelker NM, Zarnetske PL, Wisnoski NI, Tonkin JD, Swan C, Marazzi L, Lany N, Lamy T, Compagnoni A, et al (2021) Novel Insights to Be Gained From Applying Metacommunity Theory to Long-Term, Spatially Replicated Biodiversity Data. Frontiers in Ecology and Evolution 8:

Reilly J, Stone PH, Forest CE, Webster MD, Jacoby HD, Prinn RG (2001) Uncertainty and Climate Change Assessments. Science **293**: 430–433

Rigal S, Dakos V, Alonso H, Auniņš A, Benkő Z, Brotons L, Chodkiewicz T, Chylarecki P, de Carli E, del Moral JC, et al (2023) Farmland practices are driving bird population decline across Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences **120**: e2216573120

Rigal S, Devictor V, Dakos V (2020) A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables. Ecological Indicators **112**: 106113

Saha A, McRae L, Dodd Jr CK, Gadsden H, Hare KM, Lukoschek V, Böhm M (2018) Tracking Global Population Trends: Population Time-Series Data and a Living Planet Index for Reptiles. Journal of Herpetology **52**: 259–268

Sala OE, Stuart Chapin F, III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, et al (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. Science **287**: 1770–1774

Sánchez-Bayo F, Wyckhuys KAG (2021) Further evidence for a global decline of the entomofauna. Austral Entomology **60**: 9–26

Santini L, Belmaker J, Costello MJ, Pereira HM, Rossberg AG, Schipper AM, Ceauşu S, Dornelas M, Hilbers JP, Hortal J, et al (2017) Assessing the suitability of diversity metrics to detect biodiversity change. Biological Conservation **213**: 341–350

Sax DF, Gaines SD (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. Trends in Ecology & Evolution **18**: 561–566

Scheffer M, Bascompte J, Brock W, Brovkin V, Carpenter S, Dakos V, Held H, Nes E, Rietkerk M, Sugihara G (2009) Early-Warning Signals for Critical Transitions. Nature **461**: 53–9

Sirami C, Caplat P, Popy S, Clamens A, Arlettaz R, Jiguet F, Brotons L, Martin J-L (2017) Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. Global Ecology and Biogeography **26**: 385–394

Steffen W, Broadgate W, Deutsch L, Gaffney O, Ludwig C (2015) The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. The Anthropocene Review **2**: 81–98

Tekwa E, Gonzalez A, Zurell D, O'Connor M (2023) Detecting and attributing the causes of biodiversity change: needs, gaps and solutions. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **378**: 20220181

Theobald EJ, Ettinger AK, Burgess HK, DeBey LB, Schmidt NR, Froehlich HE, Wagner C, HilleRisLambers J, Tewksbury J, Harsch MA, et al (2015) Global change and local solutions: Tapping the unrealized potential of citizen science for biodiversity research. Biological Conservation **181**: 236–244

Valdez JW, Callaghan CT, Junker J, Purvis A, Hill SLL, Pereira HM (2023) The undetectability of global biodiversity trends using local species richness. Ecography **2023**: e06604

Vellend M, Baeten L, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Beauséjour R, Brown CD, Frenne PD, Verheyen K, Wipf S (2013) Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. PNAS **110**: 19456–19459

Wagner DL, Fox R, Salcido DM, Dyer LA (2021) A window to the world of global insect declines: Moth biodiversity trends are complex and heterogeneous. Proceedings of the National Academy of Sciences **118**: e2002549117

Walther G-R (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **365**: 2019–2024

Wauchope HS, Amano T, Sutherland WJ, Johnston A (2019) When can we trust population trends? A method for quantifying the effects of sampling interval and duration. Methods in Ecology and Evolution **10**: 2067–2078

Williams JJ, Freeman R, Spooner F, Newbold T (2022) Vertebrate population trends are influenced by interactions between land use, climatic position, habitat loss and climate change. Global Change Biology **28**: 797–815

Willis KJ, Bhagwat SA (2009) Biodiversity and Climate Change. Science **326**: 806–807

Wilson RJ, Fox R (2021) Insect responses to global change offer signposts for biodiversity and conservation. Ecological Entomology **46**: 699–717

Wolf AA, Zavaleta ES, Selmants PC (2017) Flowering phenology shifts in response to biodiversity loss. Proceedings of the National Academy of Sciences **114**: 3463–3468

WWF (2022) Living Planet Report 2022 – Building a nature-positive society. Almond, R.E.A., Grooten, M., Juffe Bignoli, D. & Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.

WWF (2020) Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss. Almond, R.E.A., Grooten M. and Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.

Chapitre 2

L’illusion de la neutralité scientifique et son rôle dans le débat sur la crise de la biodiversité

« The term biodiversity is a tool for a zealous defense of a particular social construction of nature that recognizes, analyzes, and rues this furious destruction of life on Earth. When they deploy the term, biologists aim to change science, conservation, cultural habits, human values, our ideas about nature, and, ultimately, nature itself. »

David Takacs, *The idea of biodiversity*, 1996

1 Introduction

À la clôture du premier chapitre de cette thèse, je me suis vue englobée par une diffuse frustration. Malgré cette tentative de compréhension et de clarification des sources de confusion autour des estimations de l'état de la biodiversité à l'échelle globale, j'avais le sentiment de passer à côté de dimensions et d'enjeux plus profonds. Bien évidemment, la dimension technique nécessaire à l'estimation de métriques de déclin de la biodiversité est cruciale, et son appréhension a ce confort rassurant de la rigueur et du résultat justifiable et éclairé. Dans le premier chapitre de ma thèse je questionne donc avec, je l'espère, la rigueur qu'exige le raisonnement scientifique l'origine des confusions à propos de l'étendue et de l'ampleur de la crise de la biodiversité. Je questionne la façon dont on agrège les résultats, la façon dont on quantifie les changements, la nature des données employées. Je cherche des réponses tangibles et logiques à un problème qui semble quantitatif. Et de la même manière, l'ensemble des chercheuses et chercheurs qui se sont penchés sur le sujet ont débattu au moyen d'articles qui reposent sur des méthodologies précises, et qui questionnent eux aussi les dimensions techniques (*e.g*. Leung *et al*., 2020; Gonzalez *et al*., 2016). En théorie, la prise en compte de ces incertitudes devrait permettre de clarifier la situation – comme cela a été fait pour le climat – et de divulguer un message clair et scientifiquement juste, au sens épistémique du terme ; autrement dit, dont la fiabilité et la précision correspondent à la réalité des connaissances et des données disponibles. Mais la frustration que je ressentais était probablement due à la persistance d'un inconfort lors de la lecture de certains articles, voire même lors de l'exposition de mes propres travaux. Comment pouvait-on dire que la biodiversité n'était pas, même seulement en moyenne, en déclin ? Je manquais quelque chose. C'est à mesure de dialogues avec des collègues ou bien des proches que j'ai pris conscience que cet inconfort, que j'étais loin d'être la seule à éprouver, émanait de l'intervention de jugements de valeurs. Accepter une nouvelle vision des changements de biodiversité implique une dimension éthique profonde, où la crainte de faire erreur résonne avec nos standards moraux. Notamment, et je le mentionnais dans mon introduction générale, la science de la conservation repose sur un postulat fondamental qu'est la valeur intrinsèque de la biodiversité (Soulé, 1985). Cette valeur place la protection de toutes les formes de vie au rang d'impératif moral. Dès lors, accepter une nouvelle perspective selon laquelle la biodiversité ne serait pas en moyenne en déclin, c'est craindre de trahir des engagements profonds, et de diluer l'importance de nos efforts pour protéger les écosystèmes. Voilà donc la dimension qui me manquait pour parvenir à mettre le doigt sur ce qui provoque une telle intensité dans le débat, et qui générait mon sentiment de frustration : la dimension éthique.

Au premier abord, on pourrait penser qu'intégrer des notions de valeurs et d'éthique dans une étude scientifique soit déplacé, dans la mesure où il est d'usage d'employer une dichotomie entre faits et valeurs, héritage attribué à Hume (1789). Dans son *Traité de la nature humaine*, Hume soutenait que les faits, ce qui est, et les valeurs, ce qui doit être, appartiennent à des domaines distincts. Alors quelle pertinence ou influence pourrait bien avoir l'usage de la morale dans une sphère où la construction des connaissances repose sur des critères d'objectivité et de neutralité ? Traditionnellement, on ne questionne pas les valeurs dans la science. On fait le postulat d'une imperméabilité entre domaine scientifique et domaine des valeurs. C'est dans cette perspective que le débat sur lequel je me penche a été questionné uniquement sous le prisme de la science en tant qu'entreprise neutre et objective. Seulement, cette dichotomie entre faits et valeurs commence à faire l'objet de débats au sein même de la sphère scientifique depuis quelques années. Par ailleurs, de nombreuses études en philosophie des sciences ont permis de renouveler et d'enrichir les réflexions épistémologiques sur l'idéal de la neutralité scientifique. Je suis convaincue que les débats sur la nature des changements de biodiversité à l'échelle mondiale ont tout à gagner à être éclairés de ces réflexions. Je propose donc dans ce chapitre d'élargir nos perspectives en reconsidérant l'idéal de la neutralité scientifique, afin d'éclairer les discussions sur la quantification des changements de biodiversité. Je commence par exposer les débats contemporains autour de la séparation entre faits et valeurs en philosophie des sciences, avant d'en intégrer les apprentissages dans notre compréhension du débat sur la crise de la biodiversité. Cette prise de conscience me conduit finalement à discuter de la responsabilité sociale des scientifiques, et de la manière dont leurs travaux peuvent avoir des conséquences éthiques et politiques significatives.

2 Éléments réflexifs issus la philosophie des sciences

L'idéal traditionnel de la neutralité

Je l'énonçais précédemment, une idée persistante et largement acceptée est que la science aspire à la neutralité. Cet idéal de la neutralité scientifique, qui s'est cristallisé au début du XXe siècle avec la montée du positivisme logique et des penseurs comme Ernst Mach, Rudolf Carnap ou les membres du Cercle de Vienne, repose sur la conviction que la science doit être objective. L'objectivité est donc un réquisit important de la connaissance scientifique : *"l'objectivité scientifique est une caractéristique des énoncés, méthodes et résultats scientifiques. [...] L'objectivité est souvent considérée comme une bonne raison pour accorder de la valeur à la*

connaissance scientifique et comme la source de l'autorité de la science en société" (Reiss & Sprenger, 2014). Ainsi, l'objectivité scientifique est ce qui confère à la science son privilège de pouvoir examiner la réalité du monde.

Alors que l'objectivité se comprend traditionnellement comme le résultat d'une recherche active de description du réel tel qu'il est (à l'aide d'une méthode garantissant notamment que les faits considérés comme objectifs sont vérifiables et indépendants du sujet), la neutralité consiste à effacer toute implication personnelle dans cette recherche. Le scientifique neutre ne serait qu'un porte-parole passif et désintéressé, sans l'influence aucune de ses propres valeurs, parti-pris politiques ou moraux. Cependant, dans le langage courant, l'objectivité est implicitement invoquée lorsque l'on parle de neutralité, et inversement, de sorte que les deux termes se confondent.

Si je parlais de distinction entre faits et valeurs en introduction, c'est également car la notion classique d'objectivité est intimement liée à la conception traditionnelle de la science comme idéal de la science "indépendante des valeurs" (*the value-free ideal),* selon les termes d'Heather Douglas (2009). Dans ce cadre-ci, on distingue alors les valeurs contextuelles – c'est-à-dire culturelles, sociales, éthiques, politiques ou économiques – des valeurs épistémiques, parfois aussi nommées cognitives ou rationnelles. Dans *The Essential Tension* (1978), Thomas Kuhn définit par exemple des valeurs épistémiques comme l'adéquation empirique (lorsque l'hypothèse correspond à l'observation), la simplicité des théories, ou encore leur cohérence interne et externe. Lorsque l'on parle d'idéal de science "indépendante des valeurs", on parle donc d'indépendance vis-à-vis des valeurs contextuelles, qui sont considérées comme étant irrationnelles et extérieures à l'entreprise scientifique ; alors que les valeurs épistémiques sont elles considérées à l'inverse comme constitutives de l'entreprise scientifique. La conception classique de l'objectivité scientifique repose sur cet idéal et cette absence de valeurs contextuelles dans la construction des connaissances, étant donné que le but de la science est de représenter le monde tel qu'il est, indépendamment des positions sociales, politiques, historiques ou culturelles dans lesquelles se trouvent les scientifiques. Ce "point de vue de nulle-part", selon l'expression empruntée à Thomas Nagel (1993), soutient donc que les scientifiques peuvent, et doivent, maintenir une séparation stricte entre les faits et les valeurs pour produire des connaissances fiables et impartiales. Cet idéal s'inscrit dans la conception réaliste de la connaissance scientifique, qui affirme ainsi que les théories scientifiques visent à décrire la réalité telle qu'elle est, indépendamment des perceptions et des contextes humains (Braud, 2017).

Cependant, il existe en réalité une tension entre l'idéal de neutralité traditionnel – comprise comme posture nécessaire à la description objective des faits – et la réalité complexe dans laquelle la science évolue – où les valeurs interagissent avec la manière dont est conduite et construite la science. La prise de conscience de cette tension et sa mise en avant dans les débats n'est pas nouvelle dans l'histoire de la philosophie des sciences. Déjà en 1953, dans son article "The Scientist *Qua* Scientist Makes Value Judgments"*,* Richard Rudner réfute la dichotomie entre faits et valeurs. Il part du postulat suivant : étant donné qu'aucune hypothèse scientifique n'est jamais complètement vérifiée, le scientifique qui accepte une hypothèse doit décider que les preuves sont suffisamment solides pour justifier l'acceptation de l'hypothèse. C'est alors qu'interviennent nos jugements de valeurs ; il écrit : "il est évident que notre décision concernant les preuves et le degré de solidité de celles-ci sera fonction de l'importance, au sens éthique du terme, d'une erreur dans l'acceptation ou le rejet de l'hypothèse". Ce constat de la perméabilité des connaissances aux valeurs des scientifiques sera, à l'époque déjà, appuyé par d'autres philosophes tels que Carl Hempel (1965) ou Ernst Nagel (1961). Cependant, c'est bien la vision de l'idéal de la neutralité, prônée entre autres par Isaac Levi (1960), qui va persister et faire figure de position hégémonique jusqu'à aujourd'hui encore. À titre d'exemple, un article publié en mai 2024 dans le journal *npj Climate Action* (succursale de *Nature*), intitulé "The importance of distinguishing climate science from climate activism", traite des risques que pourrait occasionner la prise en compte des valeurs dans la crédibilité de la science. Il y est stipulé que "les universitaires ne devraient pas avoir d'intérêts *a priori* dans le résultat de leurs études". C'est ainsi que si on reconnaît la possibilité que les valeurs puissent conditionner la science, on ne remet généralement pas en cause son "intégrité épistémique", c'est-à-dire la faculté hypothétique de la science à se détacher des valeurs contextuelles (Ruphy, 2015).

Seulement, bien que la science cherche à atteindre des objectifs de vérité et d'universalité, elle opère toujours dans un contexte humain et social. Ce constat remet alors en cause la capacité de principe de la science à se libérer complètement de l'influence des valeurs, sans que cela ne compromette pour autant son objectivité.

Mutation de la notion d'objectivité

Les remises en questions modernes s'ancrent dans une vision constructiviste de la conception des connaissances. Le constructivisme, qui a gagné en popularité dans les années 1970 avec des penseurs comme Thomas Kuhn, soutient que les connaissances scientifiques sont toujours en partie construites socialement, et que le sujet connaissant a un rôle actif dans la construction de ses représentations (Guba & Lincoln, 1989, 1998 ; Braud, 2017). Cela signifie que les faits scientifiques ne sont pas simplement des découvertes objectives de la nature, mais sont influencés par les contextes sociaux, culturels et historiques dans lesquels la science est pratiquée. Dans ce cadre de pensée, la "vérité" est alors définie comme la représentation la plus informée et sophistiquée faisant consensus parmi les individus les plus compétents pour forger cette représentation. Cette dernière est ainsi le résultat d'une intersubjectivité et d'une histoire. En réalité, deux paradigmes épistémologiques constructivistes différents ont été conceptualisés, et on distingue un paradigme constructiviste dit "radical", au sein duquel aucune hypothèse fondatrice n'est postulée sur l'existence d'un réel en soi (Glasersfeld, 2001 ; Le Moigne, 2001). Cependant, je me concentrerai ici uniquement sur le premier paradigme constructiviste énoncé, qui est le plus commun (Avenier, 2011).

En suivant la perspective constructiviste donc, on peut admettre que la revendication d'une neutralité chez les scientifiques est illusoire. Cela sous-entendrait que l'on puisse se détacher de notre condition sociale et de nos aspirations personnelles. Pour le sociologue Boaventura de Sousa Santos, cela relève d'un paradoxe : "plus un scientifique se pense neutre, [...] plus il risque au contraire d'être inconscient de son manque de neutralité" (Pereira, 2021). À l'inverse, c'est en ayant conscience de notre absence de neutralité que l'on peut identifier les biais qui influencent nos travaux. Néanmoins, De Sousa Santos insiste sur la distinction entre neutralité et objectivité. En effet, l'absence de neutralité ne conduit pas selon lui au relativisme épistémologique. Il écrit :

> *« L'objectivité résulte de l'application rigoureuse et honnête des méthodes d'investigation qui nous permettent de faire des analyses qui ne réduisent pas à la reproduction anticipée des préférences idéologiques de qui les mène. L'objectivité résulte également de l'application systématique de méthodes qui permettent d'identifier des présupposés, des prénotions, les valeurs et les intérêts qui sous-tendent la recherche scientifique, qui en est soi-disant dépourvue. »*

C'est ainsi que la notion d'objectivité est revue, et devient alors non plus un synonyme de neutralité mais bien le produit d'une critique intersubjective : l'objectivité ne suppose pas de prétendre à la neutralité, mais au contraire d'être transparent sur nos conditionnements, afin de manifester les

possibles biais dans nos discours. De la même manière, Hilary Putnam propose une ouverture de la notion d'objectivité basée sur la réforme de l'opposition entre faits et valeurs. Loin de nous faire sombrer dans le relativisme, elle soutient au contraire que "les conditions subjectives de possibilité de notre rapport au monde (perceptions, concepts, valeurs) ne sont pas un obstacle, mais l'unique moyen de conquérir quelque chose comme une objectivité" (Tinland, 2011). On retrouve cette même critique de la neutralité dans les épistémologies féministes, et notamment au travers des travaux d'Helen Longino. Dans son ouvrage *Science as Social Knowledge* (1990), elle souligne elle aussi le fait que l'idéal de la neutralité nous éloigne finalement de l'objectivité comme horizon. Selon elle, puisque les valeurs contextuelles interviennent inévitablement, il convient même de les rendre visibles et de les soumettre à un débat démocratique. Elle soutient donc que la reconnaissance de l'influence des valeurs sociales et contextuelles dans la science ne compromet pas l'objectivité scientifique, mais peut au contraire enrichir et rendre plus rigoureuse la pratique scientifique. En effet, la science est une entreprise collective, ainsi la critique constructive et la discussion ouverte entre chercheurs et chercheuses avec des valeurs et des intérêts divers peuvent aider à identifier les biais et à améliorer l'objectivité des connaissances. En somme, en opposition aux conceptions traditionnelles de l'objectivité, ces perspectives issues des épistémologies marxistes et féministes permettent une "critique transformative", en mettant l'accent sur la dimension sociale de l'activité scientifique, ainsi que sur les bénéfices épistémiques résultant de la confrontation ouverte entre plusieurs points de vue.

Par delà ces bénéfices épistémiques, cette vision d'une objectivité comme résultant d'un dialogue ouvert et d'une transparence pose plus largement la question de la relation entre science et démocratie, faisant l'objet de débat sur la responsabilité des scientifiques. Dans son ouvrage *Science, Vérité et Démocratie* (2001), Philip Kitcher insiste sur la responsabilité éthique des scientifiques envers la société, et plaide pour une démocratie délibérative où les institutions doivent intégrer des mécanismes permettant une délibération publique informée sur les choix scientifiques. Il soutient ainsi une vision où les scientifiques assument une responsabilité sociale et où la science est intégrée dans un cadre démocratique participatif, dans lequel les priorités de la recherche scientifique impliquent les citoyennes et citoyens. Plus spécifiquement à des questions écologiques ou de biodiversité, Catherine Larrère a elle aussi plaidé pour l'importance des débats publics sur les questions scientifiques, en insistant sur la nécessité de transparence et de responsabilité dans les processus décisionnels (Larrère, 1997). Cette vision ne fait cependant pas l'unanimité, tout d'abord car la vision conservatrice de l'idéal de la neutralité est encore largement répandue, et car cette perspective démocratique met en question la légitimité du grand public sur des questions jugées

spécifiques. D'autre part, parmi celles et ceux qui prônent l'abandon de cet idéal de la neutralité, des divergences persistent. Par exemple, John Dupré (2012) propose de mener un débat sur les valeurs impliquées en amont – plutôt qu'en aval – des enquêtes scientifiques, mais cela présuppose qu'un accord soit possible au sein des communautés scientifiques sur un ensemble de valeurs. Aussi, des épistémologies féministes qualifiées comme plus "radicales" soutiennent que certaines valeurs peuvent être désirables (Solomon, 2012). Selon Janet Kourany, la prise en compte de telles valeurs peut non seulement conduire à des succès épistémiques – c'est-à-dire nous rapprocher de l'objectivité – mais également aboutir à une science qui soit socialement et politiquement désirable (2010). C'est particulièrement vrai dans le cas d'intervention de valeurs féministes dans des sciences aux biais sexistes, qui ont permis d'améliorer nos connaissances sur la santé des femmes par exemple. Dans ce cas, les valeurs ne sont plus vues comme des biais mais comme des outils au potentiel libérateur et émancipateur (Ruphy, 2015).

Naturellement, il est des domaines qui sont plus affectés par la morale et l'éthique. Aussi remettre en question la neutralité de la science ne fait pas toujours nécessairement sens. Questionner l'illusion de la neutralité scientifique lorsque l'on travaille sur le boson de Higgs n'a manifestement pas la même portée que lorsqu'il s'agit de domaines où les conséquences sont politiques et les enjeux par essence moraux, comme c'est le cas pour les sciences de la conservation. Alors que ces questions ont été largement abordées en philosophie des sciences, les sciences dites "dures" y sont longtemps restées hermétiques. Aujourd'hui ce fonctionnement se module doucement, pour laisser place à un paysage scientifique teinté par endroits d'un engagement plus radical, voire clivant. En février 2020 par exemple, plus de 1000 scientifiques avaient appelé les citoyennes et citoyens à la désobéissance civile dans une tribune parue dans *Le Monde*, en réponse à l'inaction des gouvernements face à l'urgence climatique. Cet appel avait fait suite à des tribunes similaires dans *The Guardian* ou *Le Temps*, et avait notamment donné lieu à la création du collectif Scientifiques en rébellion. Ainsi, alors que certains sortent fermement de la neutralité, d'autres persistent dans un idéal traditionnel et ne questionnent aucunement le rôle des valeurs dans la recherche, ni plus généralement la responsabilité éthique des scientifiques dans la société. C'est notamment le cas dans les questions englobant le débat dont je traite dans cette partie, alors qu'intégrer ces questionnements devrait être essentiel lorsque l'on travaille sur les changements de biodiversité à l'échelle mondiale.

3 Apprentissages et perspectives

Afin de mieux comprendre en quoi la neutralité est particulièrement illusoire dans le domaine qui nous intéresse, je propose dans un premier temps de recontextualiser brièvement la genèse du terme *biodiversité* et des sciences de la conservation.

Alors que la diversité du vivant intéresse les biologistes depuis Humboldt, Linné ou Darwin, la conceptualisation de la *biodiversité* attendra elle les années 1980. Les premières mentions du syntagme "diversité biologique" seront faites par Raymond Dasman en 1968, dans *A different kind of country*, puis par Thomas Lovejoy en 1980, dans *Conservation biology : an evolutionary-ecological perspective*. Le néologisme *biodiversité* est quant à lui employé pour la première fois en 1985 par Walter Rosen, lors de la préparation du premier forum américain sur la diversité biologique. Il est ensuite popularisé en 1988 par Edward Wilson lors de la publication des actes du colloque sous le nom "Biodiversity" (Wilson & Peter 1988). Ce n'est qu'à partir de la Conférence de Rio sur l'environnement et le développement organisée par les Nations Unies en 1992, qui représente un tournant majeur dans la prise de conscience des enjeux environnementaux, que l'usage du terme va réellement se répandre au-delà des sphères scientifiques. Le concept de biodiversité émerge donc dans un contexte de crise environnementale, de sorte que dès sa création, faits et valeurs sont entremêlés. Les pionniers de son utilisation, tels que Lovejoy, l'ont employé dès l'origine dans des perspectives à la fois scientifiques et militantes, en revendiquant l'importance de la question de la perte de la biodiversité (Devictor, 2015). Ce terme dépasse la simple désignation du vivant et exprime la volonté d'ancrer la nature et la vie dans la sphère politique. La puissance des mots que David Takacs emploie en 1996 dans *The idea of biodiversity* pour décrire l'envergure de ce que représente le concept de *biodiversité* illustre à mon sens parfaitement ce propos :

> *« Le terme biodiversité est un outil de défense forcené d'une construction sociale particulière de la nature qui reconnaît, analyse et déplore cette furieuse destruction de la vie sur Terre. Lorsqu'ils utilisent ce terme, les biologistes visent à modifier la science, la conservation, les habitudes culturelles, les valeurs humaines, nos idées sur la nature et, en définitive, la nature elle-même. [...] Au nom de la biodiversité, les biologistes espèrent peser davantage sur les décisions politiques, obtenir des ressources pour la recherche, occuper une position centrale dans la définition de notre vision de la nature et, en fin de compte, enrayer la destruction effrénée du monde naturel. Pour y parvenir, les biologistes invoquent tout un ensemble de valeurs qui transcendent largement ce que l'on pourrait considérer comme relevant de leur domaine d'expertise. Leurs sentiments factuels, politiques, émotionnels, esthétiques, éthiques et spirituels à l'égard du monde naturel s'incarnent dans*

> *le concept de biodiversité ; ainsi présentée, la biodiversité est utilisée pour façonner les perceptions, les sentiments et les actions grand public à l'égard de ce monde. »*

Ce terme a bien sûr évolué au fil du temps, devenant un concept complexe aux multiples définitions, et employé dans une diversité de sphères langagières. Je reviendrai plus tard sur l'importance de prendre ces notions en compte pour les scientifiques dans la divulgation des messages. Pour l'instant, mon intention est de mettre en lumière ce que ce terme incarnait à l'origine, et continue d'incarner aujourd'hui : un concept chargé, connoté, indissociablement lié à des valeurs sous-jacentes.

C'est dans ce même contexte que naît la science de la conservation. Elle est définie comme une discipline scientifique nouvelle dont l'objectif est de mettre la lumière sur les préoccupations majeures concernant l'impact des activités humaines sur la nature. C'est une discipline de crise, qui nécessite de tolérer l'incertitude pour mettre en place les décisions, plutôt que d'en faire un prétexte à l'inaction (Soulé, 1985). Il s'agit d'une science engagée et appliquée, qui tire sa force des liens assumés entre faits et valeurs. Je le rappelais, Micheal Soulé énonce même que le postulat "le plus fondamental" est que la biodiversité a une valeur intrinsèque. Bien entendu, la littérature de l'éthique environnementale regorge de débats consacrés aux questions du "pourquoi protéger la nature ?", "quelles sont les valeurs de la nature ?", ou encore "quelles actions sont justes à mettre en place ?"; mais je ne développerai pas tout ceci ici, bien que cela soit passionnant. Là encore, mon intention n'est pas tant de retracer un panorama des controverses, mais bien d'attirer l'attention sur l'omniprésence des liens entre faits et valeurs lorsque l'on travaille en science de la conservation.

Voilà donc le contexte de fond sur lequel se construit le débat sur la nature des changements de biodiversité à l'échelle mondiale. La "biodiversité globale" est une construction sociale, le résultat d'une combinaison de l'émergence d'une écologie scientifique et de positionnements moraux. Dans ce contexte, il serait vain, voire fallacieux, de prétendre à une quelconque neutralité. Pourtant, je le répète, malgré ce contexte, les questionnements autour des changements de biodiversité à l'échelle mondiale tournent toujours autour des valeurs épistémiques et des manières dont on construit les connaissances, mais jamais des valeurs contextuelles et des ambitions des scientifiques qui mènent les recherches. Or, travailler sur les questions de crise de la biodiversité en se limitant à une approche purement épistémique, c'est-à-dire en se concentrant uniquement sur les aspects scientifiques et techniques, c'est ignorer la complexité et les implications profondes de cette problématique. Étudier la biodiversité à travers le seul prisme épistémique, c'est se priver des dimensions politiques et morales pourtant inhérentes à la science de la conservation. Cela revient à

ne pas prendre conscience que ces questions s'inscrivent dans un cadre post-normatif, où la science traditionnelle, ou "science normale", ne suffit plus pour répondre aux défis urgents et complexes posés par la perte de biodiversité. La science post-normale, telle que définie par Funtowicz et Ravetz (1999), propose un cadre pour aborder des problèmes complexes où "*les faits sont incertains, les valeurs sont polémiques, les enjeux sont importants et les décisions sont urgentes*". Elle invite à une collaboration transdisciplinaire et à une participation étendue des parties prenantes pour produire des connaissances qui soient non seulement scientifiquement robustes, mais aussi socialement pertinentes et éthiquement acceptables.

C'est ici que les éléments réflexifs présentés plus hauts peuvent éclairer la part du débat qui reste encore dans l'ombre, ou *a minima* amorcer une perspective de résolution. Au-delà des considérations techniques, le débat portant sur la quantification des changements de biodiversité à l'échelle mondiale repose selon moi sur des divergences de hiérarchisation entre valeurs épistémiques et contextuelles, aux dépens de la reconnaissance de l'importance de chacunes d'elles. D'une part, il me semble que pour de nombreux scientifiques, l'idée de ne pas exprimer un message qui s'apparente à un "déclin global" soit insupportable, à tel point que les valeurs épistémiques sont presque effacées, au profit des valeurs contextuelles. Cela se manifeste notamment par une exacerbation des résultats lorsque ceux-ci sont conformes avec ce que l'on anticipe. Ainsi, les déclins identifiés sont parfois présentés à travers le recours à des hyperboles et autres éléments de langages se rapprochant du courant de la collapsologie. En effet, l'emploi de mots forts tels que "Armageddon écologique" (Leather, 2018) ou "annihilation biologique" (Ceballos *et al*., 2017) nourrissent l'idée d'un effondrement et d'une catastrophe inévitable. À l'inverse, on observe des discours aux accents de modération de la crise, au sein d'études qui cherchent *a priori* à être les plus justes au sens épistémique du terme, c'est-à-dire en intégrant le plus possible les biais (e.g. Johnson *et al*., 2024). Au regard des titres provocateurs (par exemple "A balance of winners and losers in the Anthropocene", Dornelas *et al.*, 2019), il semble cependant que les valeurs contextuelles ne soient pas leur priorité. Peut-être est-ce là une des tristes conséquences de l'agrégation des jeux de données : ainsi réduite à des chiffres dans des lignes et des colonnes, la biodiversité perd de sa valeur. Une analyse encore plus critique pourrait par ailleurs questionner dans quelle mesure le désir de marquer les esprits l'emporte parfois sur la réserve et le doute scientifique. Quoiqu'il en soit, un point me semble clair au regard des réflexions issues de la philosophie des sciences : l'illusion de la neutralité scientifique a invisibilisé la part du débat portant sur les valeurs et les enjeux contextuels. Comme le soulignent les travaux d'Helen Longino ou de De Sousa Santos, il est pourtant essentiel de considérer ces valeurs puisqu'elles interviennent

nécessairement dans la construction de notre connaissance. Le débat sur la crise de la biodiversité ne pourra que davantage prétendre à l'objectivité si les valeurs sont ouvertement débattues. En outre, un tel débat devrait permettre de soutenir la nécessité d'une meilleure communication des résultats, afin de ne pas alimenter ni le doute, ni la catastrophe.

4 Responsabilité sociale des scientifiques

Si les questions de communication et de représentation sont si importantes, c'est qu'elles touchent des sphères qui dépassent la science elle-même. La conférence de Rio, au-delà d'être un événement fondateur pour l'histoire de la biodiversité en soi, l'est aussi pour le mot lui-même, qui va alors prendre son essor. Le terme va se diffuser dans des sphères diversifiées, notamment celle du politique, mais il va aussi connaître une visibilité au travers des médias et des citoyens. Au-delà de la représentation du terme *biodiversité* dans divers domaines, il est essentiel de saisir qu'il existe une réelle circulation entre les discours : ceux des biologistes nourrissent, entre autres, les discussions présentes dans les textes des conférences internationales, qui sont ensuite médiatisés par les journalistes. Ces discours touchent ensuite les citoyens et citoyennes, qui peuvent à leur tour se les approprier. La complexité du terme *biodiversité* découle également de son évolution au fil du temps et au sein des différentes sphères dialectiques – c'est-à-dire des différents espaces de discussion. En science par exemple, on parle de biodiversité pour qualifier à la fois la richesse spécifique, l'abondance des populations ou encore la diversité entre communautés. Aujourd'hui, ce terme est donc rattaché à une palette de discours très large, dans une articulation entre sciences, médias et société. Selon Alain Pavé (2019), cette propagation des discours sur la biodiversité dans l'espace social amenuise la portée des messages scientifiques, et réduit la crédibilité de l'écologie en tant que science.

Si je partage cet avis, il me semble néanmoins qu'une erreur serait de ne pas considérer l'existence de cette circulation des discours. On pourrait penser à tort que la clarification de la définition opérationnelle de biodiversité dans les articles, au même titre que la nuance apportée aux propos, suffise à se prémunir de quelconque répercussions médiatiques. Seulement, les chercheuses et chercheurs savent à quel point certains articles vont bénéficier d'une forte couverture médiatique, sans pour autant que les propos ne soient correctement relayés par les journalistes. J'ai par exemple été témoin de l'engouement médiatique qu'il y a eu autour du papier *Farmland practices are driving bird population decline across Europe* paru dans la revue *Proceedings of the National*

Academy of Sciences en mai 2023, puisque les principaux contributeurs étaient dans mon laboratoire de recherche. J'ai pu entrapercevoir les rouages médiatiques, et l'importance de la sémantique employée de manière plus palpable que par n'importe quel autre biais. Conduire des recherches en science de la conservation et clamer au sein même du titre d'un papier qu'il n'y a pas de "perte nette" de biodiversité va donc non seulement fondamentalement à l'encontre de l'éthique même de la science de la conservation, mais c'est également faire fi des répercussions que cela peut avoir dans les autres discours. Pourtant, les scientifiques savent. C'est pourquoi je rejoins l'analyse de Stéphane Foucart, qui incriminait les papiers aux titres provocateurs (2021). Cela s'apparente à une nouvelle forme de "fabrique du doute", où est suscité un épais nuage de doute qui alimente les controverses et égare les opinions publiques.

5 Conclusion

Je crois qu'un effet pernicieux de ce genre de débat est le sentiment de choix que cela suscite chez quiconque le rencontre. Pourtant, grâce aux éclairages apportés par la philosophie des sciences, il apparaît que chacune des parties comporte des écueils, mais qu'une approche par dialogue ouvert, dans une discussion que se veut publique, plurielle et non contrainte puisse au contraire faire émerger un consensus. Reconnaître que ces questions s'inscrivent dans un cadre post-normatif permet d'adopter une approche plus holistique et inclusive. Cela implique de considérer les incertitudes, d'intégrer les valeurs éthiques, d'impliquer activement les parties prenantes, et de promouvoir une transdisciplinarité essentielle pour élaborer des réponses adaptées à l'ampleur des défis posés par la perte de biodiversité.

Compte-tenu des enjeux, il semble légitime d'attendre de la science de la conservation d'être à la fois épistémiquement réussie *et* socialement et politiquement désirable. Cependant, à mon sens, aucune des parties du débat ne satisfait actuellement ces attentes. La vision historique d'un "déclin global" apparaît de plus en plus comme incorrecte d'un point de vue épistémique, dans la mesure où elle néglige la complexité inhérente à la biodiversité, ne pouvant être réduite à de simples indices généraux. Il est donc essentiel de poursuivre les recherches scientifiques pour mettre à jour nos connaissances et appréhender au mieux cette complexité à travers des outils et méthodes mieux adaptés à l'objet d'étude qu'est la biodiversité. Toutefois, cette vision reste politiquement et socialement souhaitable car elle transmet un message clair, ancré dans une réalité politique qui souligne l'impact humain sur les écosystèmes. À l'inverse, malgré la rigueur de fond et une

approche peut-être plus juste au sens épistémique du terme, il me semble que certains messages de tête de pont ne soient pas, socialement et politiquement désirables. Il incombe aux scientifiques de ne pas céder au jeu du dévoiement médiatique, veillant ainsi à une communication responsable et constructive. Ne perdons pas de vue que l'absence de preuve n'est pas une preuve d'absence. Bien que le terme de "déclin" ne soit pas le plus adapté, l'accumulation des preuves pointe tout de même vers un constat que l'on ne peut réfuter, qui doit rester consensuel et absolument visible : les impacts humains sont à l'origine d'une crise de la biodiversité qui se manifeste par des bouleversements profonds dans le fonctionnement des interrelations entre les organismes vivant sur cette Terre. C'est peut-être ici l'emploi du terme biodiversité qui est à nuancer : alors que la caractérisation de la crise de la biodiversité devrait se traduire par l'analyse conjointe de l'extinction des espèces, des changements dans l'abondance des populations, de l'homogénéisation biotique des communautés, de la destruction des habitats, de la pollution des écosystèmes, etc. ; l'emploi du mot "biodiversité" pour désigner une seule de ces composantes et conclure quant à l'existence, ou non, d'un "déclin global de la biodiversité" ne semble pas cohérent. Ces ajustements sémantiques et de communication auront certainement un coût, mais la minimisation de l'ampleur des destructions et de la diversité des manifestations de ce que l'on appelle "crise de la biodiversité" ne devraient pas en faire partie.

De la même manière, la crédibilité auprès des non-spécialistes doit rester intacte – voire mérite d'être revalorisée. En effet, ce débat met également en lumière le compromis qu'il y aurait à trouver entre la rigueur scientifique et la facilité de communication, mais il me semble qu'il ne s'agit pas là de choix discrets mais de gradients sur lesquels nous positionner. Nous ne devrions pas simplement supposer qu'une position optimale dans cet espace de compromis est très proche de l'extrême de la facilité de communication, ni de l'extrême rigueur scientifique – au détriment de la compréhension par le plus grand nombre. L'écologie est après tout la "science des systèmes complexes", et cette complexité rend la description cohérente difficile. Nous ne devrions pas avoir peur de le reconnaître. Aussi, la science n'a heureusement pas le monopole de la compréhension de la nuance. Il est crucial de fournir au grand public un minimum d'informations solides sur l'état de la biosphère, car c'est ainsi qu'il pourra se sentir concerné.

6 Références

Avenier M-J (2011) Les paradigmes épistémologiques constructivistes : post-modernisme ou pragmatisme ? Management & Avenir **43**: 372–391

Braud P (2017) Le réalisme au défi du constructivisme. Presses Universitaires de France, Paris cedex 14, pp 91–100

Büntgen U (2024) The importance of distinguishing climate science from climate activism. npj Clim Action **3**: 1–2

Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R (2017) Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proceedings of the National Academy of Sciences **114**: E6089–E6096

Dasmann, R (1968) A different kind of country. New York : The Macmillan Con.

Devictor V (2015) Nature en crise: Penser la biodiversité. SEUIL, Paris

Dornelas M, Gotelli NJ, Shimadzu H, Moyes F, Magurran AE, McGill BJ (2019) A balance of winners and losers in the Anthropocene. Ecology Letters **22**: 847–854

Douglas HE (2009) Science, Policy, and the Value-Free Ideal. doi: 10.2307/j.ctt6wrc78

Dupré J (2012) Comments on Philosophy of Science After Feminism, by Janet Kourany. Perspectives on Science **20**: 310–319

Foucart S (2021) « Le "biodiversité-scepticisme", plus discret que celui contre le dérèglement climatique, est en un sens bien plus inquiétant ». Le Monde. https://www.lemonde.fr/idees/article/2021/05/24/le-biodiversite-scepticisme-plus-discret-que-celui-contre-le-dereglement-climatique-est-en-un-sens-bien-plus-inquietant_6081238_3232.html

Glasersfeld E (2001) The radical constructivist view of science, Foundations of Science, special issue on Impact of Radical Constructivism on Science, **6**: 31-43.

Gonzalez A, Cardinale BJ, Allington GRH, Byrnes J, Arthur Endsley K, Brown DG, Hooper DU, Isbell F, O'Connor MI, Loreau M (2016) Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. Ecology **97**: 1949–1960

Guba EG, Lincoln YS (1989) Fourth generation evaluation, London, Sage.

Guba EG, Lincoln YS (1998) Competing paradigms in qualitative research, in The landscape of qualitative research. 195-220. London: Sage.

Hempel CG (1965) Science and Human Values. *In* CG Hempel, ed, Aspects of Scientific Explanation and Other Essays in the Philosophy of Science. The Free Press, pp 81–96

Hume D (1739) Traité de la nature humaine, Livre III, Trad. Fr. M. Philippe Folliot, Edition numérique, 2007.

Johnson TF, Beckerman AP, Childs DZ, Webb TJ, Evans KL, Griffiths CA, Capdevila P, Clements CF, Besson M, Gregory RD, et al (2024) Revealing uncertainty in the status of biodiversity change. Nature **628**: 788–794

Kitcher P (2010) Science, vérité et démocratie. PUF, Paris.

Kourany JA (2010) Philosophy of Science after Feminism, 1er édition. Oxford University Press

Kuhn TS (1978) The Essential Tension. Philosophy of Science **45**: 649–652

Larrère C (1997) Pour ou contre le pluralisme ? De la politique à la nature. Les philosophies de l'environnement. Presses Universitaires de France, Paris cedex 14, pp 105–124

Leather SR (2018) "Ecological Armageddon" – more evidence for the drastic decline in insect numbers. Annals of Applied Biology **172**: 1–3

Letters (2018) Facts about our ecological crisis are incontrovertible. We must take action. The Guardian. https://www.theguardian.com/environment/2018/oct/26/facts-about-our-ecological-crisis-are-incontrovertible-we-must-take-action

Leung B, Hargreaves AL, Greenberg DA, McGill B, Dornelas M, Freeman R (2020) Clustered versus catastrophic global vertebrate declines. Nature **588**: 267–271

Levi I (1960) Must the Scientist Make Value Judgments? The Journal of Philosophy **57**: 345–357

Longino HE (1990) Science as Social Knowledge: Values and Objectivity in Scientific Inquiry. doi: 10.2307/j.ctvx5wbfz

Lovejoy, T. E. (1980). « Foreword », *in* Soulé M. & Wilcox B. A. *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective*. Sunderland: Sinauer Associates.

Nagel E (1961) The Structure of Science. Les Etudes Philosophiques **17**: 275–275

Opinion (2019) «Nous déclarons notre soutien à Extinction Rebellion»: lettre ouverte du monde académique suisse - *Le Temps*. https://www.letemps.ch/opinions/declarons-soutien-extinction-rebellion-lettre-ouverte-monde-academique-suisse

Pavé A (2019) La biodiversité entre croyance et connaissance - AOC media. AOC media - Analyse Opinion Critique, https://aoc.media/analyse/2019/04/19/biodiversite-entre-croyance-connaissance/

Pereira I (2021) « Maximiser l'objectivité et minimiser la neutralité » : du militantisme en sciences sociales. The conversation. doi: https://theconversation.com/maximiser-lobjectivite-et-minimiser-la-neutralite-du-militantisme-en-sciences-sociales-156159

Ravetz J, Funtowicz S (1999) Post-normal science—an insight now maturing. Futures **31**: 641–646

Reiss J, Sprenger J (2014) Scientific Objectivity. The Stanford Encyclopedia of Philosophy. https://plato.stanford.edu/entries/scientific-objectivity/

Rigal S, Dakos V, Alonso H, Auniņš A, Benkő Z, Brotons L, Chodkiewicz T, Chylarecki P, de Carli E, del Moral JC, et al (2023) Farmland practices are driving bird population decline across Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences **120**: e2216573120

Rudner R (1953) The Scientist *Qua* Scientist Makes Value Judgments. Philosophy of Science **20**: 1–6

Ruphy S (2015) Rôle des valeurs en science : contributions de la philosophie féministe des sciences. Écologie & politique **51**: 41–54

Solomon M (2012) Socially Responsible Science and the Unity of Values. Perspectives on Science **20**: 331–338

Soulé ME (1985) What Is Conservation Biology? BioScience **35**: 727–734

Takacs D (1996) The Idea of Biodiversity: Philosophies of Paradise. Johns Hopkins University Press

Tinland O (2011) « Hilary Putnam. La traversée du réalisme », in Laugier S et Plaud S (dir.), Lectures de la philosophie analytique, Paris, Ellipses.

Tribune (2020) L'appel de 1 000 scientifiques : « Face à la crise écologique, la rébellion est nécessaire ». Le Monde. https://www.lemonde.fr/idees/article/2020/02/20/l-appel-de-1-000-scientifiques-face-a-la-crise-ecologique-la-rebellion-est-necessaire_6030145_3232.html

Wilson, E. O., & Peter, F. M. (1988). Biodiversity. National Academy Press. doi: 10.17226/989



Deuxième partie

***

Dynamiques temporelles complexes de la biodiversité, une approche par populations

Chapitre 3

Non-linéarité et variabilité temporelle des dynamiques de populations de vertébrés à l'échelle mondiale

1 Résumé

Ce chapitre s'appuie sur le manuscrit suivant : Boënnec M, Dakos V, Devictor V (2024) Non-linearity and temporal variability are overlooked components of global vertebrate population dynamics, *Diversity and Distribution*, Submitted.

La dynamique des populations est la plupart du temps évaluée au moyen d'analyses des tendances *via* des approches linéaires, permettant de quantifier la direction générale et l'intensité des changements, à travers respectivement le signe et la magnitude des coefficients directeurs de pentes. Cependant, les tendances linéaires peuvent cacher des variations substantielles dans la dynamique des populations, lesquelles pourraient réconcilier les divergences apparentes discutées dans la première partie de cette thèse. Ainsi, dans ce chapitre, l'objectif est de déterminer si l'utilisation de modèles non-linéaires et la quantification de la variabilité temporelle peuvent compléter la représentation des changements dans la dynamique des populations mondiales offerte par les approches linéaires.

Dans ce chapitre, j'ai analysé 6 437 séries temporelles d'abondance de populations de 1 257 espèces de vertébrés provenant de la base de données Living Planet Database, sur la période 1950 - 2020. J'ai utilisé des polynômes de second ordre pour examiner les trajectoires non-linéaires, et les ai classées parmi 9 catégories en fonction de leur direction et de leur accélération (augmentation linéaire, accélérée ou décélérée ; déclin linéaire, accéléré ou décléré ; absence de tendance, concave, convexe). J'ai comparé cette classification à celle qui est la plus répandue, c'est-à-dire celle issue d'une approche linéaire, qui considère trois cas de figure seulement (augmentation, déclin, ou absence de tendance). J'ai également quantifié la variabilité temporelle des trajectoires en utilisant l'erreur quadratique moyenne des polynômes ajustés (*MSE*). J'ai ensuite utilisé des modèles linéaires généralisés à effet mixtes pour tester les sources potentielles d'hétérogénéité dans les trajectoires non-linéaires et la variabilité temporelle, à travers les types d'habitats (terrestre, marin ou d'eau douce), les régions géographiques, les groupes taxonomiques et les statuts de conservation issus de la Liste Rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN).

J'ai identifié 44,8 % de trajectoires non-linéaires parmi les séries temporelles analysées. Sur l'ensemble des populations, 30 % étaient en déclin (linéaire ou non-linéaire), 30 % en augmentation

(linéaire ou non-linéaire) et 40 % étaient sans tendance, concave ou convexe. En comparant avec la classification linéaire, j'ai identifié que 18 % des populations présentaient des trajectoires qui risquaient d'être classées dans des catégories ne représentant pas leurs trajectoires réelles. Aussi, la non-linéarité s'est exprimée différemment selon les régions géographiques et les groupes taxonomiques, sans pour autant que je ne puisse identifier de "*hotspot*" de linéarité ou de non-linéarité. De la même manière, la variabilité temporelle s'est exprimée différemment selon les régions et groupes étudiés. En particulier, les populations marines et d'eau douce étaient plus variables que les populations terrestres, et les poissons étaient plus variables que les autres vertébrés.

En résumé, ce chapitre illustre une complexité des dynamiques habituellement ignorées lorsque l'on travaille sur des séries temporelles de populations. La non-linéarité et la variabilité temporelle se sont exprimées en proportions variables à l'échelle du globe, sans pour autant que l'on ne distingue de régions ou de groupes particulièrement différents des autres. Aussi, ces composantes n'ont ni l'une ni l'autre montré de différences significatives entre les statuts de conservation, s'illustrant par une disparité intra-statut forte. Cela suggère que les tendances linéaires peuvent ne pas suffire pour caractériser des populations "en danger". En conclusion, ce travail invite à prendre en compte la complexité des trajectoires, mais souligne également que des regroupements trop larges peuvent encore masquer des hétérogénéités, et invite donc à considérer les variations à des échelles davantage régionales et locales.

N.B. Les annexes relatives à ce chapitre sont présentées en Annexe 2 (p. 213).

2 Introduction

Quantifying and understanding global biodiversity changes are critical research challenges. A commonly used approach to quantifying global biodiversity changes is to rely on the linear trend in global indices derived from the combination and collation of local monitoring data distributed across realms and groups (e.g. Living Planet Index (McRae et al., 2017; WWF, 2022)). More recently, the widespread availability of open-access large datasets (e.g. BiotTIME (Dornelas et al., 2018)), has revealed contrasting results depending on the ecological level (population *versus* community) (Dornelas et al., 2014; Leung et al., 2020)or metric considered (e.g. Living Planet Index *versus* population trends) (Blowes et al., 2019; Antão et al., 2020; Daskalova et al., 2020; Pilotto et al., 2020; Haase et al., 2023). In particular, "no net loss" in the number of species or "no net change" in population abundances have been reported (Vellend et al., 2013; Inger et al., 2015; Primack et al., 2018; Blowes et al., 2019; Pilotto et al., 2020; Crossley et al., 2021). While such conclusions raised many questions and caused controversies within the scientific community (Cardinale, 2014; Gonzalez et al., 2016; Loreau et al., 2022; Boënnec et al., 2023; Kuczynski et al., 2023), they revealed that global biodiversity changes are complex and heterogeneous, and cannot be encapsulate in a single metric (Dornelas et al., 2023).

However, the majority of empirical studies tracking temporal changes in the abundance of individuals of different species over time rely on linear regressions (Rigal et al., 2020; Pélissié et al., 2023) or more elaborated linear models (e.g. state-space models (Leung et al., 2017; Daskalova et al., 2020)). By focusing solely on the general direction of population trajectories (i.e. the sign of the slope) and its magnitude (i.e. the absolute value of the slope), these models could miss critical information for describing population dynamics, such as how fast and when changes occur (Rigal et al., 2020). For instance, a convex trajectory for the population size of a threatened species (Fig. 1) can testify of a successful conservation strategy and a recent improvement of its population status. On the contrary, an accelerated decrease in the population size of a species (Fig. 1) can indicate an increasingly worsening situation. Such non-linear dynamics are expected to occur substantially in population dynamics given that the drivers of population trajectories themselves follow non-linear patterns. For instance, many global change pressures have accelerated synchronously in the 1980s, often labelled as a "great acceleration" in the Anthropocene (Steffen et al., 2015). Besides, non-linearity has already been observed at large spatial and temporal scales in populations of

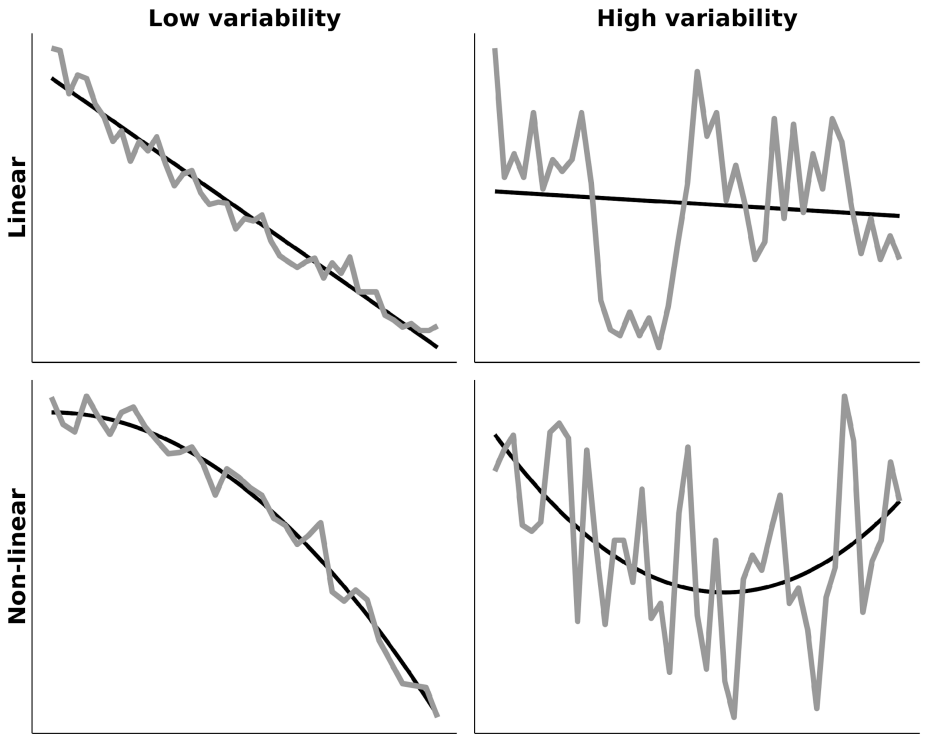


Figure 1. Illustrations of non-linearity and temporal variability in hypothetised population dynamics. Representation of different possible magnitude of temporal variability within population linear or non-linear trajectories. Black solid lines represent the trajectory of the time series, which might be a linear or non-linear fit. Solid grey lines represent hypothetical abundance time series. Temporal variability in populations may occur even when the apparent trajectory is null or going upwards.

arthropods (Duchenne et al., 2022), birds (Rigal et al., 2020) or fishes (Pélissié et al., 2023) or in community dynamics (Penny et al., 2023). Yet, the extent and distribution of non-linear trajectories of populations at global scale has been, to our knowledge, largely overlooked.

Besides non-linear trajectories, temporal variability is another overlooked aspect of global biodiversity dynamics. Temporal variability is a common estimator of ecological stability, a multifaceted concept with many alternative definitions including resistance to environmental change and resilience (Pimm, 1984; McCann, 2000; Donohue et al., 2016). Increase in variability has been long identified as a loss of stability in ecological systems (Grimm and Wissel, 1997) or even a signature of abrupt ecological collapse (Scheffer et al., 2009; Hughes et al., 2013). Thus, population variability was proposed as a proxy for vulnerability (Mrowicki et al., 2016) yet it is not captured by the slope or the shape of the trajectory (even if non-linear) of a population. For instance, an apparent absence of change in regard of the overall trajectory may mask strong variations in abundance (Fig. 1), and therefore a potential risk of extinction, especially if the population's abundance is small and exposed to demographic, environmental or genetic stochasticity (Caughley, 1994). Although temporal variability has been studied at global scale (Leung et al., 2017; Capdevila et al., 2022), how it is coupled with non-linear population trajectories remains unclear.

Overall, a complete understanding of global biodiversity changes based upon the complete description of trajectories (beyond usual linear trends) and their associated temporal variability is missing. Such comprehensive description could have implications for conservation and biodiversity assessments. Testing which habitat types, geographical regions and/or taxonomic groups are facing specific patterns of change in population abundance over time could provide key insights for improving conservation prioritization. For instance, Global IUCN Red List Categories are often used for conservation prioritization, yet they are based, among other factors, on simple linear population trends (IUCN, 2022). Global IUCN Red List Categories could be refined by integrating recent abrupt changes within populations dynamics revealed by non-linear models or strong temporal variability exposing specific species to increasing vulnerability (Brito et al., 2010; Rueda-Cediel et al., 2018; Bachman et al., 2019; Fraixedas et al., 2022).

In this paper, we analyze vertebrate population data from the Living Planet Database and describe their non-linear trajectories and temporal variability. We test three predictions on those two components.

(1) We assume that there would be biogeographic patterns in population non-linear trajectories and temporal variability across the planet's habitat types, regions and realms, in line with particular regions of the world experiencing high rates of environmental change (e.g., tropical forests (Barlow et al., 2007), Arctic (IPCC, 2021)). The clustered distribution of global change drivers in space has been proven to lead to hetereogeneous patterns (Halpern et al., 2015; Blowes et al., 2019; He et al., 2019; Bowler et al., 2020; Jaureguiberry et al., 2022). We therefore expect regions particularly under pressure to express more non-linearity through accelerated declines and concave trajectories, given that the rate at which the changes occur is not linear. Similarly, high environmental changes are expected to result in stronger temporal variability in populations (Lawson et al., 2015).

(2) We expect populations from species with life history traits related to high vulnerability to global change to express higher non-linearity and temporal variability. Species with different life history traits may respond to the environment differently or may intrinsically differ in a way that results in more non-linearity and more variable population dynamics, and this may be seen in the different taxonomic groups (Albaladejo-Robles et al., 2023). In particular, amphibians are expected to express more non-linearity and temporal variability than the other groups (Houlahan et al., 2000; Blaustein et al., 2011). We expect higher non-linearity and especially a higher diversity in its form. Non-linearity may be expressed either through dramatic declines (accelerated declines or concave trajectories), along with high temporal variability, or through recovery signals (decelerated declines, convex trajectories) if conservation actions were implemented and successful.

(3) As for more vulnerable taxonomic groups, we similarly expect populations from species with a high IUCN Red List Category (being a proxy of high extinction risk) to be more likely to express non-linearity in all its forms and higher temporal variability than the populations of least concern species.

3 Material and methods

Ecological time series data

We used population time series from the Living Planet Database (LPD). The current public version contains 32,211 population time series distributed worldwide, with populations that were

monitored using different metrics of abundance or proxy of abundances (e.g., number of individuals vs. number of nests); and time series ranging from 1950 to 2020. We omitted populations which had less than twenty time points of monitoring data (populations were not always monitored in each intervening year, see SM3, Fig. S3.1), as previous studies have found that shorter time series might not capture biologically meaningful directional trends in abundance (Wauchope et al., 2019). For each population time series, habitat type (Terrestrial, Marine or Freshwater), region (e.g. Africa, North America, Europe) and taxonomic group (e.g. Birds, Mammals) is provided in the LPD. Additionally, we extracted IUCN Red List Category data for each species from the International Union for Conservation of Nature (IUCN).

Modeling populations dynamics

Fitting linear and non-linear models

We fitted both linear and non-linear models in order to compare the resulting classifications of population trajectories. Before analysis, we log transformed the abundance of each population in order to make them comparable. Ecological data are often log-transformed prior to statistical analysis as variance has the tendency to increase with the mean abundance, and because log-transformation allows the reduction of the outliers' weight (Cottingham et al., 2001). Population trajectories are thus estimated in multiplicative changes and non-linearity is referred to on a multiplicative scale.

We first fitted each population time series (log transformed abundance through time) with a linear regression model to qualify the overall linear direction of the trajectory. We distinguished increasing trajectories (significantly positive slope), decreasing trajectories (significantly negative slope), and trajectories with no significant trend, classified as "no trend".

For the main analysis (non-linear modeling), we adopted the framework proposed by Rigal et al. (2020). We fitted each population time series with a second order polynomial model to qualify the non-linear shape of the trajectory through time:

$$Y(t) = \alpha_0 + \alpha_1 t + \alpha_2 t^2 + \varepsilon(t) \quad (1)$$

Where Y is the log transformed abundance estimate (we added 1 to every population count, to account for estimates of zero abundance in a given year), t the time in years, and the process error is represented by $\varepsilon \sim N\left(0, \sigma^2\right)$. We used orthogonal polynomials so that the correlation between the first and second order variables is removed (Rigal et al., 2020). The significance of each coefficient (α_1 for first order and α_2 for second order) is therefore used to test whether the second order significantly improves the regression compared to the first order. Second order polynomials can discriminate trajectories with no net changes – stationary processes – (if α_1 and α_2 are not significant); linear – or monotonous – trajectories (if only α_1 is significant); and non-linear – or non-monotonous – trajectories (if α_2 is significant).

The log-transformation prior to the analysis could however bias the estimated population trajectories (O'Hara and Kotze, 2010). In order to make sure this is not the case, we compared the population trajectory classifications when using the generalized linear models with polynomials on raw abundances (using a quasi-poisson distribution error) *versus* when using the log-transformed abundances. We show in the appendix SM2 that results regarding this study were not affected.

Classifying population trajectories

We used the direction and the acceleration to classify the different types of trajectories. The direction (increase, decrease or null) is null if there is no net changes, and equal to α_1 if the trajectory is linear. If the trajectory is non-linear (if α_2 is significant), the direction is determined by the slope of the tangent given by the linearisation around the center of the time series. The acceleration is given either by the sign of the second order coefficient α_2 or by the sign of $\gamma^{\cdot}$, the derivative of the curvature function. When the direction is null, the acceleration refers to the convexity or concavity of the trajectory and only the sign of α_2 is needed to describe it (convex if $\alpha_2 > 0$, concave if $\alpha_2 < 0$). When the direction is an increase or a decline, the sign of $\gamma^{\cdot}(\alpha_2)$ is used to determine if the process is accelerated ($\gamma^{\cdot}(\alpha_2)<0$) or decelerated ($\gamma^{\cdot}(\alpha_2)>0$) (see Rigal et al., 2020 for details). Using the combination of direction and acceleration, one can classify any trajectory as belonging to one of the nine following trajectory types: linear decrease, accelerated decrease, decelerated decrease, no trend (linear), concave (down), convex (up), linear increase, decelerated increase and accelerated increase (Fig. 2 shows examples of each trajectory type).

Estimating temporal variability

Once we fitted the non-linear models, we statistically estimated the temporal variability around the calculated trajectories. We considered the temporal variability of a population to reflect the fluctuations around the overall trajectory, that we assume to be the "equilibrium".

We used the mean squared error (MSE) as a proxy of this temporal variability, which is measured as:

$$MSE = \frac{1}{n}\sum_{t=1}^{n}\left(Y_t - \hat{Y}_t\right)^2 \quad (2)$$

where Y_t corresponds to the log transformed abundance value at time t and $\hat{Y}_t$ to the corresponding estimated value from the second order polynomial fit (either the non-linear fit when the second order term is significant or the linear one if it is not significant). The MSE is calculated from the residuals of the fitted model, it therefore allows to account for variability around the main trajectory.

The MSE is distributed on [0,+∞], with a high MSE being interpreted as a high temporal variability. However, this metric is linked to our choice of modeling *via* second-order polynomials, which is why we additionally used two other proxies for temporal variability to minimize potential biases associated with model and metric selection. Specifically, we used the coefficient of variation and the consecutive disparity index (Fernández-Martínez et al., 2018) and present the details regarding these analyses in appendix SM4.

Identifying determining factors of non-linearity and temporal variability

Non-linearity

To determine if non-linearity was expressed differently across habitat types, regions, taxonomic groups, and IUCN Red List Categories, we used a generalized mixed-effects model (GLMM) framework which accounts for co-variance among explanatory variables. The linear *versus* non-linear character of each population trajectory was encoded through a binary variable (L). We used a GLMM with a binomial error structure and a logit link function that modelled the

probability (p_{irths}) for each time series i from region reg, habitat hab, taxonomic group tax and species s to not being linear. The model is structured as follows:

$$L_{irhts} \sim Bernoulli\left(p_{irhts}\right) \quad (3)$$

$$log\left(\frac{p_{irhts}}{1-p_{irhts}}\right) = \beta_0 + \beta_1 * points_i + \beta_{2_{reg}} + \beta_{3_{hab}} + \beta_{4_{tax}} + \beta_{5_{IUCNs}} + \theta_s \quad (4)$$

Where β_0 is the global intercept, β_1 the effect of the number of points of the ith time series on the probability of not being linear. $\beta_{2_{reg}}$, $\beta_{3_{hab}}$ and $\beta_{4_{tax}}$ are the effects of the regions, habitats and taxonomic groups, respectively, of the time series i. $\beta_{5_{IUCNs}}$ is the effect of the IUCN classification of species s. θ_s is the species random effect, accounting for the possible correlation between populations from the same species. We accounted for the time series duration in the models as it is likely that durations show variations among regions, habitats or taxonomic groups.

Temporal variability

Similarly, to determine if population temporal variability varied according to biogeographic and taxonomic patterns, we used a GLMM with a gamma error structure and a log-link function that modelled the value of the MSE for each time series i from region reg, habitat hab, taxonomic group tax and species s .

$$MSE_{irhts} \sim Gamma\left(\mu_{irhts}, \phi\right) \quad (5)$$

$$log\left(MSE_{irhts}\right) = \beta_0 + \beta_1 * points_i + \beta_{2_{reg}} + \beta_{3_{hab}} + \beta_{4_{tax}} + \beta_{5_{IUCNs}} + \beta_{6_{traj}} + \theta_s \quad (6)$$

Where μ_{irhts} in equation (5) is the mean of the gamma distribution and ϕ the dispersion parameter. The $\beta_0, \beta_1, ..., \beta_5, \theta_s$ in equation (6) account for the same effects than in equation (4), and $\beta_{6_{traj}}$ accounts for the effect of the time series type of trajectory (categorical variable with nine factors corresponding to the nine types of trajectories). The aim was to investigate whether we identified significant differences in temporal variability among habitat types, regions, taxonomic groups and IUCN Red List categories even when accounting for the trajectory type, to avoid potential redundency between the two parameters.

All analyses were performed under R version 4.3.3. We used the *glmmTMB* function from the "glmmTMB" package to run the models (Brooks et al., 2017). We then used the *Anova* function from the "car" package (Fox and Weisberg, 2018) to get traditional ANOVA-style table from glmmTMB fits. The estimated marginal means were extracted with the "emmeans" package (Searle et al., 1980). When differences were detected, we performed post-hoc tests using the *ghlt* function from the "multcomp" package in order to distinguish groups that expressed significantly different temporal variability from others (Hothorn et al., 2008). All data and scripts are available on a Zenodo respository online.

4 Results

We analyzed 6,437 population time series from 1,257 species extracted from the Living Planet Database over the period between 1950 and 2020, which reflects almost 20% of the entire database. The remaining 80% were not selected because of their small length (<20 years). The temporal (Fig S1.1.), geographical and taxonomic extents (Fig. S1.2, S1.3., Table S1.1) of the database we analyzed are presented in appendix SM1.

Non-linear trajectories among global population dynamics

Classification of population dynamics into trajectory types

We applied both the linear and non-linear classification methods on 6,437 population time series. We found a broad spectrum of trends and trajectories among the studied populations (Fig. 2). Across the time series we analyzed, 36% (2,338 time series) of populations were declining, 34% (2,164 time series) were increasing and 30% (1,935 time series) showed no trend in population change over time according to the linear framework. When classifying the trajectories following the non-linear framework, we found that 3,550 were linear while for the other 2,887 (i.e. 44.8 % of the 6,437 trajectories) a second order polynomial was a better fit (Fig. 2). However, the proportion of non-linearity found was conditioned by the number of years sampled and the starting year of the time series used. In particular, the detected proportion of non-linearity increased with the number of years sampled and decreased with the starting year (see appendix SM3, Fig. S3.2).

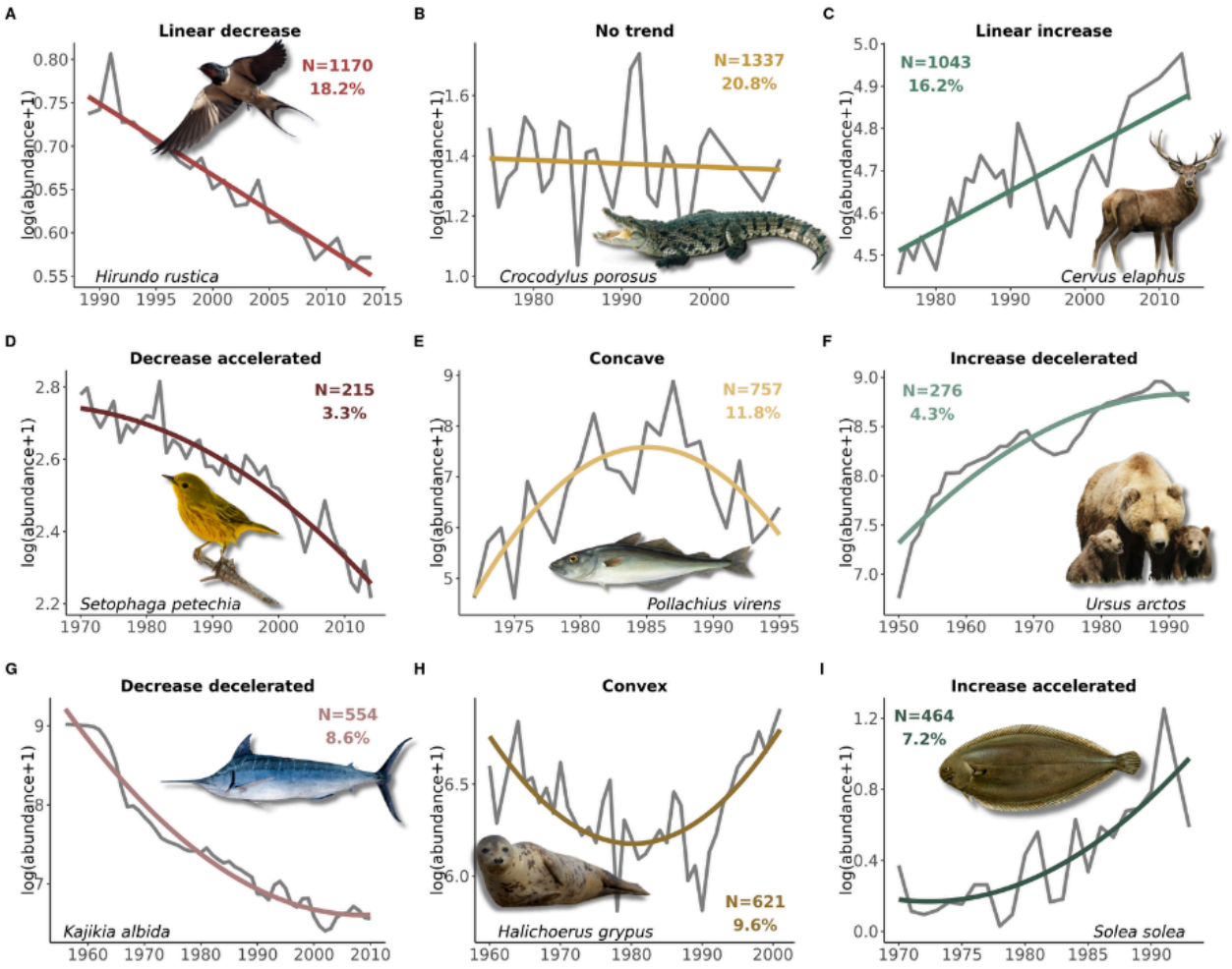


Figure 2. Non-linear trajectories account for almost 45% of the population trajectories studied. Classification of the 6,437 population trajectories (log transformed abundances) from 1950 to 2020 into nine possible shape categories. 'N' indicates the number of populations within each category. The percentages are relative to the total number of population (6,437). Log transformed abundances are shown for one population of each trajectory type by a gray line and best-fitted first or second order polynomials are shown by a bold coloured line.

Among the 2,887 non-linear trajectories, concave (curved downwards) and convex (curved upwards) cases were the most represented, accounting for almost half of all non-linear trajectories (48%, 1,378 time series) (Fig. 2E, 2H). Non-linear declines (Fig. 2D, 2G) and non-linear increases (Fig. 2F, 2I) were represented in similar proportions (around 26% each). Among the 6,437 population trajectories, 1,939 (i.e. 30%) were classified as declining of which 554 were decelerated, 215 accelerated and 1,170 were linear (Fig. 2A, 2D, 2G). 1,783 (i.e. 28%) were classified as increasing of which 276 were decelerated, 464 accelerated and 1,043 were linear (Fig. 2C, 2F, 2I). Finally, 2,715 (i.e. 42%) were neither declining or increasing, of which 757 were concave, 621 were convex and 1,337 showed no trend (Fig. 2B, 2E, 2H).

Cross-comparison of linear and non-linear classifications

Interestingly, when comparing the linear *versus* the non-linear classifications, we found that among the 2,338 populations that were classified as decreasing according to the linear framework, around 50% were classified as linearly decreasing according to the non-linear framework (Fig. 3A). The other 50% were classified either as (i) decreasing non-linearly (N=768, i.e. 33% of the 2,338 classified as decreasing); (ii) concave trajectories (N=201, 9%), i.e. trajectories showing a recent decrease after an increase; or (iii) convex trajectories (N=203, 9%), i.e. trajectories showing a recent increase after a decrease (Fig. 3A). Similarly, among the 2,164 populations that were classified as increasing according to the linear framework, around 50% were classified as linearly increasing according to the non-linear framework (Fig. 3C). The others were showing a mix of non-linear increases, concave and convex trajectories (Fig. 3C). Among the 1,935 populations classified as "stable" by the linear framework, around 70% showed no trend according to the non-linear framework, the rest 30% experiencing mostly concave or convex trajectories (Fig. 3B).

Determining factors of non-linear trajectories in population dynamics

The GLMM showed that there are significant differences on the non-linear character of the population trajectories among regions (χ^2 = 38.47, df = 7, p-value < 0.001) (Fig. 4B) and taxonomic groups (χ^2 = 17.59, df = 5, p-value = 0.003) (Fig. 4C). Differences among habitat types were only slightly significant (χ^2 = 5.50, df = 2, p-value =0.06) (Fig. 4A), while IUCN Red List Categories (χ^2 = 7.75, df = 5, p-value = 0.17) showed no strong differences (Fig. 4D).

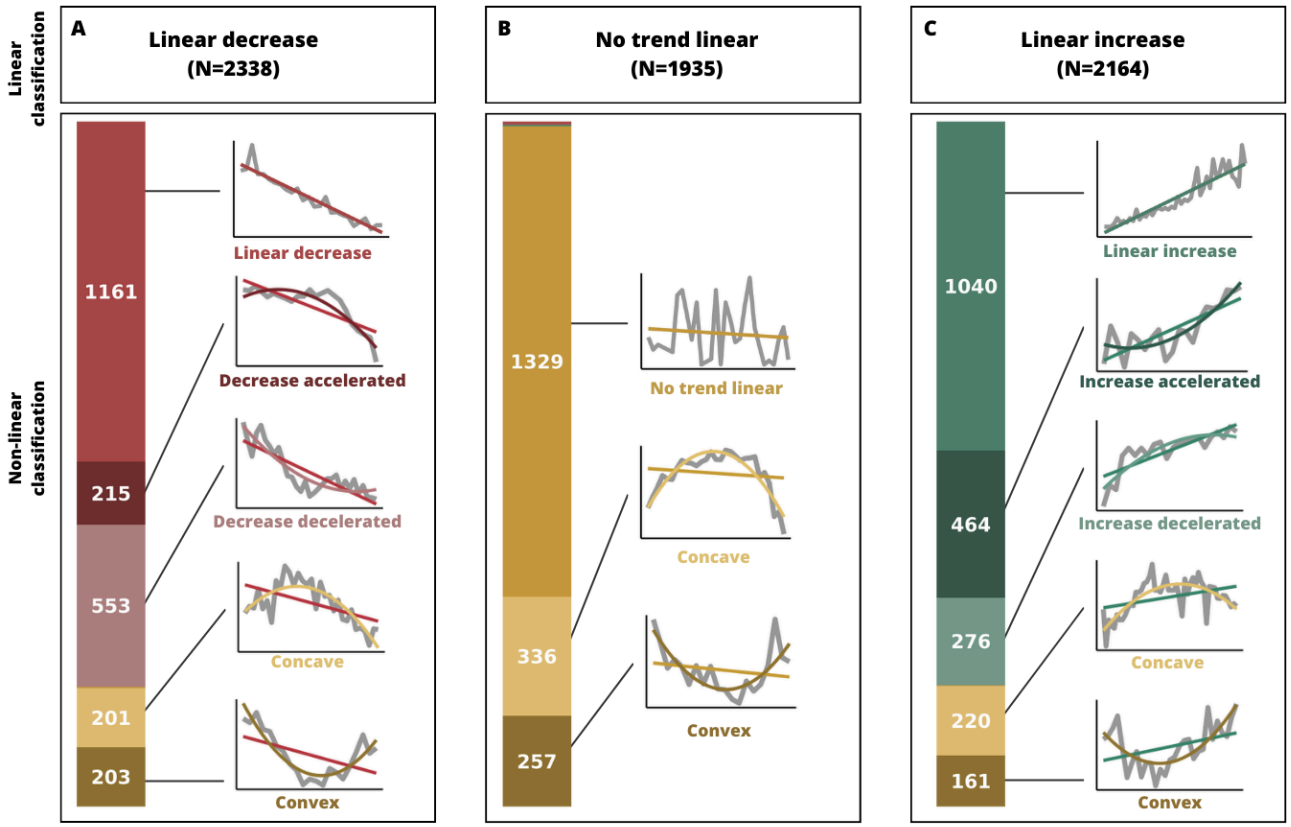


Figure 3. Cross-classification of population trajectories according to the use of linear or non-linear classifications reveals potential misinterpretations of population status. Cross-classification of the populations classified as (A) linear decrease, (B) no trend, and (C) linear increase according to the use of linear models. Within each column, the same populations are classified according to the non-linear models. For example (A), among the 2,338 populations classified as "decreasing" when fitting a linear regression, 1,161 are still classified as "linear decrease" when fitting second order polynomials. 215 are classified as "decrease accelerated", 553 as "decrease decelerated", 201 as "concave" and 203 as "convex".

We did not, however, identify regions expressing particularly high or low proportion of non-linearity compared to the others (Fig. 4B). Among taxonomic groups, mammals were the group expressing the highest proportion of non-linearity, in particular it was significantly higher than the proportion among birds (p-value = 0.005), fishes (p-value = 0.04) and sharks and rays (p-value = 0.01) (Fig. 4C). Contrary to our expectations, amphibians showed the lowest proportion of non-linear trajectories, however the confidence level of such result remains low (Fig. 4C).

Beyond the variability in the percentage of non-linearity, we observed variability in the relative proportions of the different trajectory types within different habitat types (see SM5, Fig. S5.1A), regions (Fig. S5.1B), taxonomic groups (Fig. S5.2A) and IUCN Red List categories (Fig. S5.2B). For instance, the high proportion of non-linearity in mammals' populations was associated with a high amount of concave and convex trajectories (29% of the 473 mammals populations analyzed) and to non-linear increases (21%).

Temporal variability among global population dynamics

We incorporated the trajectory type as a potential determining factor of temporal variability of populations along with habitat types, geographical regions, taxonomic groups and IUCN Red List categories in a GLMM. This model performed better with the trajectory type as a determining factor than without (AIC = -21516.09 against -21037.59), and there were significant differences in the temporal variability among the trajectory types (χ^2 = 563.31, df = 8, p-value < 0.001). However, there was still an effect of the habitat types (χ^2 = 563.31, df = 8, p-value < 0.001), the regions (χ^2 = 563.31, df = 8, p-value < 0.001) and the taxonomic groups (χ^2 = 563.31, df = 8, p-value < 0.001) (Fig. 5). These results were consistent when using other metrics as proxy of temporal variability (see appendix SM4, Table S4.1).

Terrestrial populations were significantly less variable than marine populations (p-value < 0.001) and freshwater populations (p-value < 0.001). Across regions, we identified that populations from North America were significantly less variable than populations from Oceania, South America, Europe, Asia and Africa (Fig. 5B). Among taxonomic groups, fishes proved to be significantly more variable than all other vertebrate groups except amphibians (Fig. 5C). We observed slight differences when using other metrics as proxies of temporal variability (see appendix SM4, Fig. S4.1), however the overall conclusions were consistent. Terrestrial populations

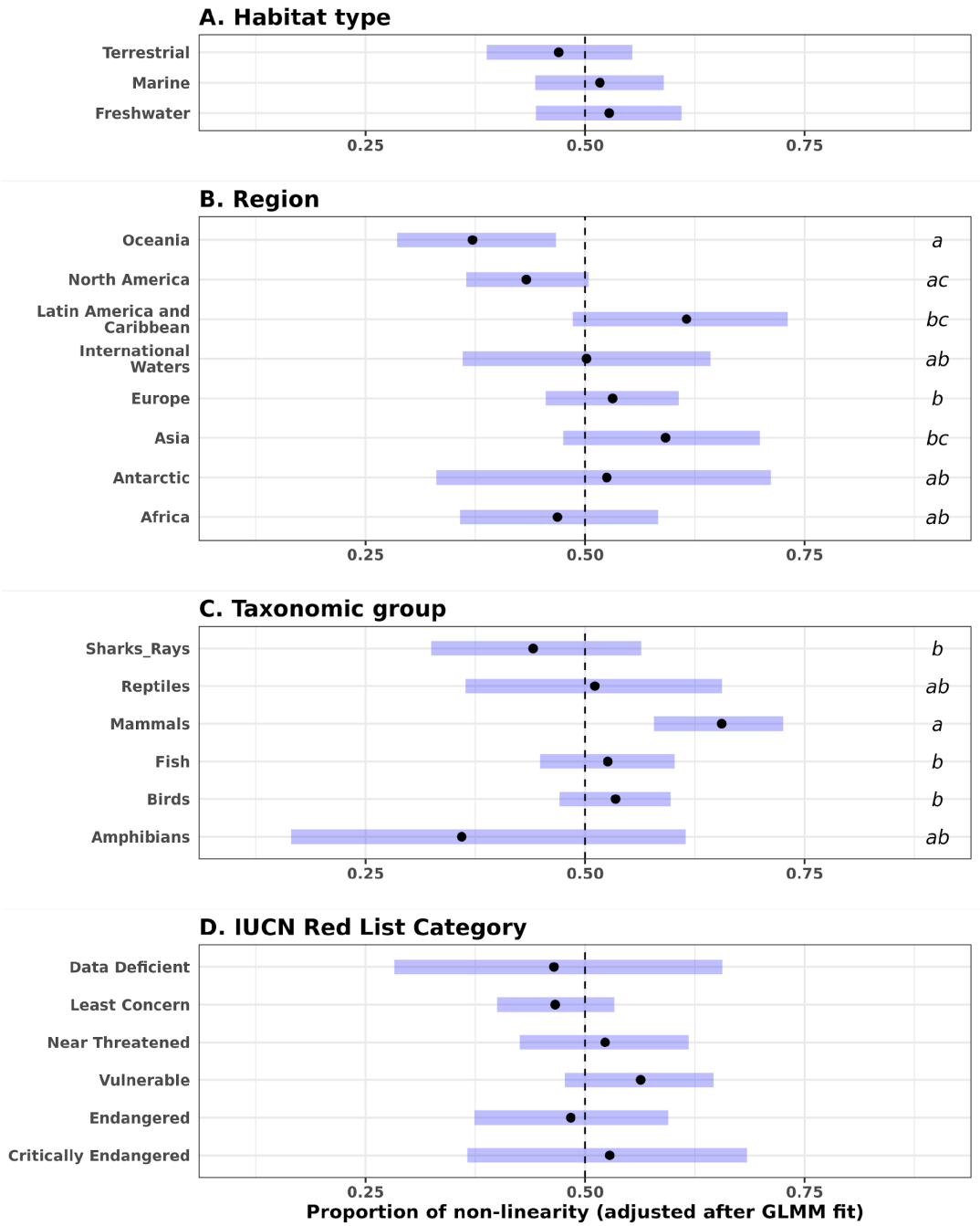


Figure 4. Non-linearity in population dynamics is heterogeneous among geographical regions and taxonomic groups, but not among habitat types and IUCN Red List categories. Each plot represents the estimated probability of a population from each individual factor to be non-linear. The black dots are the EMMs of each factor and the blue bars are confidence intervals for the EMMs calculated from the GLMM. Letters indicate the significance of pairwise comparisons, calculated with post-hoc tests after running the GLMM. The letters are not shown for the Habitat types and IUCN Red List categories as there was no effect, thus none of the differences is significant. *(EMMs Estimated Marginal Means, GLMM Generalized Linear Mixed Model).*

were less variable than freshwater populations, and fishes and sharks and rays were more variable than populations from other groups.

When assessing which trajectory types show the highest temporal variability, it's unclear that linear trajectories are consistently more variable than non-linear ones. For example, "no trend linear" trajectories are notably more variable than all types of increases and decreases, but they don't exceed the variability seen in concave and convex trajectories (see SM6, Fig. S6).

5 Discussion

In this work, we studied non-linear trajectories and temporal variability in the dynamics of 6,437 populations in the last 70 years across the globe, representing 1,257 unique vertebrate species, and we tested how these two components of populations dynamics were distributed among habitats, regions, taxonomic groups and conservation status. Overall, our findings reveal that adopting linear approaches and ignoring temporal variability to characterize population dynamics could mask discrepancies among biogeographical regions or habitats and taxonomic groups.

The need for integrating non-linearity and temporal variability in conservation and biodiversity assessments

Overall, our results show that almost half of the trajectories were non-linear. Of the linear trends, results were balanced with approximately 30% declines, increases or no trend. Non-linearity was expressed through a broad range of patterns, nearly half were convex or concave no change trends, and the remaining similarly classified as accelerated and decelerated declines or increases. That means, of all populations, around 30% are declining, 30% are increasing, while 40% have no trend. This heterogeneity could be misinterpreted as an empirical evidence that global biodiversity is not doing bad on average. However, this reasoning would imply to neglect regional and species-specific dynamics. We rather show that declining, increasing and stable trends are being differentially expressed across regions and taxonomic groups. We also reveal mixed and heterogeneous biodiversity changes evenly distributed among linear and non-linear trajectories. The comparison of population classification adopting a linear *versus* non-linear framework reveals that the commonly-used linear approach may miss some key information from a conservation perspective. We show that almost 18% of populations showing linear decreasing trends are in fact

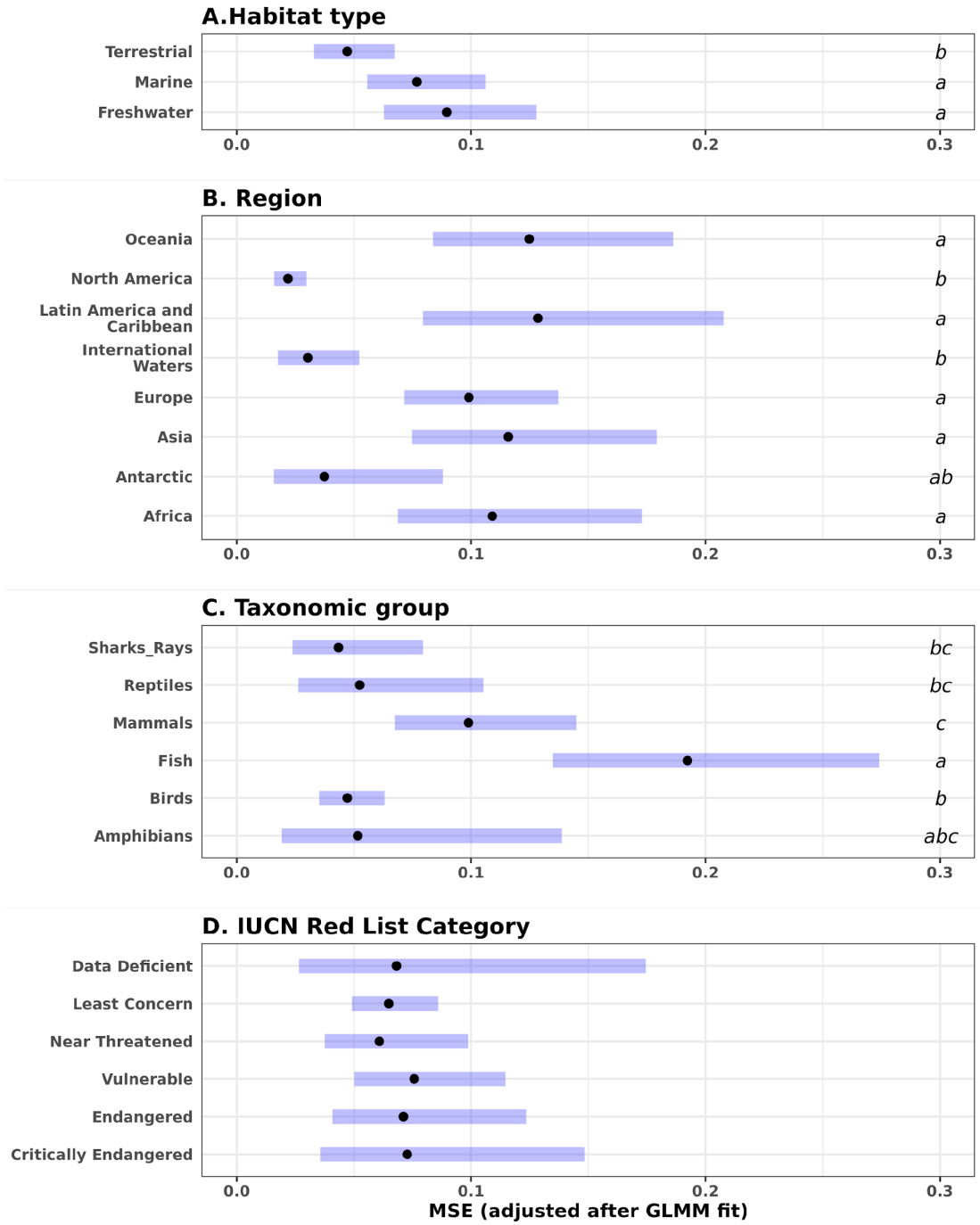


Figure 5. Temporal variability in population dynamics is heterogeneous among habitat types, geographical regions and taxonomic groups, but not among IUCN Red List categories. Each plot represents the estimated marginal mean MSE within each individual factor. The black dots are the EMMs of each factor and the blue bars are confidence intervals for the EMMs calculated from the GLMM. Letters indicate the significance of pairwise comparisons, calculated with post-hoc tests after running the GLMM. The letters are not shown for the IUCN Red List Categories as there was no effect, thus none of the differences is significant. *(EMMs Estimated Marginal Means, GLMM Generalized Linear Mixed Model).*

exhibiting recent flat or reversing curves, which may reflect successful conservation strategies. Conversely, sharp decline cases, such as accelerated declines or concave trajectories, which may require urgent conservation interventions, can't be detected by the usual linear approach. Overall, our results emphasize the risk of simplistic approaches based on averaging heterogeneous and linear trends to capture a global biodiversity trend.

We have shown that population trajectories assessment, even when taking into account the non-linear component of trajectories, returns a balanced picture of increasing and decreasing trajectories, with a majority of no trend. This further reinforces the idea that such an assessment would benefit from being complemented by a description of temporal variability, as a "no trend" trajectory may hide variations putting populations at risk. Instead of relying on one-dimensional approaches of population trajectories for policy making, it's more likely that a cautious consideration of both non-linearity and temporal variability might well lead to improved large-scale biodiversity monitoring. For instance, our study reveals that a high proportion of populations following a linear trajectory with no trend over time exhibits considerable temporal variability. While we cannot entirely dismiss the possibility that this temporal variability may stem from data limitations, it is imperative to highlight that, from a conservation point of view, the presence of substantial temporal fluctuations in certain populations warrants even greater attention. Indeed, temporal variability is expected to be a signal of instability or even a signal preceding ecological collapse, being either at the population (Dai et al., 2012), community (Carpenter et al., 2011), or ecosystem (Scheffer et al., 2009) level. As a result, considering only population trajectories through their averaged shape is not sufficient to monitor vulnerable populations. Furthermore, our findings illustrate that temporal variability manifests differently across habitat types, geographical regions, and taxonomic groups, even when accounting for possible correlations among similar types of trajectories. This supports further our view that temporal variability should serve as a supplementary component for global biodiversity assessments by investigating how it is distributed among subsamples of interest.

Heterogeneous population dynamics at local scales can be masked by global biogeographic or taxonomic groupings

Our results show that there is a wide range of variability in population dynamics across biogeographic regions, testifying to the diversity of ways in which populations are likely to respond

to global change. In particular, we show that marine and freshwater populations are subject to greater fluctuations in abundance over time than terrestrial populations, and fishes populations are the most variable in abundance compared to other taxonomic groups. This complements previous findings showing that marine environments, with their higher sensitivity to climate change are expected to undergo more significant and rapid biodiversity changes compared to terrestrial ones (Halpern et al., 2015; Blowes et al., 2019; Antão et al., 2020).

However, apart from those global results, we show that all types of trajectories and magnitude of temporal variability are observed across diverse regions and groups. The broad groupings into major taxonomic groups and biogeographical regions on a global scale may not reflect the drivers shaping the trajectories of the specific populations we studied (Brook et al., 2006; Pereira et al., 2012), a warning that was also flagged by studies investigating changes through linear analyses (e.g. Daskalova et al., 2020).

Furthermore, while threatened species tend to be the focus of conservation initiatives (Martín-López et al., 2011), we show that at local scales there is extensive variation in how populations are changing over time, in isolation from their overall conservation status. In fact, we were not able to detect any differences among the different IUCN Red List Categories, neither in non-linearity nor in temporal variability. Species' IUCN Red List Categories are determined at species level hence at a global scale, meaning that IUCN status might be unrelated to the abundance trajectories and temporal variability of individual populations at local scales (Brito et al., 2010; Rueda-Cediel et al., 2018; Bachman et al., 2019; Fraixedas et al., 2022). This decoupling further highlights the heterogeneity in local-scale population trends which can generate strong debates about the conservations status for particular groups (e.g for Storks (Gula et al., 2023b; Gula et al., 2023a)). As a result, implementing global policies, such as the post-2020 Biodiversity Framework, necessitates to focus on the diversity of responses not only at the level of species and regions, but also at finer scales such as that of populations. Of course, the temporal dynamics of a population' may also be strongly influenced by its intrinsic life-history traits, such as body size or fecundity (Bird et al., 2020; Albaladejo-Robles et al., 2023). Future research should focus on how populations' dynamics are shaped by interactions that arise between species' intrinsic traits and the extrinsic factors including threats to which they may be exposed.

Major weaknesses in global biodiversity changes assessments

Analyzing time series data presents caveats that are present across population data in general, including taxonomic and geographic gaps (Cordier et al., 2021; Tekwa et al., 2023; Johnson et al., 2024). The lack of taxonomic signals might undoubtedly reflect the lack of long-term information on the least studied taxa. Indeed, only limited numbers of amphibian and reptile populations were available in our data selection, and no invertebrate population was recorded. The patterns we identify, either in the biogeographical or taxonomic distributions of the dynamics, are likely influenced by the overrepresentation of certain groups (Birds) and regions (Europe and North America) and do not extend to the overlooked parts, notably tropical populations which comprise the species that may be at the greatest risk of decline and extinction (Butchart et al., 2010; WWF, 2022). The proportion of non-linearity detected could be influenced as well by how long populations are monitored (White, 2019) and by the period at which monitoring began (Mihoub et al., 2017; Duchenne et al., 2022). Our findings demonstrate that non-linear models were more likely to be a better fit for time series with longer durations (see appendix SM3). Such result is consistent with previous studies showing that trend estimates could be improved by increasing time series length (Wauchope et al., 2019). As long-term data are accumulating worldwide, this stresses even more the importance of the non-linear assessment of population changes in future research.

6 Conclusion

This paper supports the view that the ongoing biodiversity crisis is far more multifaceted than a global linear and homogeneous decline, but in no way refutes the existence of global biodiversity erosion. Our results do not challenge the fundamental value of the numerous studies of global biodiversity changes using linear approaches either. We rather claim that estimating non-linear trajectories and quantifying the temporal variability of population dynamics can improve and clarify existing findings. Not only such approach clarifies how populations decline and how they increase, it also refines our approach to population "stability". Indeed, very informative concave or convex trajectories, as well as populations showing no trend but highly variable abundance, would be poorly characterized as “stable” linear trends from a conservation perspective. The general perception that a population is "stable" or "healthy" when its dynamics cannot be characterized by a linear decline is hazardous. Similarly, a misleading conclusion would be to

over-interpret the results showing equal amounts of positive and negative trends as being synonymous of a global stability for biodiversity. Another important message of our findings is that although estimating global or regional trends in biodiversity is important, monitoring species locally, regardless of their global status, should be of primary concern. Relying on large-scale average cannot be an excuse for minimizing awareness and actions regarding habitat destruction, over exploitation or any causes of biodiversity loss.

7 References

Albaladejo-Robles G, Böhm M, Newbold T (2023) Species life-history strategies affect population responses to temperature and land-cover changes. Global Change Biology **29**: 97–109

Antão LH, Bates AE, Blowes SA, Waldock C, Supp SR, Magurran AE, Dornelas M, Schipper AM (2020) Temperature-related biodiversity change across temperate marine and terrestrial systems. Nat Ecol Evol **4**: 927–933

Bachman SP, Field R, Reader T, Raimondo D, Donaldson J, Schatz GE, Lughadha EN (2019) Progress, challenges and opportunities for Red Listing. Biological Conservation **234**: 45–55

Barlow J, Gardner TA, Araujo IS, Ávila-Pires TC, Bonaldo AB, Costa JE, Esposito MC, Ferreira LV, Hawes J, Hernandez MIM, et al (2007) Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. Proceedings of the National Academy of Sciences **104**: 18555–18560

Bird JP, Martin R, Akçakaya HR, Gilroy J, Burfield IJ, Garnett ST, Symes A, Taylor J, Şekercioğlu ÇH, Butchart SHM (2020) Generation lengths of the world's birds and their implications for extinction risk. Conservation Biology **34**: 1252–1261

Blaustein AR, Han BA, Relyea RA, Johnson PTJ, Buck JC, Gervasi SS, Kats LB (2011) The complexity of amphibian population declines: understanding the role of cofactors in driving amphibian losses. Ann N Y Acad Sci **1223**: 108–119

Blowes SA, Supp SR, Antão LH, Bates A, Bruelheide H, Chase JM, Moyes F, Magurran A, McGill B, Myers-Smith IH, et al (2019) The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. Science **366**: 339–345

Boënnec ML, Dakos V, Devictor V (2023) Sources of confusion in global biodiversity trends.

Bowler DE, Bjorkman AD, Dornelas M, Myers-Smith IH, Navarro LM, Niamir A, Supp SR, Waldock C, Winter M, Vellend M, et al (2020) Mapping human pressures on biodiversity across the planet uncovers anthropogenic threat complexes. People and Nature **2**: 380–394

Brito D, Ambal RG, Brooks T, Silva ND, Foster M, Hao W, Hilton-Taylor C, Paglia A, Rodríguez JP, Rodríguez JV (2010) How similar are national red lists and the IUCN Red List? Biological Conservation **143**: 1154–1158

Brook BW, Traill LW, Bradshaw CJA (2006) Minimum viable population sizes and global extinction risk are unrelated. Ecol Lett **9**: 375–382

Brooks ME, Kristensen K, Benthem KJ van, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Mächler M, Bolker BM (2017) glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. The R Journal **9**: 378–400

Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, Almond REA, Baillie JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J, et al (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. Science **328**: 1164–1168

Capdevila P, Noviello N, McRae L, Freeman R, Clements CF (2022) Global patterns of resilience decline in vertebrate populations. Ecology Letters **25**: 240–251

Cardinale B (2014) Overlooked local biodiversity loss. Science **344**: 1098–1098

Carpenter SR, Cole JJ, Pace ML, Batt R, Brock WA, Cline T, Coloso J, Hodgson JR, Kitchell JF, Seekell DA, et al (2011) Early Warnings of Regime Shifts: A Whole-Ecosystem Experiment. Science **332**: 1079–1082

Caughley G (1994) Directions in Conservation Biology. Journal of Animal Ecology **63**: 215–244

Cordier JM, Rojas-Soto O, Semhan R, Abdala CS, Nori J (2021) Out of sight, out of mind: Phylogenetic and taxonomic gaps imply great underestimations of the species' vulnerability to global climate change. Perspectives in Ecology and Conservation **19**: 225–231

Cottingham K l., Brown B l., Lennon J t. (2001) Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. Ecology Letters **4**: 72–85

Crossley MS, Smith OM, Berry LL, Phillips-Cosio R, Glassberg J, Holman KM, Holmquest JG, Meier AR, Varriano SA, McClung MR, et al (2021) Recent climate change is creating hotspots of butterfly increase and decline across North America. Global Change Biology **27**: 2702–2714

Dai L, Vorselen D, Korolev KS, Gore J (2012) Generic indicators for loss of resilience before a tipping point leading to population collapse. Science **336**: 1175–1177

Daskalova GN, Myers-Smith IH, Godlee JL (2020) Rare and common vertebrates span a wide spectrum of population trends. Nat Commun **11**: 4394

Donohue I, Hillebrand H, Montoya JM, Petchey OL, Pimm SL, Fowler MS, Healy K, Jackson AL, Lurgi M, McClean D, et al (2016) Navigating the complexity of ecological stability. Ecology Letters **19**: 1172–1185

Dornelas M, Antão LH, Moyes F, Bates AE, Magurran AE, Adam D, Akhmetzhanova AA, Appeltans W, Arcos JM, Arnold H, et al (2018) BioTIME: A database of biodiversity time series for the Anthropocene. Global Ecology and Biogeography **27**: 760–786

Dornelas M, Chase JM, Gotelli NJ, Magurran AE, McGill BJ, Antão LH, Blowes SA, Daskalova GN, Leung B, Martins IS, et al (2023) Looking back on biodiversity change: lessons for the road ahead. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **378**: 20220199

Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran AE (2014) Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. Science **344**: 296–299

Duchenne F, Porcher E, Mihoub J-B, Loïs G, Fontaine C (2022) Controversy over the decline of arthropods: a matter of temporal baseline? Peer Community Journal. doi: 10.24072/pcjournal.131

Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens IA, Carnicer J, Martín-Vide J, Peñuelas J (2018) The consecutive disparity index, D: a measure of temporal variability in ecological studies. Ecosphere **9**: e02527

Fraixedas S, Roslin T, Antão LH, Pöyry J, Laine A-L (2022) Nationally reported metrics can't adequately guide transformative change in biodiversity policy. Proceedings of the National Academy of Sciences **119**: e2117299119

Fox J, Weisberg S (2018) *An R Companion to Applied Regression*. SAGE Publications, Inc, Los Angeles London New Delhi Singapore Washington, DC Melbourne.

Gonzalez A, Cardinale BJ, Allington GRH, Byrnes J, Arthur Endsley K, Brown DG, Hooper DU, Isbell F, O'Connor MI, Loreau M (2016) Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. Ecology **97**: 1949–1960

Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the Ecological Stability Discussions: An Inventory and Analysis of Terminology and a Guide for Avoiding Confusion. Oecologia **109**: 323–334

Gula J, Gopi Sundar KS, Willows-Munro S, Downs CT (2023a) Response to "Response to 'Knowledge gaps do not preclude extinction risk assessments: a response to Gula et al. (2023).'" Biological Conservation **287**: 110311

Gula J, Sundar KSG, Willows-Munro S, Downs CT (2023b) The state of stork research globally: A systematic review. Biological Conservation **280**: 109969

Haase P, Bowler DE, Baker NJ, Bonada N, Domisch S, Garcia Marquez JR, Heino J, Hering D, Jähnig SC, Schmidt-Kloiber A, et al (2023) The recovery of European freshwater biodiversity has come to a halt. Nature **620**: 582–588

Halpern BS, Frazier M, Potapenko J, Casey KS, Koenig K, Longo C, Lowndes JS, Rockwood RC, Selig ER, Selkoe KA, et al (2015) Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. Nat Commun **6**: 7615

He F, Zarfl C, Bremerich V, David JNW, Hogan Z, Kalinkat G, Tockner K, Jähnig SC (2019) The global decline of freshwater megafauna. Global Change Biology **25**: 3883–3892

Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, **50**, 346–363.

Houlahan JE, Findlay CS, Schmidt BR, Meyer AH, Kuzmin SL (2000) Quantitative evidence for global amphibian population declines. Nature **404**: 752–755

Hughes TP, Carpenter S, Rockström J, Scheffer M, Walker B (2013) Multiscale regime shifts and planetary boundaries. Trends in Ecology & Evolution **28**: 389–395

Inger R, Gregory R, Duffy JP, Stott I, Voříšek P, Gaston KJ (2015) Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. Ecology Letters **18**: 28–36

Jaureguiberry P, Titeux N, Wiemers M, Bowler DE, Coscieme L, Golden AS, Guerra CA, Jacob U, Takahashi Y, Settele J, et al (2022) The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. Science Advances **8**: eabm9982

Johnson TF, Beckerman AP, Childs DZ, Webb TJ, Evans KL, Griffiths CA, Capdevila P, Clements CF, Besson M, Gregory RD, et al (2024) Revealing uncertainty in the status of biodiversity change. Nature **628**: 788–794

Kuczynski L, Ontiveros VJ, Hillebrand H (2023) Biodiversity time series are biased towards increasing species richness in changing environments. Nat Ecol Evol **7**: 994–1001

Lawson CR, Vindenes Y, Bailey L, van de Pol M (2015) Environmental variation and population responses to global change. Ecology Letters **18**: 724–736

Leung B, Greenberg DA, Green DM (2017) Trends in mean growth and stability in temperate vertebrate populations. Diversity and Distributions **23**: 1372–1380

Leung B, Hargreaves AL, Greenberg DA, McGill B, Dornelas M, Freeman R (2020) Clustered versus catastrophic global vertebrate declines. Nature **588**: 267–271

Loreau M, Cardinale BJ, Isbell F, Newbold T, O'Connor MI, de Mazancourt C (2022) Do not downplay biodiversity loss. Nature **601**: E27–E28

Martín-López B, González J, Montes C (2011) The pitfall-trap of species conservation priority setting. Biodiversity and Conservation **20**: 663–682

McCann KS (2000) The diversity–stability debate. Nature **405**: 228–233

McRae L, Deinet S, Freeman R (2017) The Diversity-Weighted Living Planet Index: Controlling for Taxonomic Bias in a Global Biodiversity Indicator. PLOS ONE **12**: e0169156

Mihoub J-B, Henle K, Titeux N, Brotons L, Brummitt NA, Schmeller DS (2017) Setting temporal baselines for biodiversity: the limits of available monitoring data for capturing the full impact of anthropogenic pressures. Sci Rep **7**: 41591

Mrowicki RJ, O'Connor NE, Donohue I (2016) Temporal variability of a single population can determine the vulnerability of communities to perturbations. Journal of Ecology **104**: 887–897

O'Hara RB, Kotze DJ (2010) Do not log-transform count data. Methods in Ecology and Evolution **1**: 118–122

Pélissié M, Devictor V, Dakos V (2023) A systematic approach for detecting abrupt shifts in ecological timeseries. Biological Conservation

Penny A, Dornelas M, Magurran A (2023) Comparing temporal dynamics of compositional reorganization in long-term studies of birds and fish. Ecology Letters **26**: 1071–1083

Pereira HM, Navarro LM, Martins IS (2012) Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. Annu Rev Environ Resour **37**: 25–50

Pilotto F, Kühn I, Adrian R, Alber R, Alignier A, Andrews C, Bäck J, Barbaro L, Beaumont D, Beenaerts N, et al (2020) Meta-analysis of multidecadal biodiversity trends in Europe. Nat Commun **11**: 3486

Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. Nature **307**: 321–326

Primack R, Miller-Rushing A, Corlett R, Devictor V, Johns D, Loyola R, Maas B, Pakeman R, Pejchar L (2018) Biodiversity gains? The debate on changes in local- vs global-scale species richness. Biological Conservation **219**: A1–A3

Rigal S, Devictor V, Dakos V (2020) A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables. Ecological Indicators **112**: 106113

Rueda-Cediel P, Anderson KE, Regan TJ, Regan HM (2018) Effects of uncertainty and variability on population declines and IUCN Red List classifications. Conserv Biol **32**: 916–925

Scheffer M, Bascompte J, Brock W, Brovkin V, Carpenter S, Dakos V, Held H, Nes E, Rietkerk M, Sugihara G (2009) Early-Warning Signals for Critical Transitions. Nature **461**: 53–9

Searle SR, Speed FM, Milliken GA (1980) Population Marginal Means in the Linear Model: An Alternative to Least Squares Means. The American Statistician **34**: 216–221

Steffen W, Broadgate W, Deutsch L, Gaffney O, Ludwig C (2015) The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. The Anthropocene Review **2**: 81–98

Tekwa E, Gonzalez A, Zurell D, O'Connor M (2023) Detecting and attributing the causes of biodiversity change: needs, gaps and solutions. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **378**: 20220181

Vellend M, Baeten L, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Beauséjour R, Brown CD, Frenne PD, Verheyen K, Wipf S (2013) Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. PNAS **110**: 19456–19459

Wauchope HS, Amano T, Sutherland WJ, Johnston A (2019) When can we trust population trends? A method for quantifying the effects of sampling interval and duration. Methods in Ecology and Evolution **10**: 2067–2078

White ER (2019) Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. BioScience **69**: 40–46

WWF (2022) Living Planet Report 2022 – Building a nature-positive society. Almond, R.E.A., Grooten, M., Juffe Bignoli, D. & Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.



Troisième partie

***

Lier pressions et réponses complexes des populations à l'échelle mondiale

Chapitre 4

Réponses des populations de vertébrés terrestres aux changements de température et d'utilisation des sols à l'échelle mondiale

1 Résumé

Ce chapitre s'appuie sur le manuscrit suivant : Boënnec M, Dakos V, Devictor V (2024) Responses of terrestrial vertebrates' populations to global temperature and land-use changes, In prep.

Dans la partie précédente, j'ai mis en évidence l'importance de la prise en compte de la non-linéarité et de la variabilité temporelle pour évaluer au mieux les dynamiques de populations. Si j'ai trouvé des différences dans l'expression de ces composantes parmi différents regroupements géographiques ou taxonomiques, ces dernières n'étaient pas flagrantes et invitent à considérer d'autres facteurs d'hétérogénéités. J'ai mentionné qu'il s'agissait peut-être d'une question d'échelle spatiale, mais il est également possible que ces paramètres traduisent une diversité de réponses aux changements globaux.

C'est pourquoi, dans ce chapitre, j'ai cherché à lier plusieurs composantes des dynamiques de populations aux changements de températures et d'utilisation des sols à l'échelle globale. J'ai étudié les réponses de 2 991 populations de vertébrés terrestres, en utilisant à nouveau des séries temporelles issues de la Living Planet Database. Pour chaque population, j'ai utilisé trois types de réponses : leur tendance linéaire, le caractère linéaire ou non-linéaire des trajectoires, et leur variabilité temporelle (en reprenant une méthodologie similaire à celle de la deuxième partie). J'ai ensuite utilisé des données de température issues de la base de données Climatic Research Unit gridded Time Series, qui m'a permis d'extraire les tendances dans les changements de températures correspondant aux sites où les populations ont été suivies. Pour les changements d'utilisation des sols, j'ai utilisé les données issues du projet European Space Agency Climate Change Initiative Land Cover Project. J'ai pu extraire de ces données un indicateur de changement total d'utilisation des sols pour chaque population étudiée, ainsi que les taux de variation annuels moyens des pourcentage relatifs de couverts forestier, arbustif, agricole, de prairies naturelles, de sol nu et de couvert urbain là où les populations ont été suivies. J'ai ensuite utilisé des modèles linéaires généralisés à effets mixtes afin d'étudier les réponses dans chacune des composantes des dynamiques de populations étudiées aux différents facteurs de changement et à leurs interactions. J'ai également intégré la taille corporelle des espèces comme facteur explicatif.

Les résultats de ce chapitre révèlent que ces trois composantes ont été affectées différemment par les facteurs pris en compte. Plus précisément, les tendances linéaires ont été influencées, étrangement, positivement par les changements de température, et cette réponse était d'autant plus forte que la taille corporelle des espèces était importante. Par ailleurs, les tendances étaient également sensibles à l'interaction entre la taille des individus et les changements d'utilisation des sols, montrant que les populations aux tailles corporelles les plus fortes diminuaient en réponse à de forts changements dans l'utilisation des sols. J'ai également montré que la non-linéarité était plus forte au sein des populations présentant des tailles corporelles élevées. Enfin, j'ai montré que la variabilité temporelle augmentait en réponse à des hausses de température, et que cette corrélation était amplifiée pour les espèces aux tailles corporelles élevées, mais aussi au niveau des sites où l'utilisation des sols avait subi de forts changements.

Ainsi, ce chapitre montre que les tendances de populations ne sont pas la seule composante des dynamiques affectées par les changements globaux, et confirme donc que la compréhension des liens entre pressions et réponses à l'échelle mondiale nécessite de tenir compte d'une multiplicité de paramètres. Par ailleurs, la complexité des connexions identifiées souligne également que les constats à l'échelle globale restent difficiles à établir, et pourraient gagner en clarté en affinant les échelles d'étude, et en permettant l'intégration de connaissances de terrain et de changements locaux.

N.B. Les annexes relatives à ce chapitre sont présentées en Annexe 3 (p. 231).

2 Introduction

We are facing a global ecological crisis of major proportions (IPBES, 2019; WWF, 2020; WWF, 2022). Human activities have profoundly altered and degraded the functioning of many ecosystems leading to a high rate of biodiversity loss that is now recognized as the sixth mass extinction (Barnosky et al., 2011; McCallum, 2015; Ceballos et al.). Paradoxically, as this crisis is increasingly well-documented, understanding biodiversity changes has become more complex. At the population level, global changes in biodiversity have long been characterized by average indicators like the Living Planet Index (LPI) (Loh et al., 2005; McRae et al., 2017), which reports a 69% decline in terrestrial vertebrate populations since 1970 (WWF, 2022). Yet, a growing number of studies suggests that such aggregated metrics mask important heterogeneities. Rather than a uniform decline among populations, evidences of similar proportions of declining and increasing populations worldwide or even a majority of no net changes have also been documented (Dornelas et al., 2019; Daskalova et al., 2020b; Outhwaite et al., 2020). Despite the controversy they generate (Gonzalez et al., 2016; Cardinale et al., 2018; Boënnec et al., 2024a), these studies have highlighted that interpreting biodiversity changing patterns and attributing their causes is challenging. It involves more than simply studying an overall decline in biodiversity in response to global changes, the intensity of which varies over time and space (McGill et al., 2015). As a result, these studies emphasize the necessity to account for the complexity of biodiversity dynamics, and call for accounting for multiple biodiversity components to increase our understanding of how biodiversity responds to global changes (Mrowicki et al., 2016; Tekwa et al., 2023; Johnson et al., 2024).

Yet, most global scale research analyzing population abundance has been assessing the impact of various drivers – such as climate change, habitat loss and fragmentation by mainly examining their influence on linear trends in population abundance (Bowler et al., 2017; Lehikoinen et al., 2019; Williams et al., 2022). However, this focus overlooks the complexity of population dynamics and fails to capture other critical components of population dynamics such as non-linear changes over time and temporal variability in population abundances over time. Consequently, our comprehension of how these drivers shape population biodiversity changes is incomplete.

The focus on population linear trends can indeed mask response patterns to global drivers (Rigal et al., 2020). For example, a rise in temperature may initially favor certain populations adapted to warmer climates, but beyond a certain threshold warming could lead to abrupt declines. In terms of the abundance time series shape, this would translate into a belle-shaped curve.

However, such an abundance time series would be characterized as a neutral trend by a linear approach. Although studies have shown that population dynamics can be highly non-linear (e.g. arthropods populations (Duchenne et al., 2022)) the way drivers are affecting non-linearity in population dynamics is largely overlooked.

The temporal variability of populations is another essential aspect that is often overlooked in linear trend analyses of biodiversity changes. However, we could imagine scenarios where simultaneous changes in several global changes would lead to fluctuations in certain populations, but no change in trend would be perceptible due to antagonistic effects of the drivers (Brook et al., 2008). Yet, temporal variability may act as a proxy for population vulnerability (Mrowicki et al., 2016), even more among small populations due to their sensitivity to stochastic changes (Caughley, 1994). However, few studies focus on the temporal variability of populations on a global scale (Leung et al., 2017; Fernández-Martínez et al., 2018), and the way global changes impact the temporal variability of populations has, to our knowledge, not been largely tested either (but see Chisholm et al., 2014).

Moreover, differences in species' responses depend on their life-history traits. Life-history characteristics, such as body size, lifespan, reproductive strategies, mobility, and feeding behaviors, are critical in determining species' responses to environmental changes (Harfoot et al., 2014). Studies have already pointed that the effects of temperature and land-use changes differ according to species' functional groups and their life-history characteristics (Newbold et al., 2020; Williams et al., 2022; Albaladejo-Robles et al., 2023). More specifically, species with short lifespans, high reproductive rates and lower body masses can adapt more rapidly, whereas those with longer lifespans, lower reproductive rates and higher body masses tend to be more susceptible to changes (Laliberté et al., 2010; Pacifici et al., 2017). To fully grasp population responses to global changes, it is thus essential to integrate species' life-history traits into the assessments.

This paper aims to explore diverse responses of terrestrial vertebrate populations to global drivers of change. We investigate how 2,991 terrestrial vertebrate populations from the Living Planet Database (LPD) respond to variations in temperature and land-use cover. Our analysis focuses on three aspects of population dynamics: the linear trend of population trajectories, the linear vs non-linear character of the trajectories, and the temporal variability of the trajectories. Non-linearity is defined as the change in the velocity of population abundance changes, and

temporal variability is defined as fluctuations in population abundances. Our aim is to understand how these dynamical aspects are influenced by global change drivers when accounting for their life-history traits (i.e. body size or mass). Body size and mass have been widely used in the scientific literature as proxies for life history traits because they reliably correlate with key demographic parameters such as lifespan, reproductive rate, and growth patterns, thereby influencing the overall life history strategy of organisms (Damuth, 1981; Brown et al., 2004; White et al., 2007). We test two hypotheses.

(1) We expect that climate warming and land-use change will generally correlate with population declines, as previously demonstrated (Albaladejo-Robles et al., 2023). We expect to find both increasing and decreasing trends in populations when integrating interactions between drivers (Williams et al., 2022), and between life-history characteristics and changing drivers (Newbold et al., 2020).

(2) We expect non-linearity and temporal variability in population dynamics not to emerge from specific direction in the changes but rather from the intensity of multiple changes along with interactions between drivers of change. It has been shown that various drivers might interact in complex ways to affect other biodiversity responses (Brook et al., 2008; Crain et al., 2008). Previous works have supported that gradual changes in the environment no matter their direction can lead to non-linear responses in ecological states (Ratajczak et al., 2018; Spake et al., 2022) or in specific population trajectories (Duchenne et al., 2022). Therefore, the combined effects of global change drivers could also lead to non-linear trajectories and/or temporal variability in population abundances because the interactions can amplify or mitigate each driver's impact, resulting in complex population response patterns.

3 Material and methods

Biodiversity data

Biodiversity time series

We used population time series provided by the public Living Planet Database (LPD). It contains 32,680 population time series of 4,923 different vertebrate species worldwide, covering a 70 years period from 1950 to 2020 and containing at least two monitoring time points. Information was collated from published scientific literature, online databases and grey literature using the same method on the same population throughout the time series. We decided to focus on terrestrial vertebrates for this study as this group has been widely studied and well documented (Titley et al., 2017), while we acknowledge that such choice amplifies existing gaps in the literature regarding the representativity of biodiversity among groups and regions (Troudet et al., 2017).

The LPD contains 9,628 populations of terrestrial vertebrates, representing 2,133 species. To match the time periods covered by our environmental data (see see " Land-use data" paragraph below and Fig. 1), only populations with at least ten time points between 1992 and 2015 were included in the analysis. We decided to consider sufficiently long time series since previous studies have found that shorter time series might not adequately assess population trends (Wauchope et al., 2019; White, 2019; Duchenne et al., 2022), and suggested to consider at least six time points (Humbert et al., 2009). This yielded to a final dataset of 2,991 population time series (ranging from 10 to 24 sampled years, with an average of 19 sampled years), representing 755 species, and distributed over 606 different geographical locations. Our final dataset includes populations within amphibians (n=18), reptiles (n=59), birds (n=2,375) and mammals (n=539) (see SM1, Fig. S1).

Quantifying populations' changes

Changes in populations were quantified through three types of response, namely the overall trend of change (i.e. positive, negative, no trend), the linearity of population trajectories (i.e linear versus non-linear), and the temporal variability in abundance. Abundances were log transformed prior to analysis to facilitate comparisons among populations (Cottingham et al., 2001). We added 1 to every population count, to account for estimates of zero abundance in a given year. This approach also corresponds to previous statistical analysis of the dataset and was adopted to facilitate

comparison (Loh et al., 2005; McRae et al., 2017). This transformation prior to the analysis could however bias the estimated population trajectories (O'Hara and Kotze, 2010), but previous work conducted on the LPD has shown that using transformed or untransformed abundance data leads to similar results (Boënnec et al., 2024b).

Linear trends of population change were calculated through the use of linear regression models, using log-transformed abundances as the response variable and year as the explanatory variable. We retrieved the slope estimates of these models to account for the direction and magnitude of the overall linear changes for each population time series, and refer to it as "linear trends" in what follows. Based on Rigal et al. framework (2020), we used second order polynomials to investigate the linear or non-linear character of the trajectories. Each time series was fitted with a second order orthogonal polynomial, which removes the correlation between the first and the second order variables. The significance of the second order coefficient is therefore used to test whether the second order significantly improves the regression compared to the first order. When the second order term was significant, we thus considered that the trajectory was non-linear. We encoded the linear or non-linear character of the trajectories through a binary variable (L), which we used as a response variable in the following stages of the analyses (see SM2 for details). We additionally calculated the temporal variability of the populations' abundances. We used the mean squared error (MSE) as a proxy of temporal variability, using the residuals from the orthogonal polynomial model, to account for variability around the trajectories. To test the consistency of the results with widely used metrics, we also calculated two other proxies of temporal variability – the coefficient of variation and the consecutive disparity index (Fernández-Martínez et al., 2018) (see SM2 for details). All proxies of temporal variability were correlated (see SM4, Fig. S4), which is why we chose to retain only the MSE in the following.

Species-traits data

We used body size (and mass) as proxy of life-history traits as such information is commonly used and widely available for terrestrial vertebrates. We used the median body mass for birds, reptiles and mammals from a normalized and consolidated database of amniotes life‐history parameters (Myhrvold et al., 2015). For amphibians, we used the body length from an extensive database containing life history traits of amphibian species globally (Oliveira et al., 2017).

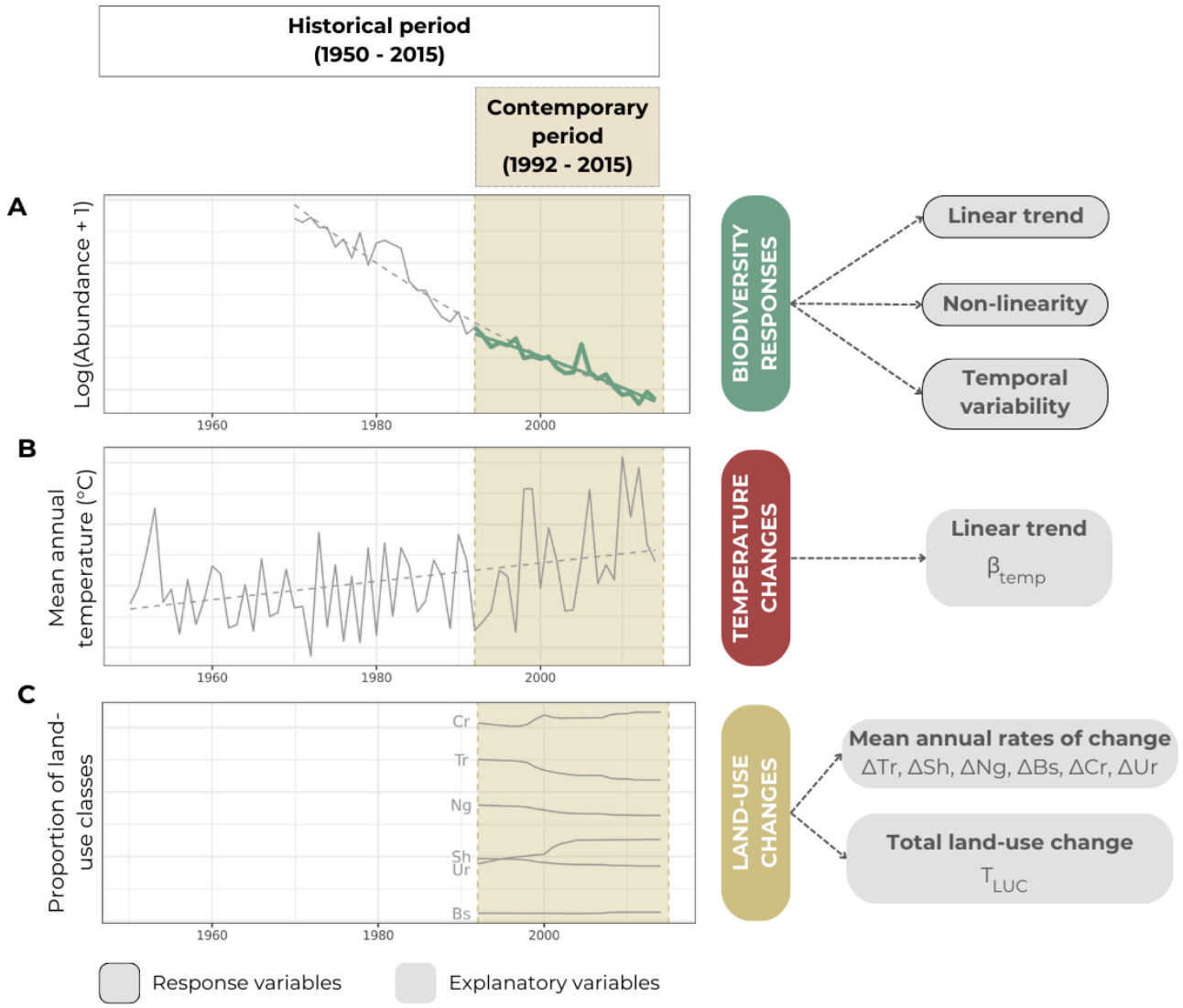


Figure 1. Conceptual diagram illustrating how we extracted responses and explanatory variables. An empirical example of each type of time series is illustrated. Panel A illustrates a biodiversity time series (logged-abundances through time), from which we can extract the linear trend, the non-linear character of the trajectory, and the temporal variability. The highlighted rectangle illustrates the period covered by land-use data and thus the period over which the responses are calculated (contemporary period). Panels B illustrates temperature changes that occurred where the biodiversity data were sampled. Similarly the highlighted rectangle illustrates the contemporary period (covered by land-use data). Temperature trends were however calculated over the historical period. Panel C illustrates the calculated time series of the evolution of the relative proportions of each of the six studied land-use classes ('Tr' Tree, 'Sh' Shrub, 'Ng' Natural grass, 'Cr' Cropland, 'Bs' Bare-soil).

Climate data

We extracted temperature time series from the CRU TS (Climatic Research Unit gridded Time Series) version 4.07 (Harris et al., 2023). These data provide monthly average daily mean land-surface temperature (degrees Celsius) at a grid resolution of 0.5° (around 55km at the equator) from 1901 to 2022. We calculated the mean temperature for each year, providing temperature time series for each grid cell.

For each population time series, we extracted the corresponding temperature time series in regard to populations' location and monitoring years. As historical and contemporary changes in drivers might not affect biodiversity responses similarly (Mihoub et al., 2017; Daskalova et al., 2020a), we accounted both for changes over historical or contemporary time windows. The historical time windows extended from 1950 to the maximum monitoring year of the corresponding population time series. We chose 1950 as it is the starting year of the Anthropocene proposed by the Anthropocene Working Group (Waters et al., 2024). The contemporary time windows included temperature values for the same years as the population time series. We used linear regression models and extracted the slopes to access linear trends of temperature (β_{temp} hereafter). We looked at the correlations between slopes in historical *versus* contemporary time windows (see SM4, Fig. S4). As the estimates were correlated, and as climate changes are more likely to provoke responses over long periods (Keil et al., 2012), we only present the results regarding historical time windows.

Land-use data

Land-use changes were assessed using land-cover information from the European Space Agency Climate Change Initiative Land Cover Project (ESA CCI LCP) version 2.0.7 (ESA-LC hereafter). Raw data originally contains global land-cover data at a grid resolution of 300 m from 1992 to 2015, where each pixel is classified into 36 land-cover types. We used a simplified version of these for our analysis, using Li et al. (2018) dataset. In this dataset, the grid is expanded to a half-degree resolution, thus (1) matching the temperature data resolution, and (2) enabling the construction of quantitative measures. Indeed, this enlargement allows to track the proportion of each land-cover type within the expanded grid cells over time. Using a cross-walking table, the original 36 ESA-LC land-cover types can be converted into 14 simplified land-cover classes (see SM3). We further grouped some of those land-cover classes, resulting in six final land-cover classes for our analysis: trees, shrubs, natural grassland, cropland, bare soil and urban (all details are to be

found in SM3). For each population time-series, we thus retrieved the six time-series considering the evolution of the proportion of each of the six land-cover types, at each populations' coordinates.

Land-use changes were assessed in two ways. First, we accounted for the total land-use change. We calculated the Euclidean distance between the repartition of the land-cover classes relative proportions in 1992 versus 2015 :

$$T_{LUC} = \sqrt{\left(Tr_2 - Tr_1\right)^2 + \left(Sh_2 - Sh_1\right)^2 + \left(Ng_2 - Ng_1\right)^2 + \left(Bs_2 - Bs_1\right)^2 + \left(Cr_2 - Cr_1\right)^2 + \left(Ur_2 - Ur_1\right)^2} \quad (1)$$

'Tr' refers to trees, 'Sh' to shrubs, 'Ng' to natural grass, 'Bs' to bare soil, 'Cr' to cropland, and 'Ur' to urban. Indice « 1 » refers to 1992 and « 2 » to 2015.

Thus, for each population, this total land-use change metric (T_{LUC} hereafter) allows to account for the overall change in the repartition of the proportion of each of the six land-cover classes at the location of the population. It does not, however, give information on the direction of the changes, neither the partitioning of land-cover classes in each grid cell. Thus, we additionally calculated the mean annual rate of change for each of the six land-cover class for each population time series, following Abdalarejo-Robles (2023) (ΔTr, ΔSh, ΔNg, ΔBs, ΔCr, ΔUr in eq. 3 below). These alternative metrics reflect the direction and magnitude of the changes of each of the six considered land-cover classes.

Statistical analysis

In order to test how populations respond to changes in temperature and land-use cover, incorporating possible impacts of body size and mass, we built different models for each type of population response variable: linear trend, non-linearity, and temporal variability. Figure 1 summarizes which information was extracted from each of the previous steps, and highlights which variables are considered as response or explanatory in the following described models.

(1) Linear trends were modelled through linear mixed effect models:

$$\begin{aligned} Lineartrend_i = {} & \beta_0 + \beta_1 points_i + \beta_2 Latitude_i + \beta_3 Longitude_i + \\ & \beta_4 BodySize_i + \beta_5 \beta_{temp,i} + \beta_6 T_{LUC,i} + \\ & \beta_7 T_{LUC,i}{:}\beta_{temp,i} + \beta_8 T_{LUC,i}{:}BodySize_i + \beta_9 \beta_{temp,i}{:}BodySize_i + \theta_s \end{aligned} \quad (2)$$

Where $Lineartrend_i$ is the linear trend from the ith population time series. As time-series length is likely to affect the detection of the trends, we accounted for it by integrating time series number of points ($points_i$). We also accounted for populations' locations, by integrating the coordinates ($Latitude_i$, $Longitude_i$), and we finally integrated species as random effect (θ_s) to account for possible correlations among populations from the same species. $BodySize_i$ is the body size (or mass) of the ith population time series' species. $\beta_{temp,i}$ represent the temperature trend over the historical period matching the ith population time series (i.e. from 1950 to the maximum monitoring year of the ith population time series). $T_{LUC,i}$ represents the total land-use change that occurred where the ith population time series was monitored. Finally, we accounted for all paired interactions between body size and mass, temperature trend and total land-use change.

A similar model was build using each of the individual rates of change for each land cover class instead of the total land-use change through:

$$\begin{aligned} Lineartrend_i = {} & \beta_0 + \beta_1 points_i + \beta_2 Latitude_i + \beta_3 Longitude_i + \\ & \beta_4 BodySize_i + \beta_5 \beta_{temp,i} + \\ & \beta_6 \Delta Tr_i + \beta_7 \Delta Sh_i + \beta_8 \Delta Ng_i + \beta_9 \Delta Bs_i + \beta_{10} \Delta Cr_i + \beta_{11} \Delta Ur_i + \theta_s \end{aligned} \quad (3)$$

Where all terms are similar to the ones in eq. 3, and all « Δ » terms refer to the ones described in section 2.3 above. As this model was primarily meant to highlight what was behind the "total land-use change" metric, we did not further account for paired interactions.

(2) To model the non-linear character of the trajectories as a response to global changes, we used generalized linear mixed models (GLMMs). The linear *versus* non-linear character of each population trajectory (binary variable L) was used as response variable in two separate models, with

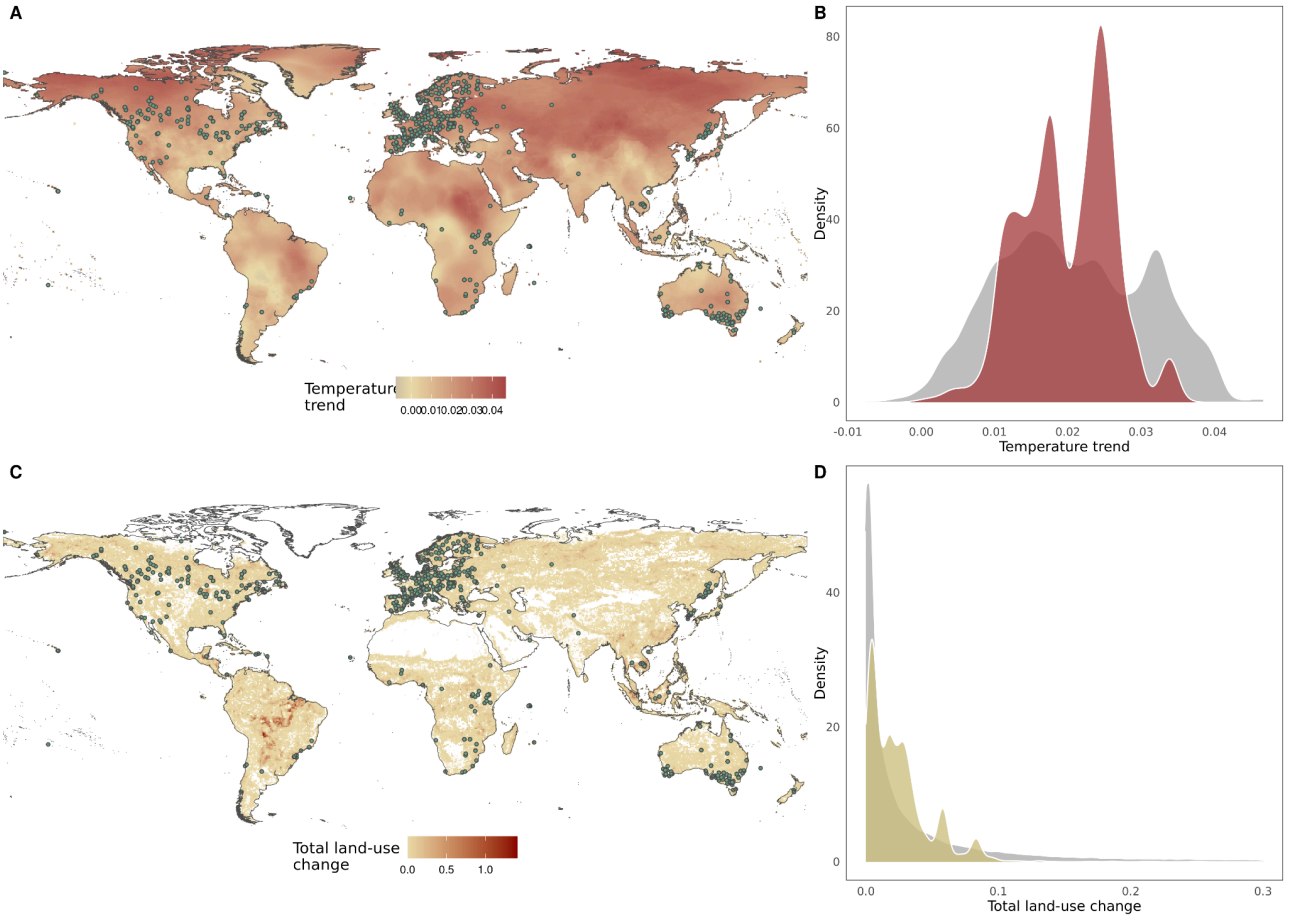


Figure 2. Distribution of the investigated global change drivers. Panels A and C present global maps of, respectively, temperature and total land-use changes. Changes in A were calculated over 1950-2015 (historical period) and in C over 1992-2015 (contemporary period). Green dots represent the locations of biodiversity time series. Panels B and D represent the density distributions of the drivers in our dataset (in color) and at global scale (in grey).

the same explanatory variables than in eq. 2 and 3 above. We used a binomial error structure and a logit link function that modelled the probability for each time series to not being linear.

(3) To model the temporal variability of the trajectories as a response to global changes, we used GLMMs with gamma error structure and log-link function, in similar models than in eq. 2 and 3 above. All models equations are presented in SM5.

Predictor variables were scaled for all models, with body sizes and masses being scaled within taxa. All models were performed under R version 4.3.3. We used the *lmer* function from the package "lme4" to model the linear trends (Bates et al., 2015), and the *glmmTMB* function from the "glmmTMB" package to model non-linearity and temporal variability (Brooks et al., 2017). Anova tables were obtained using the *Anova* function from the "car" package (Fox and Weisberg, 2018). All data and scripts are available online on a GitHub repository.

4 Results

Globally, we found an overall increase in temperature since 1950, and almost all locations experienced increasing temperature over this period (Fig. 2A, 2B). Total land-use change also showed varying intensities across space (Fig. 2C). Among the specific land-use class changes, we observed various changes across space, with changes being particularly intense in South America (SM3, Fig. S3).

The 2,991 populations we studied were not homogeneously distributed across the globe (Fig. 2A, 2C). As a result, they did not reflect representative pattens of global changes in temperature and land-use cover (Fig. 2B, 2D). In particular, our data did not capture the most extreme changes. Notably, no data was sampled in South America, where the greatest land-use changes were recorded (Fig. 2E) – due to declines in tree coverage and increases in cropland coverage (SM3, Fig. S3).

We found that historical temperature trends had an impact on the population trends studied, as well as the interaction between temperature changes and body sizes and masses (Table 1, Fig. 3A, 3B). Surprisingly, an increase in temperature did translate into an increase in biodiversity linear

Table 1. Estimates of GLM and GLMMs and p-values of ANOVA Wald chi-square tests for the different tested models.

Biodiversity response :	**Linear trend**		**Non-linearity**		**Temporal variability (MSE)**	
Predictors	*Estimates*	*p*	*Odds Ratio*	*p*	*Estimates*	*p*
Time series length (number of points)	-0.00053	0.054	1.09351	**<0.001**	-0.18720	**<0.001**
Latitude	0.00030	**<0.001**	0.99418	0.059	-0.01220	**<0.001**
Longitude	0.00008	**0.003**	1.00134	0.220	0.00564	**<0.001**
Body Size	0.00697	0.068	1.42332	**<0.001**	0.10712	0.307
Temperature trend	0.00288	**0.005**	1.02662	0.624	0.21273	**<0.001**
Total land-use change	0.00087	0.381	1.07420	0.130	0.04084	0.105
Temperature trend x Total land-use change	-0.00077	0.450	0.93093	0.162	0.10169	**0.005**
Temperature trend x Body Size	0.00710	**<0.001**	1.03312	0.639	0.12312	**0.028**
Total land-use change	-0.00299	**0.013**	1.01897	0.746	0.03588	0.424
N (Binomial)	755		755		755	
Observations	2991		2991		2991	
Marginal R^2 / Conditional R^2	0.027 / 0.471		0.056 / 0.202		0.291 / 0.670	

Statistically significant terms are highlighted in bold. For each model, marginal (only fixed terms) and conditional (all variables) pseudo-R^2 values are shown at the bottom of the tables.

trends in our dataset (Table 1), but this effect was quite small (Fig. 3A). This positive effect was mostly visible for large bodied populations, but not for small bodied populations (Fig. 3B). The total change in land-use cover did not reveal any link with population trends (Table 1, Fig. 3C), however we detected an effect of the interaction between the total-land use change and the body size and mass (Table 1), suggesting that large bodied populations were declining in response to high land-use change (Fig. 3D). When looking at particular changes in land-cover categories, we did not detect any further effect (see SM6, Table S6). Overall, we found no effect of time-series length on population trends (Table 1).

The non-linear character of population trajectories was linked to body sizes and masses only (Table 1). Notably, larger bodied populations were associated with more non-linearity than smaller bodied populations. Neither historical temperature trends, total land-use change (Table 1) and changes in each land-cover category (SM6, Table S6) nor their interactions were associated with non-linearity. We detected an effect of the length of the time-series on populations trajectories non-linearity, with longer time-series being more non-linear than shorter time series (Table 1).

We found an effect of temperature changes on population temporal variability, but also an effect of the interaction between temperature trends and total land-use change, as well as an effect of the interaction between temperature trends and body sizes and masses (Table 1). Globally, the effect of temperature trends on population temporal variability (measured by the MSE) was positive, highlighting that increasing temperatures led to higher temporal variability in population dynamics (Table 1, Fig. 4A). Moreover, the effects of temperature trends were reinforced by total land-use change, indicating that the increase in temporal variability was even stronger for population experiencing both increasing temperature and high land-use changes (Table 1, Fig. 4C). While body size and mass alone showed no effect on temporal variability (Table 1), they had a multiplicative effect on the effect of temperature. We found that the increase in temporal variability in population abundance in response to an increase in temperature was stronger for large bodied populations than for small bodied populations (Table 1, Fig. 4B). We did not find an effect of total land-use change alone, however, when using the six mean annual rates of change of each land-use classes instead of the total land-use change, we found that all six types of changes had an effect on populations' temporal variability (see SM6, Table S6). All effects were positive, testifying for the fact that increase in any kind of land-use class leads to higher temporal variability in population

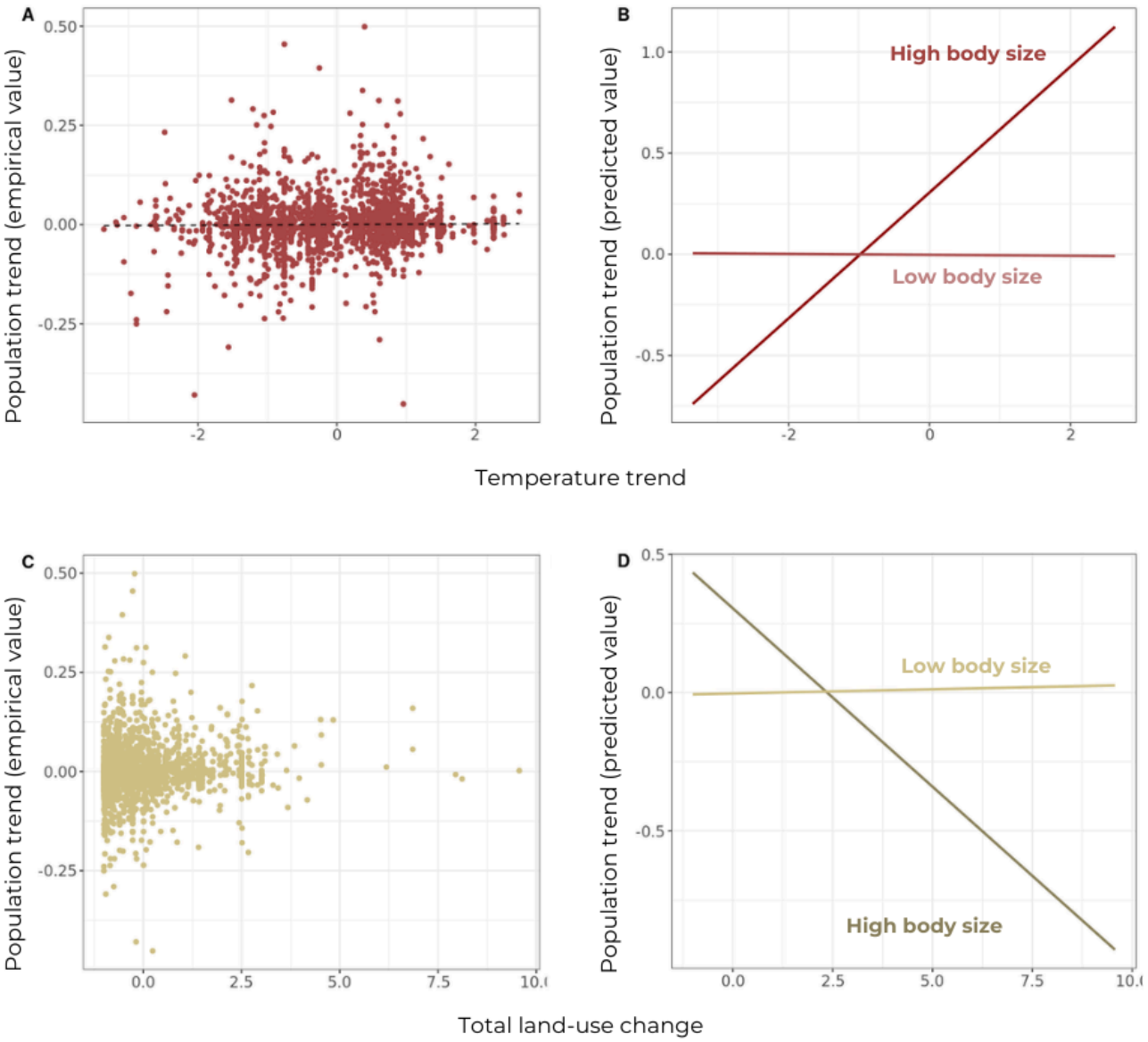


Figure 3. Responses of population trends to temperature and land-use changes. Panels A and B illustrate population trends in response to temperature changes. In panel A, raw points are represented. The dashed line represent the effect evaluated from the GLM. Panel B shows the response to temperature change for large bodied populations (dark colored line) and small bodied populations (light colored line). Similarly, panels C and D illustrate the responses to total land-use change. The dashed line is not shown in panel C as total land-use change showed no significant effect on population trend. Panel D shows the response to total land-use change for large bodied populations (dark colored line) and small bodied populations (light colored line). In panels B and D, predicted responses are calculated with the highest and lowest body size values in the populations used in the analysis.

dynamics. The length of the time-series also affected population temporal variability, with longer population time series experiencing lower temporal variability (Table 1).

5 Discussion

In this study, we tested how global changes are related to different components of population dynamics at global scale. We examined not only linear trends but also the non-linear nature of population trajectories and their temporal variability. Our findings reveal that these three components were affected differently by the drivers we considered. Specifically, linear trends were influenced by temperature changes, and this response was modulated by population body sizes. The sensitivity of population trends to land-use changes also differed depending on body sizes. Non-linearity was associated with species body sizes. Temporal variability responded to changes in temperature changes and this correlation was further amplified by interactions with land-use changes and body sizes. Our findings underscore the complexity and multifaceted nature of temporal congruences between population responses and global change drivers.

Complex patterns of population responses to global changes

We found a positive effect of temperature on population linear trends, yet this signal was extremely weak. While this finding does not concur with previous studies that have found an association between population declines and climate warming in birds, mammals and reptiles populations (Sinervo et al., 2010; Spooner et al., 2018), a whole range of co-factors not included here are likely to influence population responses to climate changes. For instance, species thermal strategies were not included (i.e. endothermy vs. ectothermy) (Harfoot et al., 2014; Newbold et al., 2020). Still, our results are consistent with a body of literature illustrating a whole range of responses to temperature changes, with an intermixing of increasing and decreasing trends (Dornelas et al., 2019; Williams et al., 2022). Moreover, the effects of interactions between body sizes and the drivers of change investigated, and especially the sensitivity of population trends from large bodied populations to environmental changes, including land-use change, is also consistent with well-established previous findings (Brown, 1995; McKinney, 1997; Jr and Gibbs, 2006).

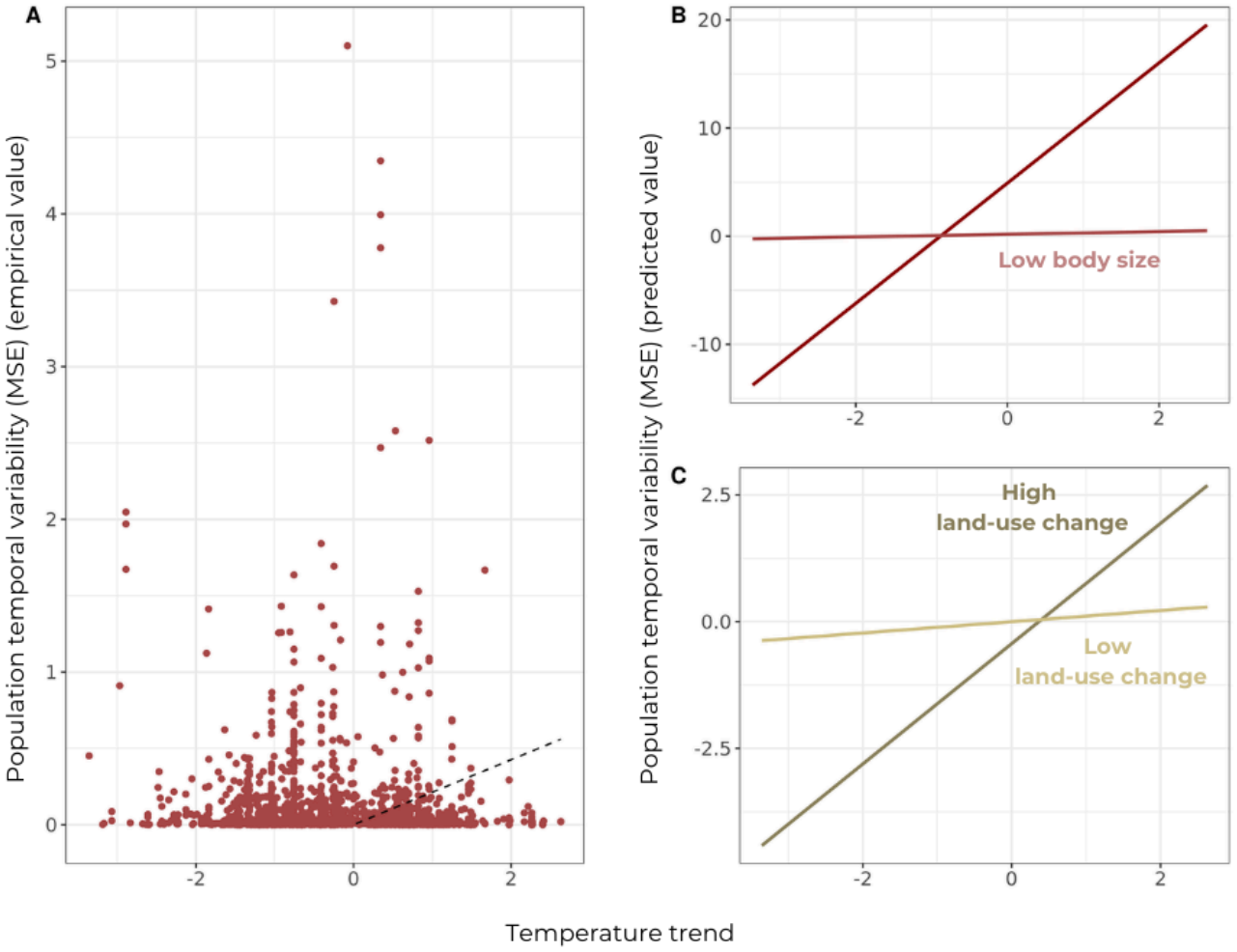


Figure 4. Responses of population temporal variability to temperature and land-use changes. In panel A, raw points are represented. The dashed line represent the effect evaluated from the GLMM. Panel B shows the response to temperature change for large bodied populations (dark colored line) and small bodied populations (light colored line). Predicted responses are calculated with the highest and lowest body size values in the populations used in the analysis. Panel C shows the response to temperature change for population experiencing high land-use change (dark colored line) and low land-use change (light colored line). Predicted responses are calculated with the highest and lowest total land-use change values in the populations used in the analysis.

Our findings revealed that the sensitivity of larger-bodied populations to global changes might also be expressed through more complex, non-linear responses, potentially due to their longer generation times. This result complements previous findings showing that larger species often have more pronounced and variable responses to habitat fragmentation and resource availability (Cardillo et al., 2005). Additionally, the absence of a direct link between non-linearity *per se* and changes in temperature or land-use cover does not imply that such connections do not exist. Future research should further clarify the links between the trajectories in drivers and the trajectories of population abundances. For example, it would be relevant to test whether an accelerated increase in temperature translates into an accelerated decline in population abundance. A few studies have investigated such links, comparing historical and contemporary peaks in forest cover changes with population dynamics (e.g. Daskalova et al. (2020a)), or the work of Rigal et al. (2023) linking pressure and response dynamics using not just correlative but causal approaches. However, they remain rare and need to be supplemented to improve our understanding of global biodiversity changes.

We also show that population temporal variability responds to a whole range of environmental changes, in particular to climate change in interaction with other drivers. The increased temporal variability of populations in response to rising temperatures can be explained by several mechanisms. Climate change can disrupt seasonal cycles and affect the availability of food resources and habitats, leading to more pronounced fluctuations in populations (Walther et al., 2002; Parmesan, 2006). We find that this effect is amplified for large bodied-populations, which again correlates with previous findings. Interestingly, this effect was also amplified for populations experiencing simultaneously changes in land-use cover. The variability response to land-use change could be explained in several ways. Mostly, increases in any type of land-cover the way we calculated it highlight habitat fragmentation, as we considered proportions within limited space. Yet, habitat fragmentation can reduce the size and connectivity of natural habitats, thus increasing even more the vulnerability of populations to environmental fluctuations as climate change (Fahrig, 2003; Haddad et al., 2015). A refinement of this result would be to consider changes in structure vs composition of available habitats.

Mismatching scales between response and drivers

These results need to be put into perspective of data availability and resolution, particularly in view of the inconsistencies in spatial and temporal representativeness between pressures and responses. As is common with global change and biodiversity response assessments, identifying the appropriate spatial and temporal scales is challenging.

Regarding spatial resolution, it has been shown that land-use changes have increasingly visible impacts as the scale is reduced (Chase et al., 2019), while the impacts of temperature changes are more visible at larger scales (Keil et al., 2012). In this study, a consistent spatial resolution was applied to all types of pressures; however, examining responses at varying scales could reveal different patterns and relationships. What's more, it has been recognized that biodiversity data might not reflect the full range of driver trends observed at global scale (Daskalova et al., 2021), and our study is no exception. This is likely to minimize the estimated impact of global change on changes in biodiversity.

Addressing the causes of global biodiversity changes also faces temporal resolution issues. In our study, the window over which responses were studied has been reduced due to data availability. This might have affected the detection of global changes impacts on biodiversity responses. Moreover, we did not question the reference state of each population regarding each of the drivers. Yet, the initial temperature and land-use cover proportions are to be considered when questioning the degree of the changes. For instance, an increase in urbanization will not translate in the same way depending on whether it takes place in a site that already had urban areas or in one that did not. Furthermore, the fact that climate warming effects are likely to act with a lag further complicates their detectability (Thompson and Ollason, 2001). This however reinforces the relevance of using multiple components of responses such as non-linear trajectories or temporal variability, which should help identify early warning signs of environmental changes effects.

Our results also need to be interpreted with caution as we focused only on temperature and land-use changes in our study. However, biodiversity threats, such as habitat destruction, pollution or the introduction of invasive species, do not act in isolation but in complex clusters, in which multiple drivers can act at the same time and at different scales and intensities (Bowler et al., 2020; Isbell et al., 2023). By focusing solely on climate and land-cover changes, we are likely missing

other important drivers of biodiversity changes, especially since studies have shown that relative ranking of biodiversity threats depends on local context and metrics used, and so has little application for conservation (Bellard et al., 2022).

In short, it is difficult to simply detect biodiversity responses to different pressures on a global scale at least with such a coarse-grain statistical approach. Detecting effects in the right place at the right time is therefore a matter of selecting the right scale, resolution and history. Simply assuming that linking changes in pressures to changes in responses will reveal clear patterns on a global scale is perhaps a misleading endeavor. Still, research in this domain remain crucial as the differentiated responses of biodiversity components to various pressures have profound implications for conservation and need to be better understood.

6 Conclusion

Pressures act in complex ways, and we show that linear trends, non-linearity and temporal variability are all affected by different drivers and interactions. Our study confirms the importance of taking into account species-specific characteristics through their life-history traits, since population responses differ according to this characteristic in each of the studied components. Furthermore, we show that population trends are not the only component to be affected by global changes, and therefore that understanding the links between these global drivers and population dynamics requires a to account for multiple components of population dynamics. However, the intricate connections between pressures and biodiversity responses we identified in our study also emphasize that pressure-response analyses conducted at the global scale are challenging. The rise of available data on a global scale has not yet clarified all the processes regulating pressure-response interactions as much as anticipated. We claim that caution is needed when addressing the status and drivers of "global biodiversity" change. If not used in the right context, this term can misleadingly create the illusion that biodiversity is correctly embodied in aggregated statistics and that pressures can also be aggregated on a global scale. Empirical evidence like ours emphasizes the need to reconsider this perspective by refining pressure-response biodiversity analyses at more regional and local scales. In particular, explicitly understanding the extent to which changes in temperature, land-use and other drivers of change as well as their interactions impact population dynamics in all

their complexity requires detailed knowledge of the populations studied, through their life-history traits but also through knowledge of the field and the local changes, which for now is not possible with a global approach.

7 References

Albaladejo-Robles G, Böhm M, Newbold T (2023) Species life-history strategies affect population responses to temperature and land-cover changes. Global Change Biology **29**: 97–109

Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, et al (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature **471**: 51–57

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. Journal of Statistical Software **67**: 1–48

Bellard C, Marino C, Courchamp F (2022) Ranking threats to biodiversity and why it doesn't matter. Nat Commun **13**: 2616

Boënnec M, Dakos V, Devictor V (2024a) Sources of confusion in global biodiversity trends. Oikos **2024**: e10732

Boënnec M, Dakos V, Devictor V (2024b) Non-linearity and temporal variability are overlooked components of global population dynamics.

Bowler DE, Bjorkman AD, Dornelas M, Myers-Smith IH, Navarro LM, Niamir A, Supp SR, Waldock C, Winter M, Vellend M, et al (2020) Mapping human pressures on biodiversity across the planet uncovers anthropogenic threat complexes. People and Nature **2**: 380–394

Bowler DE, Hof C, Haase P, Kröncke I, Schweiger O, Adrian R, Baert L, Bauer H-G, Blick T, Brooker RW, et al (2017) Cross-realm assessment of climate change impacts on species' abundance trends. Nat Ecol Evol **1**: 1–7

Brook B, Sodhi N, Bradshaw C (2008) Synergies among extinction drivers under global change. Trends in ecology & evolution **23**: 453–60

Brooks ME, Kristensen K, Benthem KJ van, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Mächler M, Bolker BM (2017) glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. The R Journal **9**: 378–400

Brown JH (1995) Macroecology. University of Chicago Press, Chicago, IL

Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a Metabolic Theory of Ecology. Ecology **85**: 1771–1789

Cardillo M, Mace GM, Jones KE, Bielby J, Bininda-Emonds ORP, Sechrest W, Orme CDL, Purvis A (2005) Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. Science **309**: 1239–1241

Cardinale BJ, Gonzalez A, Allington GRH, Loreau M (2018) Is local biodiversity declining or not? A summary of the debate over analysis of species richness time trends. Biological Conservation **219**: 175–183

Caughley G (1994) Directions in Conservation Biology. Journal of Animal Ecology **63**: 215–244

Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Science Advances **1**: e1400253

Chase JM, McGill BJ, Thompson PL, Antão LH, Bates AE, Blowes SA, Dornelas M, Gonzalez A, Magurran AE, Supp SR, et al (2019) Species richness change across spatial scales. Oikos **128**: 1079–1091

Cottingham K l., Brown B l., Lennon J t. (2001) Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. Ecology Letters **4**: 72–85

Crain CM, Kroeker K, Halpern BS (2008) Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. Ecology Letters **11**: 1304–1315

Damuth J (1981) Population density and body size in mammals. Nature **290**: 699–700

Daskalova GN, Bowler D, Myers-Smith I, Dornelas M (2021) Representation of global change drivers across biodiversity datasets. doi: 10.32942/osf.io/db4s7

Daskalova GN, Myers-Smith IH, Bjorkman AD, Blowes SA, Supp SR, Magurran AE, Dornelas M (2020a) Landscape-scale forest loss as a catalyst of population and biodiversity change. Science **368**: 1341–1347

Daskalova GN, Myers-Smith IH, Godlee JL (2020b) Rare and common vertebrates span a wide spectrum of population trends. Nat Commun **11**: 4394

Dornelas M, Gotelli NJ, Shimadzu H, Moyes F, Magurran AE, McGill BJ (2019) A balance of winners and losers in the Anthropocene. Ecology Letters **22**: 847–854

Duchenne F, Porcher E, Mihoub J-B, Loïs G, Fontaine C (2022) Controversy over the decline of arthropods: a matter of temporal baseline? Peer Community Journal. doi: 10.24072/pcjournal.131

Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **34**: 487–515

Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens IA, Carnicer J, Martín-Vide J, Peñuelas J (2018) The consecutive disparity index, D: a measure of temporal variability in ecological studies. Ecosphere **9**: e02527

Fox J, Weisberg S (2018) An R Companion to Applied Regression, 3rd edition. SAGE Publications, Inc, Los Angeles London New Delhi Singapore Washington, DC Melbourne

Gonzalez A, Cardinale BJ, Allington GRH, Byrnes J, Arthur Endsley K, Brown DG, Hooper DU, Isbell F, O'Connor MI, Loreau M (2016) Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. Ecology **97**: 1949–1960

Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, et al (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. Science Advances **1**: e1500052

Harfoot MBJ, Newbold T, Tittensor DP, Emmott S, Hutton J, Lyutsarev V, Smith MJ, Scharlemann JPW, Purves DW (2014) Emergent Global Patterns of Ecosystem Structure and Function from a Mechanistic General Ecosystem Model. PLOS Biology **12**: e1001841

Hill SLL, Harfoot M, Purvis A, Purves DW, Collen B, Newbold T, Burgess ND, Mace GM (2016) Reconciling Biodiversity Indicators to Guide Understanding and Action. Conservation Letters **9**: 405–412

Humbert J-Y, Scott Mills L, Horne JS, Dennis B (2009) A better way to estimate population trends. Oikos **118**: 1940–1946

IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

Isbell F, Balvanera P, Mori AS, He J-S, Bullock JM, Regmi GR, Seabloom EW, Ferrier S, Sala OE, Guerrero-Ramírez NR, et al (2023) Expert perspectives on global biodiversity loss and its drivers and impacts on people. Frontiers in Ecology and the Environment **21**: 94–103

Johnson TF, Beckerman AP, Childs DZ, Webb TJ, Evans KL, Griffiths CA, Capdevila P, Clements CF, Besson M, Gregory RD, et al (2024) Revealing uncertainty in the status of biodiversity change. Nature **628**: 788–794

Jr MLH, Gibbs JP (2006) Fundamentals of Conservation Biology. John Wiley & Sons

Keil P, Schweiger O, Kühn I, Kunin WE, Kuussaari M, Settele J, Henle K, Brotons L, Pe'er G, Lengyel S, et al (2012) Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across scales. Journal of Biogeography **39**: 1473–1486

Laliberté E, Wells JA, DeClerck F, Metcalfe DJ, Catterall CP, Queiroz C, Aubin I, Bonser SP, Ding Y, Fraterrigo JM, et al (2010) Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. Ecology Letters **13**: 76–86

Lehikoinen A, Brotons L, Calladine J, Campedelli T, Escandell V, Flousek J, Grueneberg C, Haas F, Harris S, Herrando S, et al (2019) Declining population trends of European mountain birds. Global Change Biology **25**: 577–588

Leung B, Greenberg DA, Green DM (2017) Trends in mean growth and stability in temperate vertebrate populations. Diversity and Distributions **23**: 1372–1380

Li W, MacBean N, Ciais P, Defourny P, Lamarche C, Bontemps S, Houghton RA, Peng S (2018) Gross and net land cover changes in the main plant functional types derived from the annual ESA CCI land cover maps (1992–2015). Earth System Science Data **10**: 219–234

Loh J, Green R, Ricketts T, Lamoreux J, Jenkins M, Kapos V, Randers J (2005) The Living Planet Index: Using species population time series to track trends in biodiversity. Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences **360**: 289–95

McCallum ML (2015) Vertebrate biodiversity losses point to a sixth mass extinction. Biodivers Conserv **24**: 2497–2519

McGill BJ, Dornelas M, Gotelli NJ, Magurran AE (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. Trends in Ecology & Evolution **30**: 104–113

McKinney ML (1997) Extinction Vulnerability and Selectivity: Combining Ecological and Paleontological Views. Annu Rev Ecol Syst **28**: 495–516

McRae L, Deinet S, Freeman R (2017) The Diversity-Weighted Living Planet Index: Controlling for Taxonomic Bias in a Global Biodiversity Indicator. PLOS ONE **12**: e0169156

Mihoub J-B, Henle K, Titeux N, Brotons L, Brummitt NA, Schmeller DS (2017) Setting temporal baselines for biodiversity: the limits of available monitoring data for capturing the full impact of anthropogenic pressures. Sci Rep **7**: 41591

Mrowicki RJ, O'Connor NE, Donohue I (2016) Temporal variability of a single population can determine the vulnerability of communities to perturbations. Journal of Ecology **104**: 887–897

Myhrvold NP, Baldridge E, Chan B, Sivam D, Freeman DL, Ernest SKM (2015) An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles. Ecology **96**: 3109–3109

Newbold T, Bentley LF, Hill SLL, Edgar MJ, Horton M, Su G, Şekercioğlu ÇH, Collen B, Purvis A (2020) Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. Functional Ecology **34**: 684–693

O'Hara RB, Kotze DJ (2010) Do not log-transform count data. Methods in Ecology and Evolution **1**: 118–122

Oliveira BF, São-Pedro VA, Santos-Barrera G, Penone C, Costa GC (2017) AmphiBIO, a global database for amphibian ecological traits. Sci Data **4**: 170123

Outhwaite CL, Gregory RD, Chandler RE, Collen B, Isaac NJB (2020) Complex long-term biodiversity change among invertebrates, bryophytes and lichens. Nat Ecol Evol **4**: 384–392

Pacifici M, Visconti P, Butchart SHM, Watson JEM, Cassola FM, Rondinini C (2017) Species' traits influenced their response to recent climate change. Nature Clim Change **7**: 205–208

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

Ratajczak Z, Carpenter SR, Ives AR, Kucharik CJ, Ramiadantsoa T, Stegner MA, Williams JW, Zhang J, Turner MG (2018) Abrupt Change in Ecological Systems: Inference and Diagnosis. Trends Ecol Evol **33**: 513–526

Rigal S, Dakos V, Alonso H, Auniņš A, Benkő Z, Brotons L, Chodkiewicz T, Chylarecki P, de Carli E, del Moral JC, et al (2023) Farmland practices are driving bird population decline across Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences **120**: e2216573120

Rigal S, Devictor V, Dakos V (2020) A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables. Ecological Indicators **112**: 106113

Sinervo B, Méndez-de-la-Cruz F, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E, Villagrán-Santa Cruz M, Lara-Resendiz R, Martínez-Méndez N, Calderón-Espinosa ML, Meza-Lázaro RN, et al (2010) Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. Science **328**: 894–899

Spake R, O'Dea RE, Nakagawa S, Doncaster CP, Ryo M, Callaghan CT, Bullock JM (2022) Improving quantitative synthesis to achieve generality in ecology. Nat Ecol Evol **6**: 1818–1828

Spooner FEB, Pearson RG, Freeman R (2018) Rapid warming is associated with population decline among terrestrial birds and mammals globally. Global Change Biology **24**: 4521–4531

Stevenson SL, Watermeyer K, Caggiano G, Fulton EA, Ferrier S, Nicholson E (2021) Matching biodiversity indicators to policy needs. Conservation Biology **35**: 522–532

Tekwa E, Gonzalez A, Zurell D, O'Connor M (2023) Detecting and attributing the causes of biodiversity change: needs, gaps and solutions. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **378**: 20220181

Thompson PM, Ollason JC (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. Nature **413**: 417–420

Titley MA, Snaddon JL, Turner EC (2017) Scientific research on animal biodiversity is systematically biased towards vertebrates and temperate regions. PLOS ONE **12**: e0189577

Troudet J, Grandcolas P, Blin A, Vignes-Lebbe R, Legendre F (2017) Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. Sci Rep **7**: 9132

Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. Nature **416**: 389–395

Waters CN, Turner S, An Z, Barnosky A, Cearreta A, Cundy A, Fairchild I, Fiałkiewicz-Kozieł B, Gałuszka A, Grinevald J, et al (2024) Executive Summary: The Anthropocene Epoch and Crawfordian Age: proposals by the Anthropocene Working Group.

Wauchope HS, Amano T, Sutherland WJ, Johnston A (2019) When can we trust population trends? A method for quantifying the effects of sampling interval and duration. Methods in Ecology and Evolution **10**: 2067–2078

White E, Ernest SKM, Kerkhoff A, Enquist B (2007) Relationships between body size and abundance in ecology. Trends in ecology & evolution **22**: 323–30

White ER (2019) Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. BioScience **69**: 40–46

Williams JJ, Freeman R, Spooner F, Newbold T (2022) Vertebrate population trends are influenced by interactions between land use, climatic position, habitat loss and climate change. Global Change Biology **28**: 797–815

WWF (2020) Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss. Almond, R.E.A., Grooten M. and Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.

WWF (2022) Living Planet Report 2022 – Building a nature-positive society. Almond, R.E.A., Grooten, M., Juffe Bignoli, D. & Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.



Discussion générale

« Dire le vrai ne suffit pas, il faut dire le juste. »

Germaine Tillion, *À la recherche du vrai et du juste*, 2001

1 Rappel des résultats

Partant du paradoxe selon lequel l'essor des bases de données de biodiversité à l'échelle mondiale a à la fois enrichi nos connaissances sur la crise de la biodiversité, mais a également semé la confusion sur l'étendue et la nature des changements de biodiversité à l'échelle mondiale, cette thèse proposait de clarifier et d'approfondir certaines des questions entourant notre compréhension de cette crise.

La première partie de ce travail avait comme objectif d'expliciter les freins qui nous empêchent de construire une image cohérente des changements de biodiversité à l'échelle mondiale. Dans un **premier chapitre**, j'ai mis en évidence que les divergences dans les conclusions tirées – déclin global *versus* changements complexes – émanent de divergences dans les approches, les données et les méthodes employées au cours du processus de construction des connaissances. Notamment, cette étude souligne l'importance de la manière dont est construite la perception du "global", en opposant les études par approche ascendante (*bottom-up*), construisant la connaissance par accumulation de résultats pré-établis ; des études par approche descendante (*top-down*), reposant sur des bases de données agrégées à l'échelle du globe. Alors que les premières sont plus souvent associées à la perception d'un déclin global, les secondes établissent des conclusions plus nuancées. Cette étude a également permis de confirmer l'importance de la temporalité des données, mettant en avant que les résultats nuancés proviennent davantage d'études reposant sur des séries temporelles longues que courtes. Enfin, ce travail a mis en évidence la propension des indices généraux à fournir des résultats de l'ordre du déclin global, alors que les études portant sur une description des tendances au travers de l'étude de séries temporelles individuelles sont moins enclines à identifier des déclins généralisés. Par ailleurs, nous pouvons constater grâce à cette étude un manque de prise en compte de la complexité des trajectoires, laquelle pourrait pourtant potentiellement réconcilier les différentes perceptions, ainsi qu'un manque d'établissement de liens entre pressions et réponses de la biodiversité à large échelle. Si ces résultats étaient jusqu'alors de l'ordre de l'intuition, cette revue de la littérature a permis de clarifier ces points de manière plus rigoureuse.

Dans un **second chapitre**, prenant la forme d'un essai réflexif, j'aborde ces enjeux sous une perspective différente, en intégrant des éléments issus de la philosophie des sciences. Je soutiens notamment que la confusion provient, en partie, du manque de transparence quant à la reconnaissance de l'impact de nos valeurs contextuelles dans les travaux en sciences de la

conservation, ainsi que du manque de prises de position plus affirmées lors de la communication des résultats scientifiques. Sous couvert de l'illusion d'un idéal de neutralité, les questions qui entourent les débats se bornent à des considérations techniques, constituant en réalité un frein notoire à la construction d'un savoir objectif et éclairé. Je propose de reconnaître explicitement nos valeurs et ambitions, de les intégrer dans le processus de construction d'un savoir scientifique objectif – en tant que produit de critiques intersubjectives –, et d'en débattre dans des dialogues non nécessairement exclusifs à la science. Cela devrait en outre permettre d'identifier les dérives sémantiques dans la communication des résultats, mais surtout de construire un savoir à la fois épistémiquement juste mais aussi socialement et politiquement désirable.

Ces deux chapitres, constituant la première partie de ma thèse, ont permis de poser le cadre dans lequel j'ai construit le reste de mes travaux. Mon objectif a été de clarifier les dynamiques complexes de la biodiversité – étudiées ici à l'échelle des populations – en réponse aux changements globaux, sans jamais remettre en question l'existence d'une crise.

Le second axe de ce travail s'attelait à saisir l'ampleur des changements qui sont usuellement ignorés en matière de dynamiques de populations par des approches linéaires. Loin de douter de la légitimité et de l'importance de ces approches, la vocation de cette partie était de compléter les connaissances, et notamment de questionner ce qui se cache derrière les tendances habituellement qualifiées de "stables". Dans un **troisième chapitre**, en étudiant des populations de vertébrés à travers l'ensemble du globe, j'ai identifié une balance entre tendances croissantes, décroissantes, et inexistantes (*no trend*). Cependant, la prise en compte de la non-linéarité des trajectoires a permis de mettre en évidence que dans 45 % des cas étudiés, on observait des changements non-linéaires, dont l'interprétation en termes de "bonne" ou "mauvaise" nouvelle d'un point de vue de la conservation peut différer de ce qui est communément admis. D'autre part, nous pouvons relever la part non négligeable de trajectoires concaves ou convexes au sein des trajectoires dites "stables", ainsi que l'importante variabilité temporelle au sein de ces trajectoires, comparativement aux déclins et augmentations. Ce chapitre illustre par ailleurs la disparité des dynamiques au sein des types d'habitats, des régions et des groupes taxonomiques, et notamment une variabilité plus accrue dans les habitats marins et populations de poissons. Néanmoins, il reste difficile d'établir des regroupements à cette échelle. J'ai par exemple établi que la non-linéarité et la variabilité temporelle présentaient des différences significatives entre les différentes grandes régions mondiales, sans pour autant identifier de *cluster* ou de *hotspot* concentrant ces dynamiques,

témoignant d'une hétérogénéité intra-régionale toute aussi importante. En somme, ce travail plaide d'une part pour une compréhension plus systématique des trajectoires dans leur globalité – une interprétation des tendances balancées comme une situation "stable" négligeant en réalité des trajectoires complexes –, mais émet d'autre part des réserves quant à la pertinence d'une approche *top-down* afin de caractériser au mieux cette complexité.

Dans une dernière partie, j'ai tout de même entrepris de relier différentes caractéristiques des dynamiques de populations aux changements globaux, tout en intégrant des traits d'histoires de vie au travers de la taille corporelle dans les analyses. Dans le **quatrième chapitre**, j'ai montré que les dynamiques de populations de vertébrés terrestres, comprises au travers de leurs tendances mais aussi de leur non-linéarité et de leur variabilité temporelle, étaient impactées par des interconnexions entre traits d'histoire de vie, changements climatiques et changements d'utilisation des sols. J'ai également identifié une sensibilité accrue des populations dont la taille corporelle est élevée face aux divers changements environnementaux par rapport aux populations dont la taille corporelle est plus faible. Ce chapitre témoigne aussi de réponses hétérogènes dans les trois composantes des dynamiques de populations étudiées. Par exemple, alors que la variabilité temporelle est élevée dans des environnements subissant à la fois des changements en termes de température et d'utilisation des sols, les tendances des populations étudiées répondent, elles, principalement aux changements de température. Dans la lignée du troisième chapitre, ce travail plaide donc lui aussi pour une étude plus approfondie des dynamiques de populations, afin d'appréhender au mieux les mécanismes complexes qui émergent en réponse aux facteurs de changements. Cependant, la difficulté persistante à établir des liens clairs entre les causes et les réponses à une échelle globale souligne la nécessité d'intégrer plus précisément les contextes locaux.

2 Limites et perspectives

Avant d'explorer les connexions entre les différentes parties de ce travail et de discuter de leur contribution potentielle à notre compréhension de la crise de la biodiversité, je souhaite examiner certains points techniques plus ou moins spécifiques à chaque partie. Cette approche vise à identifier des pistes prospectives pour atténuer, au moins partiellement, les limites qui peuvent être associées à chacun de ces points.

Identification des sources de confusion

Tout d'abord, nous l'avons vu, une des limites majeures à la description cohérente de la crise de la biodiversité réside dans la diversité des manières de l'aborder ; en termes de définition de la *biodiversité*, mais aussi en termes d'approches, de méthodes, et de données. Pourtant – et c'est là toute la complexité des approches ascendantes ou *bottom-up* – il a été question dans la revue de littérature conduite dans le premier chapitre de résumer cette information au moyen de catégories. Dans un tel processus, les différentes tâches sont en partie influencées par la ou les personnes les ayant menées. Comme le soulignent Haddaway *et al.* (2020), il est important de travailler de concert lorsque l'on réalise de telles études, afin d'atténuer les biais inhérents à cette évaluation humaine. *A posteriori*, je reconnais qu'il aurait été intéressant de réfléchir *a minima* aux catégories avec un cercle de personnes plus grand. De plus, cette étude nous a surpris par le faible nombre de papiers traitant de la biodiversité à l'échelle globale. On peut bien évidemment discuter de la requête employée, ou encore de l'emploi d'une base de données bibliographique unique ; mais cela témoigne aussi d'une difficulté persistante à établir des constats à cette échelle, et souligne encore davantage l'importance de ces études et donc des communications qui sont diffusées sur les résultats de ces recherches. On ne peut qu'espérer que l'essor récent des bases de données à large échelle ainsi que l'engouement autour des enjeux entourant la quantification de la crise de la biodiversité stimule la production de travaux dans les années à venir (Habibullah *et al.*, 2021), et fournisse le cadre nécessaire à l'établissement d'une vision plus exhaustive des changements en cours.

Aussi, j'aborde dans mon second chapitre des questions relatives à nos valeurs contextuelles. Au-delà de cette perspective amenée comme discussion, il me semble qu'un autre moyen d'intégrer des facteurs contextuels au sein de revues bibliographiques serait de systématiquement intégrer, si la taille du corpus le permet, des éléments sociaux au sein des analyses. Autrement dit, il s'agirait de relever autant que faire se peut les instituts scientifiques, ou encore le genre des auteurs ou autrices par exemple. Une revue publiée dans *Conservation Letters* en 2021 a montré que les femmes et les pays du Sud étaient sous-représentés parmi les écologistes les plus publiés (Maas *et al.*, 2021). Il serait pertinent d'adopter ce cadre et de l'appliquer à notre analyse des perceptions des changements de biodiversité, puisque, comme je le discutais, nos positions sociales sont indubitablement impliquées dans nos représentations.

Intégrer la complexité dans les trajectoires *via* la non-linéarité

Je souhaite ensuite revenir sur les choix méthodologiques qui ont été fait lors de la prise en compte de la non-linéarité. J'ai suivi le cadre proposé par Rigal *et al.* (2020), et utilisé des polynômes du second ordre. Or, ce choix est discutable, puisqu'il existe d'autres modèles permettant d'appréhender la non-linéarité : pourquoi ne pas avoir utilisé des polynômes de degrés supérieurs ? Pourquoi ne pas avoir utilisé des modèles additifs généralisés ? Bien que ces méthodes soient essentielles pour ajuster et décrire des dynamiques non-linéaires complexes (Buckland *et al.* 2005 ; Fewster *et al.*, 2000), le niveau de détail dont elles font preuve n'est pas toujours pertinent pour évaluer l'état d'une trajectoire de population. De surcroît, elles demeurent difficiles à utiliser pour la comparaison des dynamiques de différentes populations, ce qui limite leur pertinence vis-à-vis d'initiatives mondiales, telles que la Liste Rouge dressée par l'Union internationale pour la conservation de la nature par exemple (IUCN, 2024). Le choix de polynômes de second ordre permet donc d'outrepasser ces problèmes. En revanche, cela ne permet pas au moins trois choses.

Premièrement, cette approche de la non-linéarité est descriptive et non quantitative. C'est pourquoi, dans le quatrième chapitre, les tendances linéaires ont été employées conjointement à la non-linéarité et la variabilité temporelle, puisqu'elles permettent de rendre compte de la magnitude des changements. Cette approche non-linéaire ne vise donc pas à se substituer aux analyses existantes, mais plutôt à les compléter de manière significative. Plutôt que de remettre en question uniquement les indices globaux, une compréhension approfondie des changements complexes de la biodiversité requiert ainsi l'intégration de multiples paramètres (Soto-Navarro *et al.*, 2021 ; Driscoll *et al.*, 2018 ; Jetz et al., 2019).

D'autre part, les polynômes employés ne capturent pas les variations brusques observées dans les trajectoires des populations, phénomènes pourtant susceptibles de se multiplier à l'avenir. En effet, les derniers rapports du GIEC ont insisté sur le fait que les événements climatiques extrêmes allaient gagner en intensité et en fréquence dans les années à venir (IPCC, 2021). En conséquence, on peut s'attendre à ce que les dynamiques de populations se complexifient, et que les composantes des trajectoires à analyser se multiplient davantage. Des systèmes de classification similaires, mais qui incluent la détection des changements abrupts, ont récemment été proposés et pourraient s'avérer encore plus pertinents à l'avenir (Penny *et al.*, 2023, Pélissié *et al.*, 2023).

Enfin, une des limites de cette méthode – et pas que – est qu'elle ne permet pas d'inclure des structures d'erreur complexes, en distinguant par exemple les erreurs de mesures (imprécision de l'observation elle-même pendant les enquêtes de terrain), de celles de processus (mécanismes qui ne sont pas mis en œuvre dans le modèle) (Humbert *et al.*, 2009). Les structures d'erreur sont pourtant

essentielles à prendre en compte afin d'améliorer la fiabilité des résultats (Daskalova *et al.*, 2021, Johnson *et al.*, 2024), et doivent donc faire l'objet d'une attention particulière dans les recherches futures, afin d'obtenir une compréhension plus solide des changements de la biodiversité.

Quantifier la variabilité temporelle

De la même manière, les choix méthodologiques qui ont été fait concernant la variabilité temporelle présentent certaines limites. Dans les chapitres 3 et 4, j'ai utilisé trois mesures de la variabilité temporelle, que sont l'erreur quadratique moyenne (*mean squared error*), le coefficient de variation, et l'indice de disparité (*D*), proposé par Fernández-Martínez *et al.* (2018). Cependant, aucune mesure n'étant parfaite, chacune possède des biais. L'erreur quadratique moyenne est par exemple dépendante du modèle statistique sous-jacent : on n'obtiendra pas la même variabilité selon que l'on ait employé un modèle linéaire ou non-linéaire par exemple. De plus, la variabilité relève de différents aspects, qu'il convient d'étudier au travers de différentes mesures. Des études ont commencé à explorer certaines pistes, à travers la quantification de la résilience et de la résistance des populations aux changements globaux (Capdevila *et al.*, 2022), ou encore à travers la quantification de l'évolution de la stabilité dans le temps par exemple (Leung *et al.*, 2017) ; mais elles méritent de plus amples approfondissements. Il serait donc intéressant de multiplier les mesures de variabilité afin d'obtenir une description plus fiable des différentes dimensions de la variabilité de l'abondance des populations. Cependant, en utilisant de nombreuses métriques pour décrire différents aspects, il est possible que certaines soient redondantes. Une piste serait alors de considérer des regroupements entre métriques, afin de dégager les dimensions principales relatives aux mesures de variabilité, à l'instar de ce qui a pu être proposé dans des études plus théoriques sur des réseaux d'interactions par exemple (Domínguez-García *et al.*, 2019).

Corrélation *versus* causalité

Une autre difficulté technique rencontrée concerne la question de la causalité. En étudiant les liens entre pressions et réponses dans le dernier chapitre, nous analysons des relations corrélatives plutôt que des relations de causalité. Il est en réalité difficile de mettre en exergue le fait que les changements globaux *causent* les dynamiques de populations observées, qui plus est compte tenu de la complexité de ces dynamiques et des nombreux facteurs confondants. De récents travaux proposent des solutions visant à mieux capturer la causalité, en se basant sur la capacité à prédire

l'évolution future d'une variable à partir des observations passées d'une autre variable (Clark *et al.*, 2015 ; Chang *et al.*, 2017). Ces solutions ont par exemple été mises en place dans des études à des échelles régionales ou continentales en écologie (Rigal *et al.*, 2023) mais aussi en sciences du climat (Liu *et al.*, 2019). Cependant, ces analyses sont complexes et requièrent des données de biodiversité comme de pression avec des temporalités les plus fines possibles et sur des temps longs, ce qui restreint pour le moment fortement leur application. En attendant l'acquisition de données permettant d'exploiter pleinement ces techniques à l'échelle globale, l'accumulation de preuves à différents niveaux de biodiversité et à différentes échelles spatiales et temporelles constitue selon moi une perspective raisonnable permettant d'établir des liens en macroécologie.

Variations d'échelles temporelles

Un des points techniques intervenant dans l'ensemble des parties de ce travail est l'importance de la prise en compte de la temporalité, tant dans la durée des séries temporelles que dans les périodes temporelles qu'elles couvrent. En effet, dans le premier chapitre, nous avons souligné que les séries temporelles les plus longues sont généralement associées à des tendances plus nuancées. Par ailleurs, je l'ai déjà mentionné, d'autres travaux ont insisté sur l'importance de considérer des séries temporelles longues afin d'améliorer la détectabilité des tendances (Duchenne *et al.*, 2022 ; White, 2019 ; Mihoub *et al.*, 2017). De plus, j'ai démontré dans les chapitres 3 et 4 que la non-linéarité et la variabilité temporelle sont des composantes des dynamiques de population qui sont elles aussi sensibles à la longueur des séries temporelles. Ainsi, il semblerait que ces résultats convergent tous vers l'idée que les dynamiques sont mieux estimées à travers l'étude de longues séries temporelles.

Cependant, qu'entend-t-on par "mieux estimées" ? Par exemple, si une série temporelle connaît une chute abrupte suivie d'une stabilisation sur le long terme, cette chute initiale pourrait être occultée par une tendance à long terme indiquant une stabilisation, surtout dans le cas d'une approche linéaire. Dans ce scénario, une série temporelle plus courte sur la fenêtre temporelle adéquate pourrait mieux identifier cette chute initiale. Finalement, il semblerait qu'il y ait un *optimum* à trouver entre une longueur minimale pour éviter les risques liés aux incertitudes de mesures, et une longueur maximale pour ne pas lisser des variations locales informatives. Un tel *optimum* est dépendant du modèle employé, puisque comme nous l'avons vu, les modèles non-linéaires permettent déjà de dépasser cette limite du caractère lissant des modèles linéaires – d'où l'importance de les incorporer dans nos analyses de suivi de la biodiversité. Cependant, les

modèles non-linéaires ne sont pas à l'abri du même phénomène de lissage d'évènements plus courts informatifs pour la compréhension des processus écologiques ou pour la conservation. En fonction des processus étudiés et des modèles adoptés, une longueur de série temporelle optimale peut être définie pour ne pas passer à côté de l'information visée. Dans cette hypothèse, il serait donc intéressant de définir ces plages de longueurs optimales pour étudier chacune des composantes qui peuvent nous intéresser (tendances linéaires, pourcentage de non-linéarité, pourcentage relatif de différentes trajectoires, mesures de variabilité, etc). Ensuite, en suivant l'évolution de ces différentes composantes au fil du temps, à l'aide de fenêtres temporelles glissantes de la taille des longueurs optimales déterminées, on pourrait ainsi suivre de manière plus fine les dynamiques temporelles (voir l'annexe 4 pour quelques pistes).

Ces points techniques étant maintenant explicités, je propose d'entamer une discussion plus générale portant sur les éléments qui lient les différentes parties entre elles et amènent des réflexions plus théoriques sur la manière dont nous abordons les changements de biodiversité.

3 De la pertinence de questionner les changements à l'échelle globale

L'un des éléments centraux qui se dégage à l'issue de ce travail est la complexité des changements observés : aucun trait d'espèce, facteur de changement ou région ne peut, seul, expliquer la diversité des dynamiques observées. Alors que nous accumulons de plus en plus de données et que nous aspirons à des explications et des prédictions globales, nous devons nous interroger : ne risquons-nous pas de perdre de vue des phénomènes écologiques essentiels ?

Nous l'avons vu, de nombreuses régions et taxons présentent des distributions similaires de tendances, de trajectoires ou de variabilité temporelle. Or, en scrutant les différentes grandes régions analysées dans les études globales, il apparaît que chacune d'entre elles subit des transformations environnementales qui peuvent être bénéfiques ou néfastes pour les populations locales d'organismes non-humains (Bowler *et al.*, 2018 ; Crain *et al.*, 2008 ; Darling *et al.*, 2010). Cette exposition simultanée à divers facteurs de changement global engendre un mélange complexe de

dynamiques de populations, étant modulé par ailleurs par la vulnérabilité propre des espèces aux différents changements environnementaux (Vinebrook *et al.*, 2004). Cette large distribution des dynamiques à l'intérieur même des catégories explicatives présupposées suggère que la biodiversité comprise dans sa globalité uniquement par une approche descendante pourrait finalement voiler les hétérogénéités locales, entravant ainsi les efforts de conservation (Wyborn & Evans, 2021 ; Hulme, 2010). Bien entendu, l'essor de la macroécologie a été essentiel : elle a transformé la conservation en plaçant la biodiversité sur la scène mondiale (Brooks *et al.*, 2006; Myers *et al.*, 2000), et agit aujourd'hui encore comme catalyseur de la planification systématique de la conservation (Schmidt-Traub, 2021). Seulement, cette perspective constitue une forme particulière de connaissance globale qui expose les différences locales au risque d'être absorbée.

La variabilité et la complexité des changements soulignent donc la nécessité de comprendre les phénomènes globaux par une approche ascendante : nous avons cruellement besoin de connaissances plus régionales. En ce sens, la création des GIEC régionaux est une belle piste, qui illustre cette nécessité de décentraliser les analyses et les stratégies. Ces groupes d'experts régionaux peuvent fournir des évaluations plus précises et adaptées aux contextes locaux, permettant ainsi de mieux comprendre les impacts spécifiques du changement climatique et de développer des réponses plus efficaces. De la même manière, l'importance des connaissances locales et régionales en matière de biodiversité a été soulignée par l'IPBES, la plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques, qui reconnaît les problèmes posés par un cadre purement mondial pour la biodiversité, et encourage à élaborer des évaluations à plusieurs échelles (Obermeister, 2019). En outre, une grande partie de la conservation efficace fonctionne en tenant compte des complexités, en creusant en profondeur les besoins spécifiques des populations et en fournissant des solutions sur mesure pour soutenir des populations spécifiques (Evans *et al.*, 2017 ; Halpern *et al.*, 2005).

Par ailleurs, dans *Où atterrir ?* (2017), Bruno Latour affirme qu'il ne faut pas opposer le global et le local, mais plutôt "localiser le global", en recréant des savoirs ancrés dans des réalités concrètes. Cette approche locale me semble aussi essentielle pour reconsidérer plus largement notre relation avec notre environnement, et nous éloigner d'une vision globalisée qui, peu à peu, risque de tuer notre imaginaire, notre sensibilité et notre attention à la diversité du vivant. Une biodiversité réduite à des tableaux de données nous prive quelque part d'un contact avec une réalité terrestre. Une jolie perspective réside peut-être dans l'approche biorégionale, qui développe de nouveaux

récits et appelle justement à imaginer de nouveaux modèles politiques pour renouer avec nos territoires et nos écosystèmes (Sinaï, 2023). De la même manière, pour les populations humaines, c'est aussi à cette échelle biorégionale, ou à l'échelle des bassins de vie, que la dimension politique des collectifs d'humains se concrétise, et qu'ils font valoir leurs voix. D'une certaine manière, la biodiversité globale est dépolitisée. Son incarnation locale dans des luttes environnementales, des zones à défendre et autres aménagements font des populations non-humaines des alliées politiques des humains.

4 De nouveaux contours pour la "biodiversité globale"

Au-delà de reconsidérer notre approche matérielle et empirique du global, je crois qu'il est essentiel de réfléchir au concept même de "biodiversité globale". Je ne crois pas que nous puissions, ni ne devions, nous défaire de ce concept. Le succès de ce dernier, transcendant les cercles sociaux et les imaginaires, témoigne d'un intérêt qu'il nous faut raviver. Se reconnecter à notre environnement localement comme je le propose avant n'est pas incompatible avec une réflexion philosophique, tant que nous comprenons ce concept comme construction mentale, et non comme une réalité factuelle. La biodiversité globale est un puissant outil de réflexion qui nous permet de penser collectivement notre monde et notre environnement. Cependant, il m'apparaît nécessaire de reconsidérer notre perception de ce qu'elle est, et de ce que cela implique de quantifier la crise de la biodiversité au regard des controverses et des changements complexes étudiés dans ce travail.

L'une des premières limites est l'amalgame qui est fait dans l'imaginaire collectif entre biodiversité globale et dénombrement d'espèces ou abondance de populations. Il est crucial de dépasser cette vision comptable et figée pour envisager la biodiversité comme un processus dynamique. En effet, la perte de biodiversité englobe également des aspects tels que l'homogénéisation biotique ou la diminution des interactions écologiques au sein des communautés et des écosystèmes (Mckinney & Lockwood, 1999 ; Kortz & Magurran, 2019 ; Valiente-Banuet et al., 2014). Par conséquent, évaluer le "déclin" de la biodiversité ne peut se limiter à des indices globaux reflétant la diminution de certaines populations spécifiques. L'érosion de la biodiversité est en ce sens indiscutable à la lumière de l'abondance des preuves accumulées.

De plus, il serait une erreur de penser que la seule manifestation d'une situation catastrophique soit un déclin. À l'image de la mutation sémantique observée dans le passage du terme de "réchauffement climatique" à "changements climatiques", mes travaux s'inscrivent dans

une littérature encourageant une reconsidération conceptuelle de la crise de la biodiversité ; qui ne présente pas uniquement des déclins, mais bien des bouleversement multiples (Daskalova *et al.*, 2021 ; Dornelas *et al.*, 2018 ; Outhwaite *et al.*, 2020). De surcroît, même lorsque nous ne sommes pas en mesure d'identifier de déclin, nous ne pouvons nous satisfaire d'un équilibre entre le nombre de populations en augmentation et le nombre de populations en déclin. Outre les considérations techniques que j'ai pu aborder, et qui encouragent à caractériser les trajectoires non-linéaires complexes, d'une manière proprement éthique on ne peut se satisfaire du moindre déclin. Pourtant, implicitement, on fait d'une part l'hypothèse d'une commensurabilité du devenir des populations et du devenir des espèces. On admet alors que la croissance d'une population peut compenser le déclin d'une autre, ou que la croissance et le déclin des populations de deux espèces différentes peuvent être moyennées pour en faire un indice synthétique. Mais, ce faisant, on passe sous silence le problème éthique d'une telle opération : il est admis que les individus ou les espèces n'ont pas de valeurs en soi, et peuvent être réduits à un problème comptable. D'autre part, l'information ainsi résumée à des chiffres nous déconnecte de l'émotion que devrait susciter la perte du moindre individu ou de la moindre espèce.

En outre, cette quantophrénie – la tendance à confondre la chose avec sa quantification –, associée à la vision du global par approche descendante discutée plus tôt, contribue selon moi à faire diversion sur les causes *réelles* de la destruction de la biodiversité.

5 Systèmes de domination

Je parlais peu avant de la nécessité d'un ancrage dans des réalités factuelles afin d'établir des connaissances les plus justes possible, au sens épistémique du terme. Ceci implique, selon moi, de reconnaître sans détour les *véritables* causes des changements de biodiversité observés.

On a bien souvent mis en exergue les causes majeures du déclin de la biodiversité, originellement nommé le "quatuor de l'enfer" ou "*evil-quartet*" par Jared Diamond (1984), sans réellement nommer le diable. Les "activités humaines", le "changement climatique", les "changements d'utilisation des terres", la "pollution", sont autant d'éléments qui traduisent en réalité des choix politiques, aux sens de choix sociaux et économiques, qui conditionnent par exemple les pratiques agricoles ou les plans d'urbanisme. Le terme d'Anthropocène est souvent repris pour qualifier notre époque, "dominée par l'action humaine" (Crutzen, 2002) ; mais ce terme

est sournois : il masque les hétérogénéités, gomme l'histoire et les responsabilités. Or, tous ces choix sont influencés par un mode de développement basé sur un système productiviste, capitaliste, patriarcal et colonialiste, où les activités des classes moyennes et riches occidentales sont les plus impactantes sur l'ensemble des dérèglements que l'on observe à l'échelle du globe. Pour contrer cette invisibilisation, certains auteurs ont par exemple proposé le terme de "Capitalocène" (Moore, 2016), soutenant que ce n'est pas l'humanité dans son ensemble qui a provoqué les changements environnementaux catastrophiques, mais plutôt le système capitaliste, les dynamiques économiques et les relations de pouvoir.

De nombreuses théories écoféministes ont permis de renforcer ces idées et de mettre à nu un système complexe de dominations, qui s'illustre par de nombreux dualismes : nature/culture, femme/homme, objet/sujet, émotionnel/rationnel, matière/esprit (Plumwood, 1993 ; Larrère, 2015 ; Beauté, 2020 ; Burgart-Goutal, 2020). On peut voir dans ces derniers les étapes d'une logique de la domination : la distinction, la hiérarchisation, et enfin la subordination. Par exemple, la dichotomie nature/culture relève d'une construction sociale puissante mais profondément problématique dans la métaphysique occidentale : cette binarité nous fait croire, à tort, que les humains ont un statut transcendant par rapport au reste du vivant (Descola, 2015). Héritée de la pensée des Lumières, cette idée suggère que l'humain ne devient véritablement humain qu'en dominant ce qui est naturel en lui et hors de lui, se démarquant ainsi de sa propre animalité, et s'élevant au-dessus de la nature. Selon les théories écoféministes, ce type de schéma de pensée a généré une logique de domination et de hiérarchisation, justifiant par exemple la subordination des femmes – associées à la nature, à l'émotionnel –, par les hommes – associés à la culture, à la rationalité.

Ensemble, ces idées suggèrent que la crise écologique globale est disparate dans ses manifestations et dans ses responsables. L'anthropologue Anna Tsing explore à travers le concept d'Anthropocène morcelé (*patchy Anthropocene*) la manière dont l'impact humain sur la planète crée finalement des paysages écologiques et sociaux fragmentés et inégaux, et souligne que la fragmentation des impacts dans les espaces géographiques physiques comme sociaux résulte de systèmes de domination multiples. Les occidentaux par exemple, sous couvert d'aide au développement, ont à travers des pratiques coloniales exploité les terres et les populations indigènes de manière destructrice, contribuant ainsi à la perte de biodiversité. L'introduction des systèmes agricoles intensifs et des pratiques industrielles a non seulement perturbé les écosystèmes locaux mais également marginalisé les savoirs traditionnels – pourtant plus respectueux de la nature (Tsing *et al.*, 2024). Cela illustre que les individus à l'origine des dégradations sont souvent ceux qui sont

les moins affectés par celles-ci. De la même manière que l'on peut dénoncer les pratiques coloniales et l'impact qu'elles ont sur les populations humaines et non-humaines locales, on peut dénoncer le sexisme dans notre société et ses conséquences pour les femmes sous le prisme de la crise écologique. Par exemple, ce sont bien souvent elles les premières victimes des dégradations environnementales : selon l'ONU, le changement climatique expose les femmes à des risques plus élevés de conflit, de violence et de traite ; elles ont 14 fois plus de chances de mourir que les hommes lors d'une catastrophe naturelle, elles subissent davantage les dommages collatéraux liés aux catastrophes (50 à 75 % des petites filles sont déscolarisées après un cyclone), etc (UNFCCC, 2016).

Tant que nous ne remettrons pas en question l'ensemble des systèmes de domination, je doute que la science de la conservation puisse *décrire et comprendre* les changements observés de manière exhaustive, mais aussi que les efforts de conservation parviennent à réellement *inverser les tendances* actuelles. En effet, ce n'est qu'en prenant en compte les différents systèmes de domination que nous pourrons (1) mettre en évidence des rapports de causalité, et donc imputer une responsabilité (c'est-à-dire *décrire et comprendre* les changements), et (2) déconstruire des schémas de réussite et autres stéréotypes sociaux engendrant la surconsommation et autres comportements prédateurs de ressources naturelles (c'est-à-dire provoquer des mutations dans nos modèles de société et espérer à terme *inverser les tendances*).

Pour véritablement inverser les trajectoires actuelles de la crise de la biodiversité, il est donc impératif d'instaurer des changements profonds dans notre relation avec le monde et l'altérité, ainsi que dans nos aspirations sociétales (Martin et al., 2016). Malgré les contradictions entre les préoccupations écologiques et socio-économiques apparentes, il ne faut pas oublier que ce que nous avons construit aurait pu être autre, dans les constructions sociales, dans les valeurs. Il existe d'autres formes de démocraties, qui s'illustrent par d'autres rapport au monde. Ces tentatives qui prennent la forme de microcosmes devraient être source d'inspiration, et nous permettre d'élaborer de nouveaux récits, collectivement (Scheidel et al., 2020 ; Semal & Szuba, 2010). Ceci requiert également une prise de conscience collective et un engagement citoyen. Dans cette perspective, il me semble essentiel que le grand public dispose d'informations solides sur l'état de la biosphère. En ce sens, je vois dans la vulgarisation scientifique et l'information du public des leviers indispensables. Et si les luttes sont intersectionnelles, les messages peuvent aussi l'être : il faut atteindre les sensibilités par l'art, la poésie, le cinéma, pour susciter une prise de conscience collective, et retrouver, sous des formes correspondant à notre époque, un profond intérêt culturel

pour la biodiversité. Je citais Romain Bertrand en introduction, qui décrit ce temps où l'on employait les "forces combinées de l'art et de la littérature pour élever la peinture de paysage au rang de savoir crucial". Je crois que cette approche devrait nous inspirer, scientifiques comme artistes.

6 Conclusion

Pour conclure, mes travaux m'ont amenée à la proposition de reconsidérer nos représentations de la crise de la biodiversité. Le débat sur l'étendue et la nature de la crise m'a permis de mettre en lumière des freins dans notre compréhension des changements complexes. Au terme de ce travail, il m'apparaît une évidence : le diable se cache dans les détails. D'un point de vue épistémique, la compréhension de la crise de la biodiversité doit passer, selon moi, par un travail de clarification vis-à-vis des différentes composantes des dynamiques de la biodiversité, et doit reposer sur des études locales, permettant la prise en compte de paramètres précis sur le terrain, et aussi de facteurs sociaux et culturels. À mon sens, c'est uniquement en intégrant ces savoirs locaux au côté d'approches plus globales que nous parviendrons à mieux appréhender les changements de biodiversité à une échelle plus large.

Mais il m'apparaît une autre évidence : affiner sans relâche l'analyse de la complexité, de la non-linéarité et de la variabilité ne viendra jamais à bout d'un régime de domination et de destruction nourrit par l'exploitation du monde vivant et la domination de certains humains sur d'autres humains. Aussi, réciproquement, il me semble que nous ne parviendrons pas à enrayer la crise tant que nous n'aurons pas permis une mutation dans nos représentations à l'échelle du globe et que nous n'aurons pas déconstruit collectivement nos croyances. Étudier la crise de la biodiversité ne peut se faire sans la prise en compte du cadre dans lequel elle s'inscrit et donc sans la reconnaissance de l'ensemble des systèmes de domination. Enfin, vouloir contrer cette crise, c'est repenser notre rapport au monde, et cela passe, je pense, par repenser la place de la science dans la société. Je comprends les réticences vis-à-vis d'une recherche plus engagée, mais je crois qu'elle sera nécessaire.

7 Références

Beauté J (2020) De la critique des dualismes de Val Plumwood aux histoires subalternes enchevêtrées. Diacronie. Studi di Storia Contemporanea : «Can the Subaltern Speak» attraverso l'ambiente? **44**

Bertrand R (2022) Le Détail du monde: L'art perdu de la description de la nature. POINTS, Paris

Bowler DE, Heldbjerg H, Fox AD, O'Hara RB, Böhning-Gaese K (2018) Disentangling the effects of multiple environmental drivers on population changes within communities. Journal of Animal Ecology **87**: 1034–1045

Brooks TM, Mittermeier RA, da Fonseca GAB, Gerlach J, Hoffmann M, Lamoreux JF, Mittermeier CG, Pilgrim JD, Rodrigues ASL (2006) Global Biodiversity Conservation Priorities. Science **313**: 58–61

Buckland ST, Magurran AE, Green RE, Fewster RM (2005) Monitoring change in biodiversity through composite indices. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **360**: 243–254

Capdevila P, Noviello N, McRae L, Freeman R, Clements CF (2022) Global patterns of resilience decline in vertebrate populations. Ecology Letters **25**: 240–251

Chang C-W, Ushio M, Hsieh C (2017) Empirical dynamic modeling for beginners. Ecol Res **32**: 785–796

Clark AT, Ye H, Isbell F, Deyle ER, Cowles J, Tilman GD, Sugihara G (2015) Spatial convergent cross mapping to detect causal relationships from short time series. Ecology **96**: 1174–1181

Crain CM, Kroeker K, Halpern BS (2008) Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. Ecology Letters **11**: 1304–1315

Crutzen PJ (2002) Geology of mankind. Nature **415**: 23–23

Darling ES, McClanahan TR, Côté IM (2010) Combined effects of two stressors on Kenyan coral reefs are additive or antagonistic, not synergistic. Conservation Letters **3**: 122–130

Daskalova GN, Myers-Smith IH, Godlee JL (2020) Rare and common vertebrates span a wide spectrum of population trends. Nat Commun **11**: 4394

Daskalova GN, Phillimore AB, Myers-Smith IH (2021) Accounting for year effects and sampling error in temporal analyses of invertebrate population and biodiversity change: a comment on Seibold et al. 2019. Insect Conservation and Diversity **14**: 149–154

Descola P (2015) Par-delà nature et culture. FOLIO ESSAIS, Paris

Diamond J (1984) "Normal" Extinctions of Isolated Populations, in Nitecki, M. (éd.), Extinctions, Chicago, University of Chicago Press, 1–354.

Domínguez-García V, Dakos V, Kéfi S (2019) Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. Proceedings of the National Academy of Sciences **116**: 25714–25720

Dornelas M, Gotelli NJ, Shimadzu H, Moyes F, Magurran AE, McGill BJ (2019) A balance of winners and losers in the Anthropocene. Ecology Letters **22**: 847–854

Driscoll DA, Bland LM, Bryan BA, Newsome TM, Nicholson E, Ritchie EG, Doherty TS (2018) A biodiversity-crisis hierarchy to evaluate and refine conservation indicators. Nat Ecol Evol **2**: 775–781

Duchenne F, Porcher E, Mihoub J-B, Loïs G, Fontaine C (2022) Controversy over the decline of arthropods: a matter of temporal baseline? Peer Community Journal. doi: 10.24072/pcjournal.131

Evans MC, Davila F, Toomey A, Wyborn C (2017) Embrace complexity to improve conservation decision making. Nat Ecol Evol **1**: 1588–1588

Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens IA, Carnicer J, Martín-Vide J, Peñuelas J (2018) The consecutive disparity index, D: a measure of temporal variability in ecological studies. Ecosphere **9**: e02527

Fewster RM, Buckland ST, Siriwardena GM, Baillie SR, Wilson JD (2000) Analysis of Population Trends for Farmland Birds Using Generalized Additive Models. Ecology **81**: 1970–1984

Goutal JB (2020) Etre écoféministe: Théories et pratiques, 1er édition. L'Echappée, Paris

Habibullah MS, Din BH, Tan S-H, Zahid H (2022) Impact of climate change on biodiversity loss: global evidence. Environ Sci Pollut Res **29**: 1073–1086

Haddaway NR, Bethel A, Dicks LV, Koricheva J, Macura B, Petrokofsky G, Pullin AS, Savilaakso S, Stewart GB (2020) Eight problems with literature reviews and how to fix them. Nat Ecol Evol **4**: 1582–1589

Halpern BS, Regan HM, Possingham HP, McCarthy MA (2006) Accounting for uncertainty in marine reserve design. Ecology Letters **9**: 2–11

Hulme M (2010) Problems with making and governing global kinds of knowledge. Global Environmental Change **20**: 558–564

Humbert J-Y, Scott Mills L, Horne JS, Dennis B (2009) A better way to estimate population trends. Oikos **118**: 1940–1946

IPCC (2021) Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.)].

IUCN (2024) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1. https://www.iucnredlist.org.

Jetz W, McGeoch MA, Guralnick R, Ferrier S, Beck J, Costello MJ, Fernandez M, Geller GN, Keil P, Merow C, et al (2019) Essential biodiversity variables for mapping and monitoring species populations. Nat Ecol Evol **3**: 539–551

Johnson TF, Beckerman AP, Childs DZ, Webb TJ, Evans KL, Griffiths CA, Capdevila P, Clements CF, Besson M, Gregory RD, et al (2024) Revealing uncertainty in the status of biodiversity change. Nature **628**: 788–794

Kortz AR, Magurran AE (2019) Increases in local richness (α-diversity) following invasion are offset by biotic homogenization in a biodiversity hotspot. Biology Letters **15**: 20190133

Larrère C (2015) La nature a-t-elle un genre ? Variétés d'écoféminisme. Cahiers du Genre **59**: 103–125

Latour B (2017) Où atterrir ?: Comment s'orienter en politique. La Découverte, Paris

Leung B, Greenberg DA, Green DM (2017) Trends in mean growth and stability in temperate vertebrate populations. Diversity and Distributions **23**: 1372–1380

Liu H, Lei M, Zhang N, Du G (2019) The causal nexus between energy consumption, carbon emissions and economic growth: New evidence from China, India and G7 countries using convergent cross mapping. PLoS One **14**: e0217319

Maas B, Pakeman RJ, Godet L, Smith L, Devictor V, Primack R (2021) Women and Global South strikingly underrepresented among top-publishing ecologists. Conservation Letters **14**: e12797

Martin J-L, Maris V, Simberloff DS (2016) The need to respect nature and its limits challenges society and conservation science. Proceedings of the National Academy of Sciences **113**: 6105–6112

Mckinney M, Lockwood J (1999) Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the Next Mass Extinction. Trends in Ecology & Evolution **14**: 450–453

Mihoub J-B, Henle K, Titeux N, Brotons L, Brummitt NA, Schmeller DS (2017) Setting temporal baselines for biodiversity: the limits of available monitoring data for capturing the full impact of anthropogenic pressures. Sci Rep **7**: 41591

Moore JW (2016) Anthropocene or Capitalocene?: Nature, History, and the Crisis of Capitalism. PM Press, Oakland, CA

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature **403**: 853–858

Obermeister N (2019) Local knowledge, global ambitions: IPBES and the advent of multi-scale models and scenarios. Sustain Sci **14**: 843–856

Outhwaite CL, Gregory RD, Chandler RE, Collen B, Isaac NJB (2020) Complex long-term biodiversity change among invertebrates, bryophytes and lichens. Nat Ecol Evol **4**: 384–392

Pélissié M, Devictor V, Dakos V (2023) A systematic approach for detecting abrupt shifts in ecological timeseries. Biological Conservation

Penny A, Dornelas M, Magurran A (2023) Comparing temporal dynamics of compositional reorganization in long-term studies of birds and fish. Ecology Letters **26**: 1071–1083

Plumwood V (1993) Feminism and the Mastery of Nature. London, Routledge.

Rigal S, Dakos V, Alonso H, Auniņš A, Benkő Z, Brotons L, Chodkiewicz T, Chylarecki P, de Carli E, del Moral JC, et al (2023) Farmland practices are driving bird population decline across Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences **120**: e2216573120

Rigal S, Devictor V, Dakos V (2020) A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables. Ecological Indicators **112**: 106113

Scheidel A, Del Bene D, Liu J, Navas G, Mingorría S, Demaria F, Avila S, Roy B, Ertör I, Temper L, et al (2020) Environmental conflicts and defenders: A global overview. Glob Environ Change **63**: 102104

Schmidt-Traub G (2021) National climate and biodiversity strategies are hamstrung by a lack of maps. Nat Ecol Evol **5**: 1325–1327

Semal L, Szuba M (2010) Villes en transition : imaginer des relocalisations en urgence. Mouvements **63**: 130

Sinaï A (2023) Réhabiter le monde: Pour une politique des biorégions. SEUIL, Paris

Soto-Navarro CA, Harfoot M, Hill SLL, Campbell J, Mora F, Campos C, Pretorius C, Pascual U, Kapos V, Allison H, et al (2021) Towards a multidimensional biodiversity index for national application. Nat Sustain **4**: 933–942

Tsing AL, Deger J, Saxena AK, Zhou F (2024) Field Guide to the Patchy Anthropocene: The New Nature, 1st edition. Stanford University Press, Stanford, California

United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC) (2016) Gender and Climate change educational poster (https://unfccc.int/files/gender_and_climate_change/application/pdf/educposters_frelight.pdf)

Valiente-Banuet A, Aizen MA, Alcántara JM, Arroyo J, Cocucci A, Galetti M, García MB, García D, Gómez JM, Jordano P, et al (2015) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. Functional Ecology **29**: 299–307

Vinebrooke R, L. Cottingham K, Norberg J Marten Scheffer, I. Dodson S, C. Maberly S, Sommer U (2004) Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. Oikos **104**: 451–457

White ER (2019) Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. BioScience **69**: 40–46

Wyborn C, Evans MC (2021) Conservation needs to break free from global priority mapping. Nat Ecol Evol **5**: 1322–1324

***

Annexes

***

Sommaire

Annexe 1	Annexes du **Chapitre 1** Sources de confusion dans les tendances de biodiversité à l'échelle mondiale	**209**
Annexe 2	Annexes du **Chapitre 3** Non-linéarité et variabilité temporelle des dynamiques de populations de vertébrés à l'échelle mondiale	**213**
Annexe 3	Annexes du **Chapitre 4** Réponses des populations de vertébrés terrestres aux changements de température et d'utilisation des sols à l'échelle mondiale	**231**
Annexe 4	Piste d'exploration du suivi de la non-linéarité dans le temps	**243**
Annexe 5	Résumés vulgarisés	**251**
Références		**269**

Annexe 1

Annexes du Chapitre 1

Sources de confusion dans les tendances de biodiversité à l'échelle mondiale

SM1: Sensitivity of the number of matches depending on the request.

Searches	Resulting number of matches (in **2023**)
Final searched terms TI=((biodiversity OR population* OR communit* OR indicator* OR natur* OR richness OR species OR "biological diversity" OR abundance OR assemblage OR *flora OR *fauna) AND (trend* OR dynamic* OR "time series" OR declin* OR loss OR extinct* OR increas* OR gain OR coloni* OR change* OR fluctuat* OR trajector* OR tempo*)) AND AB=(("temporal" OR time) AND ("analys*" OR "model*" OR stud* OR quantifi*)) NOT TI=("human population" OR "urban population") AND (TI=(global OR worldwide) OR AB=(global OR worldwide)) NOT WC=("meteorology atmospheric sciences" OR "infectious disease" OR "biochemistry molecular biology" OR "paleontology" OR "microbiology")	**2,359** *(initial match in February 2022 : 2,008)*
Broad search on papers topics (not titles and abstacts) TS=((biodiversity OR population* OR communit* OR indicator* OR natur* OR richness OR species OR "biological diversity" OR abundance OR assemblage OR *flora OR *fauna) AND (trend* OR dynamic* OR "time series" OR declin* OR loss OR extinct* OR increas* OR gain OR coloni* OR change* OR fluctuat* OR trajector* OR tempo*) AND ("temporal" OR time) AND ("analys*" OR "model*" OR stud* OR quantifi*) AND (global OR worldwide))	**84,435**
Search without the exclusion terms TI=((biodiversity OR population* OR communit* OR indicator* OR natur* OR richness OR species OR "biological diversity" OR abundance OR assemblage OR *flora OR *fauna) AND (trend* OR dynamic* OR "time series" OR declin* OR loss OR extinct* OR increas* OR gain OR coloni* OR change* OR fluctuat* OR trajector* OR tempo*)) AND AB=(("temporal" OR time) AND ("analys*" OR "model*" OR stud* OR quantifi*))	**29,847**
Search without the global constraints TI=((biodiversity OR population* OR communit* OR indicator* OR natur* OR richness OR species OR "biological diversity" OR abundance OR assemblage OR *flora OR *fauna) AND (trend* OR dynamic* OR "time series" OR declin* OR loss OR extinct* OR increas* OR gain OR coloni* OR change* OR fluctuat* OR trajector* OR tempo*)) AND AB=(("temporal" OR time) AND ("analys*" OR "model*" OR stud* OR quantifi*)) NOT TI=("human population" OR "urban population") NOT WC=("meteorology atmospheric sciences" OR "infectious disease" OR "biochemistry molecular biology" OR "paleontology" OR "microbiology")	**27,363**
Search without the quantification terms on the abstracts TI=((biodiversity OR population* OR communit* OR indicator* OR natur* OR richness OR species OR "biological diversity" OR abundance OR assemblage OR *flora OR *fauna) AND (trend* OR dynamic* OR "time series" OR declin* OR loss OR extinct* OR increas* OR gain OR coloni* OR change* OR fluctuat* OR trajector* OR tempo*)) AND AB=(("temporal" OR time)) NOT TI=("human population" OR "urban population") AND (TI=(global OR worldwide) OR AB=(global OR worldwide)) NOT WC=("meteorology atmospheric sciences" OR "infectious disease" OR "biochemistry molecular biology" OR "paleontology" OR "microbiology")	**2,875**

SM2: Number of papers published each year.

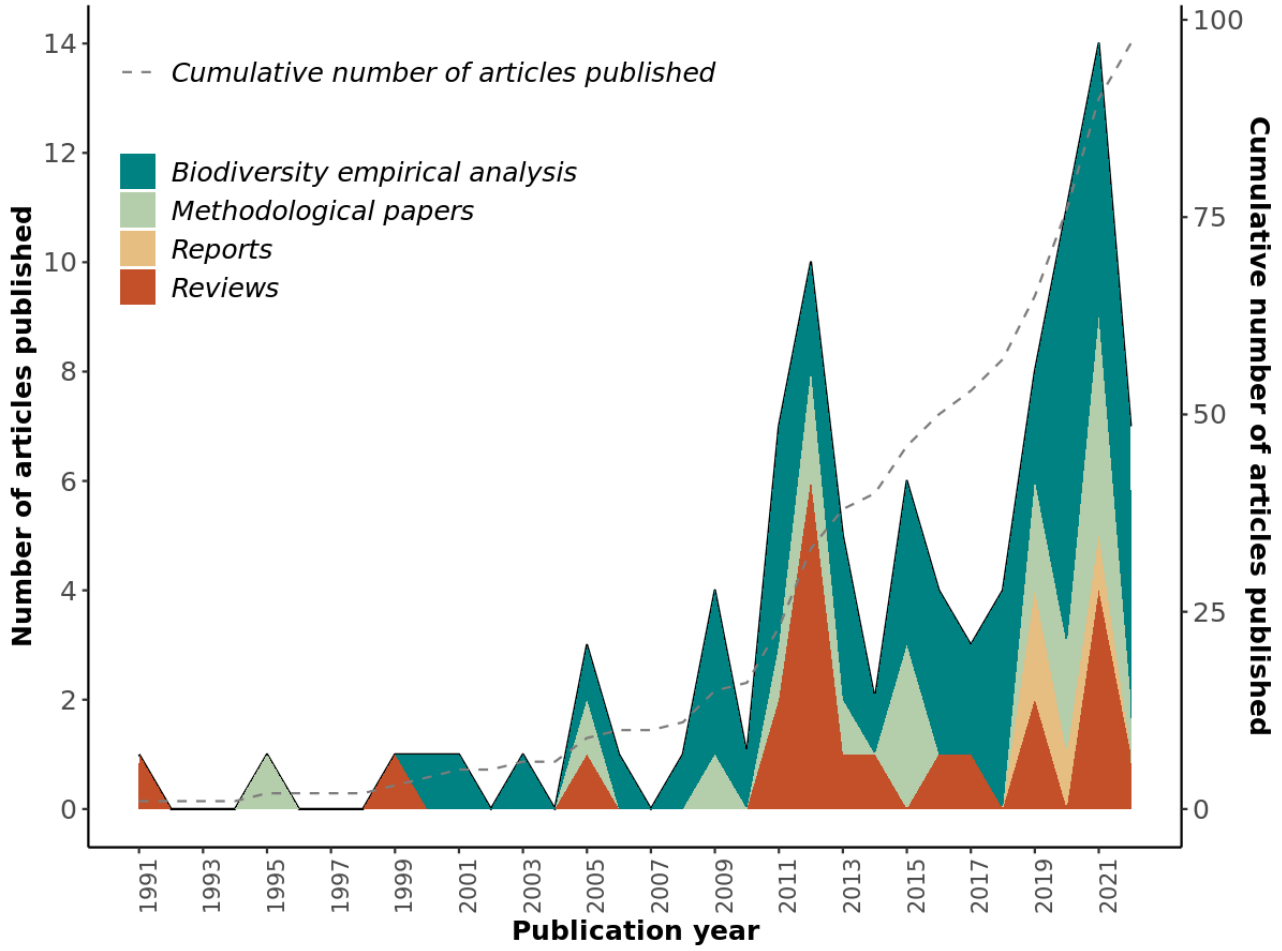


Figure S2.1. Number of articles published each year in the reviewed corpus. Colored areas are proportional to the number of papers published each year within each defined type of papers.

SM3: Description of the exclusion criteria used to go through the screening process.

Criteria	Explanation
Not global	Only one continent, national, regional or local scale; or number of species too low
Not actual	Not during the Anthropocene
Not on biodiversity	*e.g.* on human populations, CO2 levels
Wrong type of data	*e.g.* spatial and not temporal data, microcosm experiments
No empirical data	Only simulations or projections

SM4: Model outputs from the chi-square tests.

Response variable	Tested variable	chi2	df	p-value
Trends Conclusions	**Data source**	8.11	12	0.78
	Number of taxonomic groups	5.27	6	0.51
	Temporal extent (categories)	5.99	6	0.42
	Methods	10.89	6	0.09
	Ecological level	10.39	6	0.11
	Approach	3.67	3	0.80
Drivers Conclusions	**Data source**	4.57	8	0.80
	Number of taxonomic groups	8.39	6	0.21
	Temporal extent (categories)	5.43	6	0.49
	Methods	13.14	4	0.01
	Ecological level	2	4	0.73
	Approach	6.11	2	0.04

Annexe 2

Annexes du Chapitre 3

Non-linéarité et variabilité temporelle des dynamiques de populations de vertébrés à l'échelle mondiale

SM1: Temporal, geographical, and taxonomic extent of the analyzed database

In the main text, we analyzed a subset of the Living Planet Database. We omitted populations which had less than twenty time points of monitoring data. This resulted in a final database constituted of 6,437 population time series. However, among these, only 6 were invertebrates population time series, relative to only one species in the same geographical region. Thus, for all analyses relative to taxonomic patterns, we omitted these populations.

In this appendice, we present the temporal (Fig. S1.1), biogeographical and taxonomic extent (Fig. S1.2, S1.3) of the analyzed database. First, this reveals that very few population time series were monitored more than 45 years (Fig. S1.1). Second, this highlights the fact that the database is highly biased geographically (73.2% of the population time series are monitored in North America and Europe, Fig. S1.2C, S1.3). Similarly, the taxonomic coverage is not satisfactory (Birds represent 67.3% of the analyzed time series, Fig. S1.2B).

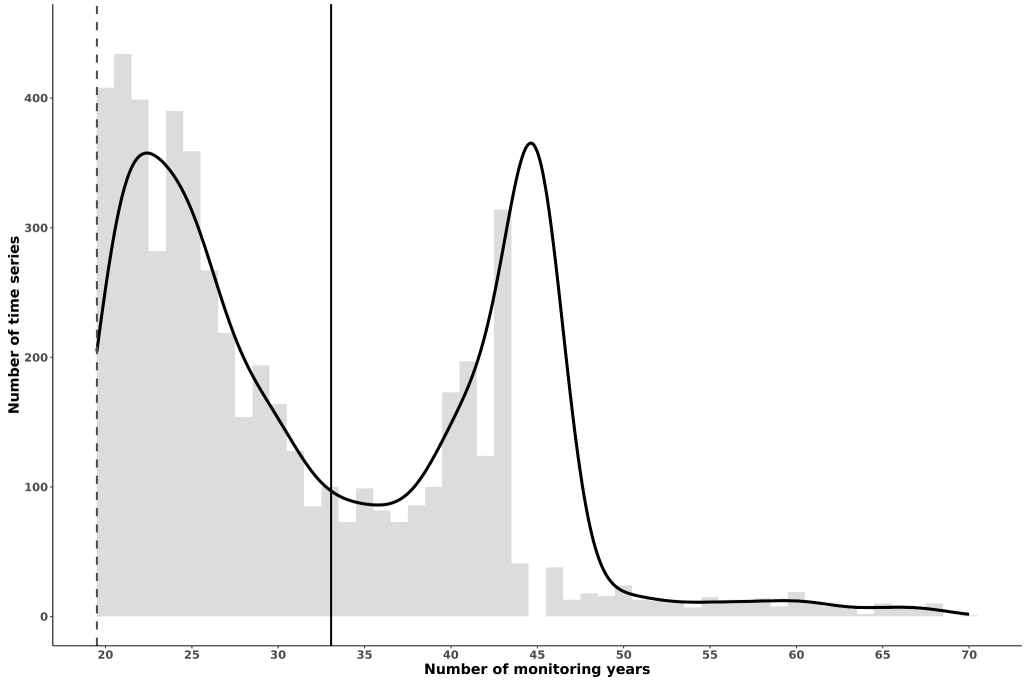


Figure S1.1. Distribution of the number of monitoring years among the population time series. The dashed line represents the minimum number of years we selected (20 years) and the straight line represents the average number of monitoring years among the 6,437 population time series.

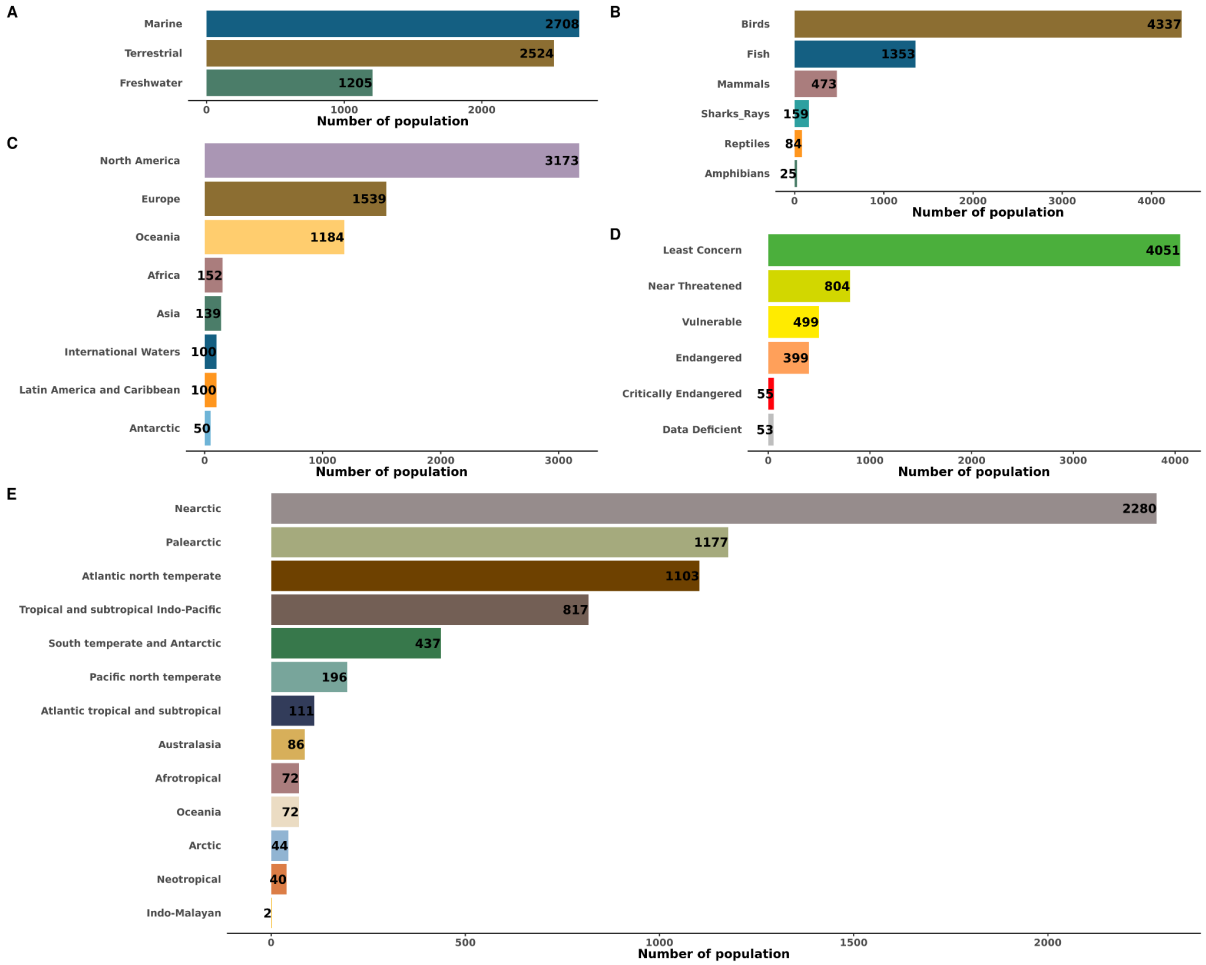


Figure S1.2. Distribution of time series across biogeographic and taxonomic groups. (A) Habitat types, (B) Taxonomic groups, (C) Regions, (D) IUCN Red List Categories and (E) Realms. The exact number of populations within each category are written in black.

Table S1.1: Cross-distribution of population time series across habitat types and regions in the analyzed dataset.

	Freshwater	Marine	Terrestrial
Africa	17	77	58
Antarctic	0	50	0
Asia	26	62	51
Europe	391	428	720
International Waters	0	100	0
Latin America and Caribbean	25	59	16
North America	698	894	1581
Oceania	48	1038	98

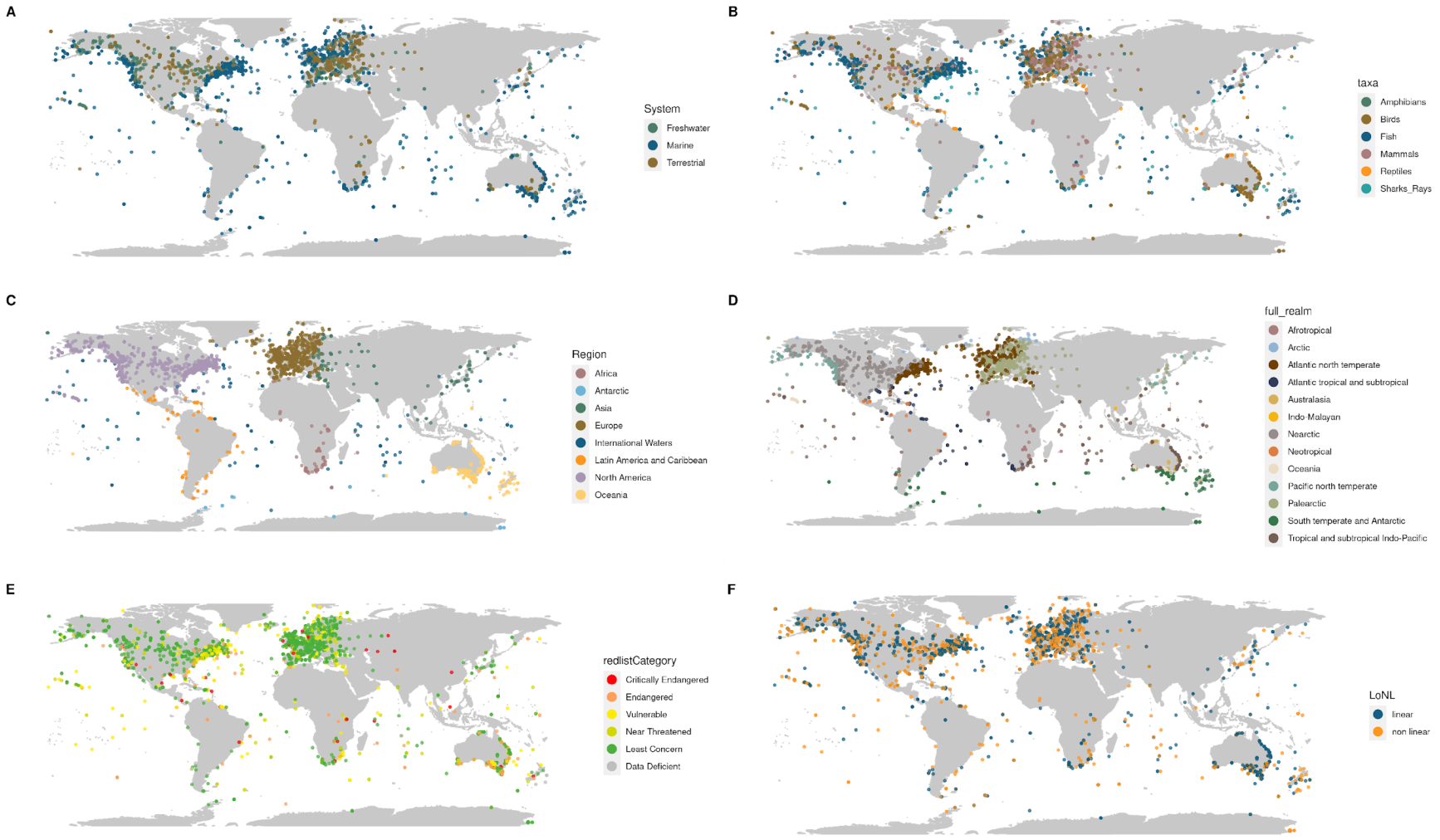


Figure S1.3. Geographical distribution of population time series, colored according to different biogeographic and taxonomic patterns. (A) Habitat types, (B) Taxonomic groups, (C) Regions, (D) Realms, (E) IUCN Red List Categories and (F) Linear or Non-linear trajectory.

SM2: Analysis of the populations trajectories classification sensitivity to the log-transformation

In this supplementary analysis, we compared the classification of the population trajectories when using the non-linear classification framework with GLM on the raw abundances (using a quasi poisson distribution error) *versus* when using LM on the log transformed abundances (as it is done in the main text). We used a confusion matrix to explore the similarity between the two classifications obtained with those two different approaches.

First, the overall percentage of non-linearity when using GLM on raw abundances in the models was of 40.8 % (2,630 population trajectories among the 6,437 in total), compared to 44.8 % when using LM on log transformed abundances (2,887 among the 6,437).

We obtained the exact same classification for 4,735 populations over the 6,437, representing 73.6 % of identity between the two statistical frameworks (Fig. S2.1).

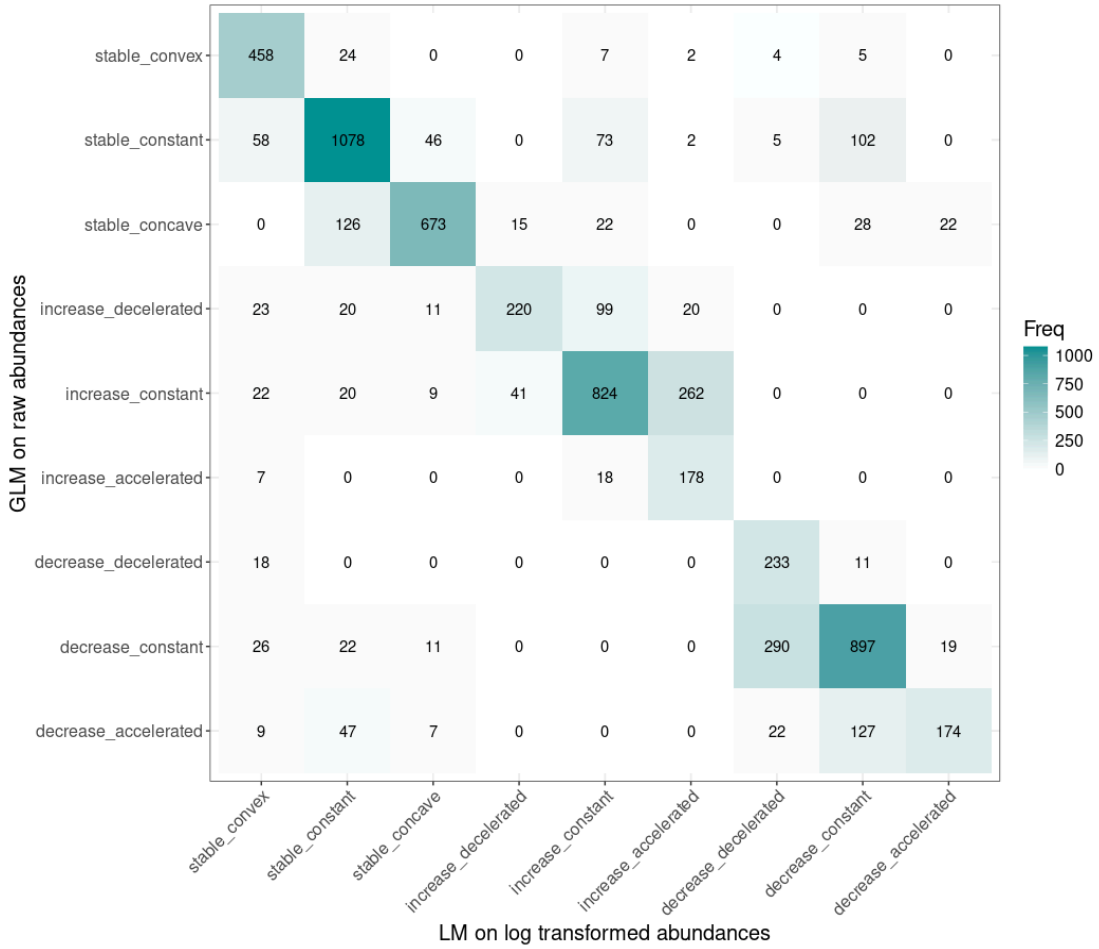


Figure S2.1. Confusion matrix comparing the classification of population time series when fitting the second order polynomials *via* GLM on the raw data (in rows) *versus* when fitting the second order polynomials *via* LM on the log transformed data (in columns) (N=6,437).

Then, we considered separately the populations that could be considered as rare, i.e. we retrieved those that had at least one null abundance records in their time series. Note that among the 6,437 populations we studied, the average number of points was 33 and the average number of null abundance record per time series was 2.3. 1,250 populations were considered as « rare », *i.e.* they had at least one record of null abundance. Among these, the average number of points was 26 and the average number of null abundance was 12. When comparing the classification of the population trajectories, we obtained the exact same classification for 696 populations over the 1,250, representing 55.7 % of identity between raw and log transformed abundances (see Fig. S2.2).

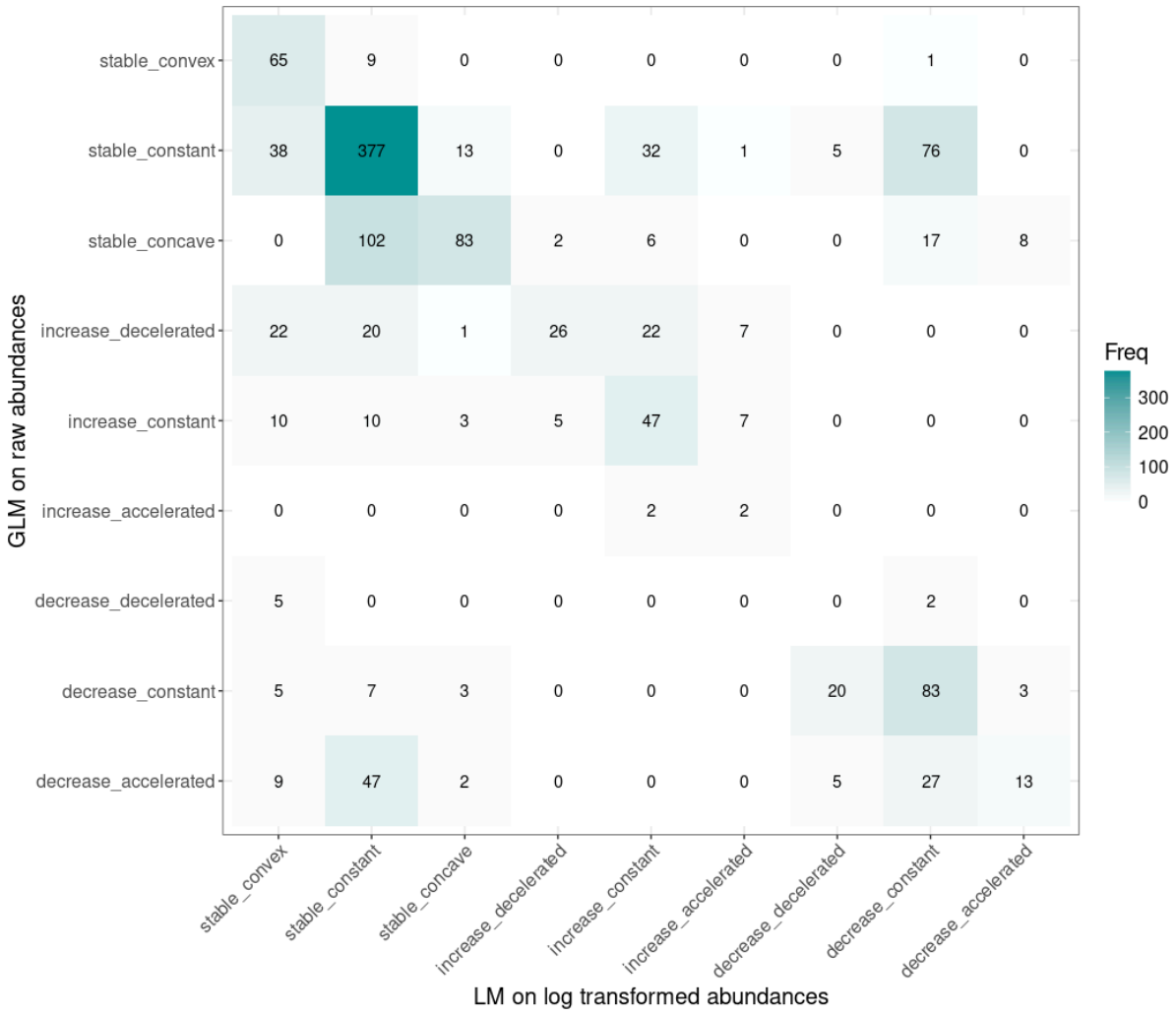


Figure S2.2. Confusion matrix comparing the classification of population time series when fitting the second order polynomials to the raw data (in rows) versus when fitting the second order polynomials to the log transformed data (in columns) using only the rare populations (i.e. the ones having at least one null abundance record) (N=1,250).

Even though using a statistical model using GLM (with quasi-poisson and raw abundances) or LM (on log-transformed abundances) are nor generating the exact same classification, our general conclusions regarding the importance of non-linearity and the diversity in trajectories remain valid.

SM3: Impact of the number of years sampled and starting year of the time series on the detection of non-linearity

The population time series we studied range from 1950 to 2020, with both duration of monitoring and the frequency of surveys varying across time series (Fig. S3.1).

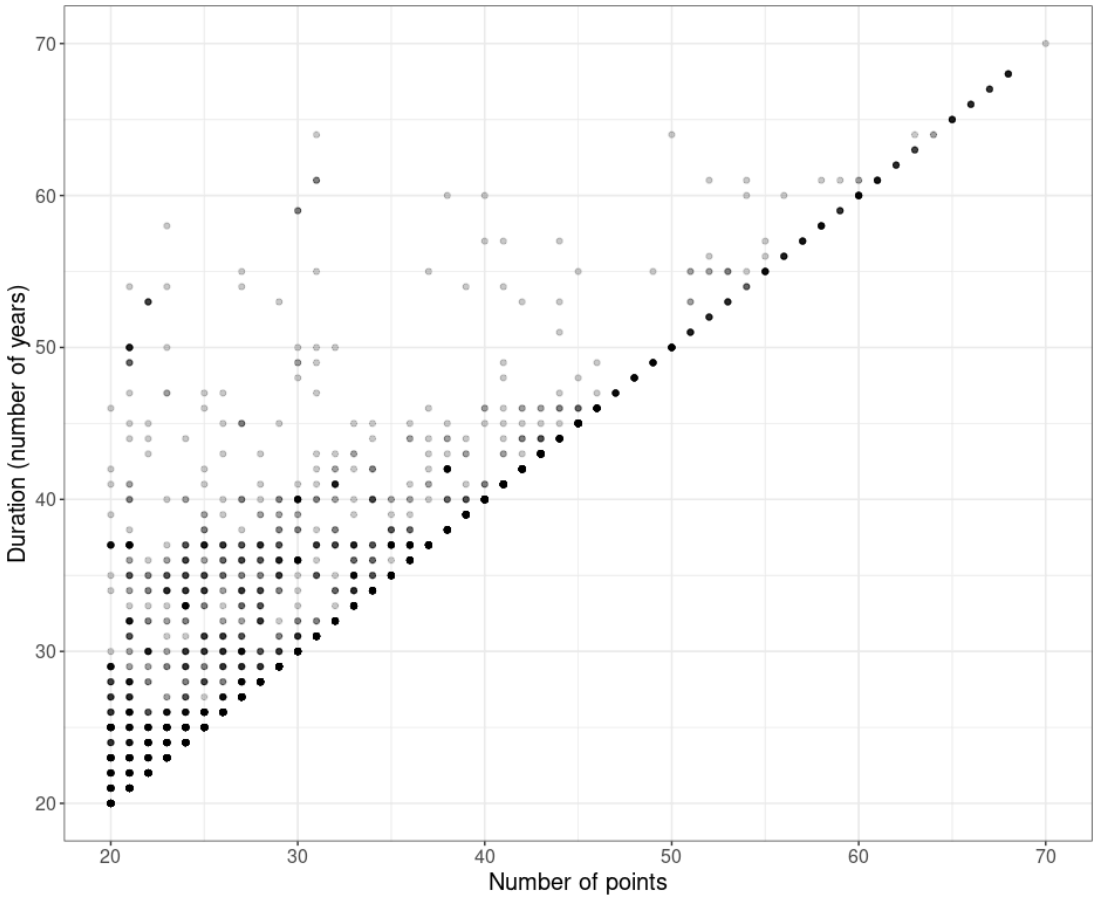


Figure S3.1. Correspondence between the number of points within the analyzed time series and the duration of the time series (i.e. number of years covered, maximum minus minimum). We included time-series with more than twenty survey points in time in our analyses, but populations were not always monitored in each intervening year. See Figure S1.1 for the density distribution of monitoring duration for the studies we included in our analyses.

Even though we selected time series with twenty time points of monitoring data, previous studies demonstrated that capturing directional trends in population abundance depends on the length of the

time series (Wauchope et al., 2019). Additionally, recent studies highlighted the fact that trends should be interpreted in the light of the temporal window covered by the analyzed time series (Daskalova et al., 2020; Duchenne et al., 2022). We thus examined how the temporal baseline and the duration of the time series we analyzed influenced the proportion of non-linearity.

The linear *versus* non-linear character of each population trajectory was encoded through a binary variable (L). We then performed a GLM with a binomial error structure and logit link function that modelled the probability for each time series to not being linear. The model is structured as follows:

$$L_i \sim Bernoulli(p_i);$$

$$log\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) = \beta_0 + \beta_1 * points_i + \beta_2 * startyear_i$$

Where is the global intercept, the effect of the number of points of the time series on the probability of not being linear, and the effect of the starting year of the time series on the probability of not being linear.

This model shows that the proportion of non-linearity varied according to the starting year (= 24.45, p-value < 0.001) (Fig. S3.2A) and the number of points (= 114.42, p-value < 0.001) (Fig. S3.2B) of the time series we analyzed. This revealed that longer time-series capture more non-linearity than shorter time series (Fig. S3.2B), and that the proportion of non-linearity decreases when the starting year increases (Fig. S3.2A).

Figure S3.2C presents how time series length are distributed depending on the starting years. This highlights the fact that longer time series necessarily start sooner, but the more the number of points decreases, the more the starting years may vary. Our test emphasizes the effect of the time series length no matter the starting year: the proportion of non-linearity always increases with the time series length. As global biodiversity data are accumulating and we are hoping of increasing monitoring effort in the long-term, this finding reinforces the importance of using non-linear modeling for global biodiversity changes assessments.

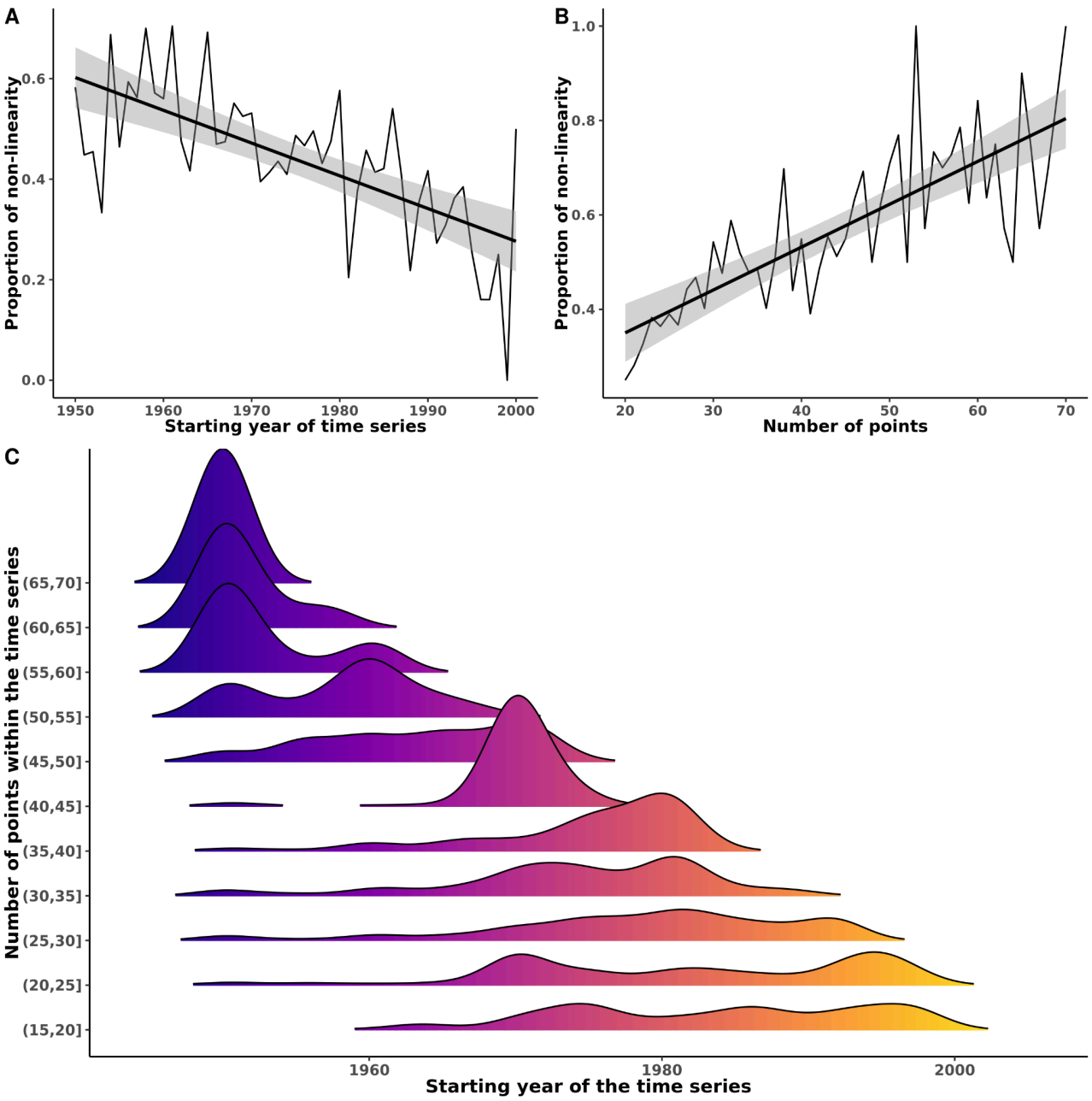


Figure S3.2. Impact of the starting year and number of years sampled on the proportion of non-linearity. Proportion of non-linearity depending on (A) the starting year of the time series and (B) the number of points within the time series. Figure (C) shows the distribution of the starting years among time series for several groups of duration.

SM4: Investigating the sensitivity of the results using different proxy of temporal variability

4.1 Temporal variability metrics

In the main text, we used the mean squared error (MSE) as proxy of temporal variability. In order to make sure the choice of this metric hasn't biased our results, we additionnally performed the same analyses using two other temporal variability metrics:

a. The coefficient of variation ($CV = standarddeviation * mean^{-1}$), distributed on [0,+∞], which is one of the most common metric used to assess temporal variability (e.g. Marsh, 2001), despite being known to present several drawbacks (e.g. mean dependance, insensitivity to the chronological order of time series) (Fernández-Martínez et al., 2018).

b. The consecutive disparity index (D), introduced by Fernández-Martínez et al. (2018), and previously used to estimate interannual climatic variability (Meseguer-Ruiz et al., 2017) and population and community temporal variability (Dallas and Kramer, 2022). It is measured as:

$$D = \frac{1}{n-1} \sum_{t=1}^{n-1} \left| ln\left(\frac{Y_{t+1}+k}{Y_t+k} \right) \right|$$

where Y_t corresponds to the abundance at time t, n is the length of the time series, and k is a constant used to reduce the influence of zeroes on the calculation of D. As suggested in Fernández-Martínez et al. (2018) and done in Dallas and Kramer (2022), we considered k to be 1% of the time-series mean abundance, to make estimates of D comparable across different time series. The D metric, distributed on [0,+∞], calculates temporal variability for each time step and is thus sensitive to the chronological order of the time series. Similarly to the MSE, it presents a reduced dependance to the mean compared to the CV (Fernández-Martínez et al., 2018).

4.2 Methods

We used the same framework that we use in the main text to investigate how temporal variability was distributed among habitat types, regions, taxonomic groups and IUCN Red List categories. That is, for each metric, we used a GLMM with a gamma error structure and a log-link function that

Table S4.1. Anova Tables testing for the GLMM outputs investigating the determining factors of temporal variability metrics. Significant results are highlighted in bold and with asterix.

A. D index

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Number of points	**527.654554**	**1**	**9.145666e-117 *****
Region	**144.279198**	**7**	**6.443597e-28 *****
Habitat type	**43.775225**	**2**	**3.121265e-10 *****
Taxonomic group	**70.549672**	**5**	**7.874590e-14 *****
IUCN RLC	4.270984	5	5.110964e-01
Trajectory type	**573.265684**	**8**	**1.304122e-118 *****

B. CV

	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Number of points	**29.25868**	**1**	**6.333193e-08 *****
Region	**180.73314**	**7**	**1.363913e-35 *****
Habitat type	**23.45776**	**2**	**8.057711e-06 *****
Taxonomic group	**36.89110**	**5**	**6.298217e-07 *****
IUCN RLC	5.43718	5	3.648835e-01
Trajectory type	**467.03835**	**8**	**8.247445e-96 *****

modelled the value of the temporal variability metric (M) for each time series i from region reg, habitat hab, taxonomic group tax and species s, with a trajectory type $traj$ as follows:

$$M_{irhts} \sim Gamma\left(\mu_{irhts}, \phi\right);$$
$$log\left(M_{irhts}\right) = \beta_0 + \beta_1 * points_i + \beta_{2_{reg}} + \beta_{3_{hab}} + \beta_{4_{tax}} + \beta_{5_{IUCNs}} + \beta_{6_{traj}} + \theta_s$$

Where μ_{irhts} in equation is the mean of the gamma distribution and ϕ the dispersion parameter. β_0 is the global intercept, β_1 the effect of the number of points of the ith time series. $\beta_{2_{reg}}$, $\beta_{3_{hab}}$ and $\beta_{4_{tax}}$ are the effects of the regions, habitats and taxonomic groups, respectively, of the time series i. $\beta_{5_{IUCNs}}$ is the effect of the IUCN classification of species s. θ_s is the species random effect, accounting for the possible correlation between populations from the same species. $\beta_{6_{traj}}$ accounts for the effect of the time series type of trajectory (categorical variable with nine factors corresponding to the nine types of trajectories).

The same R functions than those described in the main text were used and the R script is available on the online respository.

4.3 Results

Determining factors

Similarly than for the MSE, we found that there were significant differences in temporal variability between habitat types, regions, taxonomic groups and trajectory types for both CV and D (Table S2.1). No differences were recorded between IUCN Red List categories for none of the metrics.

Differences among factors

There were slight changes with what was observed with the MSE but nothing that changes substantially the main points raised in the main text.

For both D and CV, freshwater populations were significantly more variable than terrestrial and marine populations (Fig. S4.1.A, B) (with the MSE, marine populations and freshwater populations were more variable than terrestrial ones).

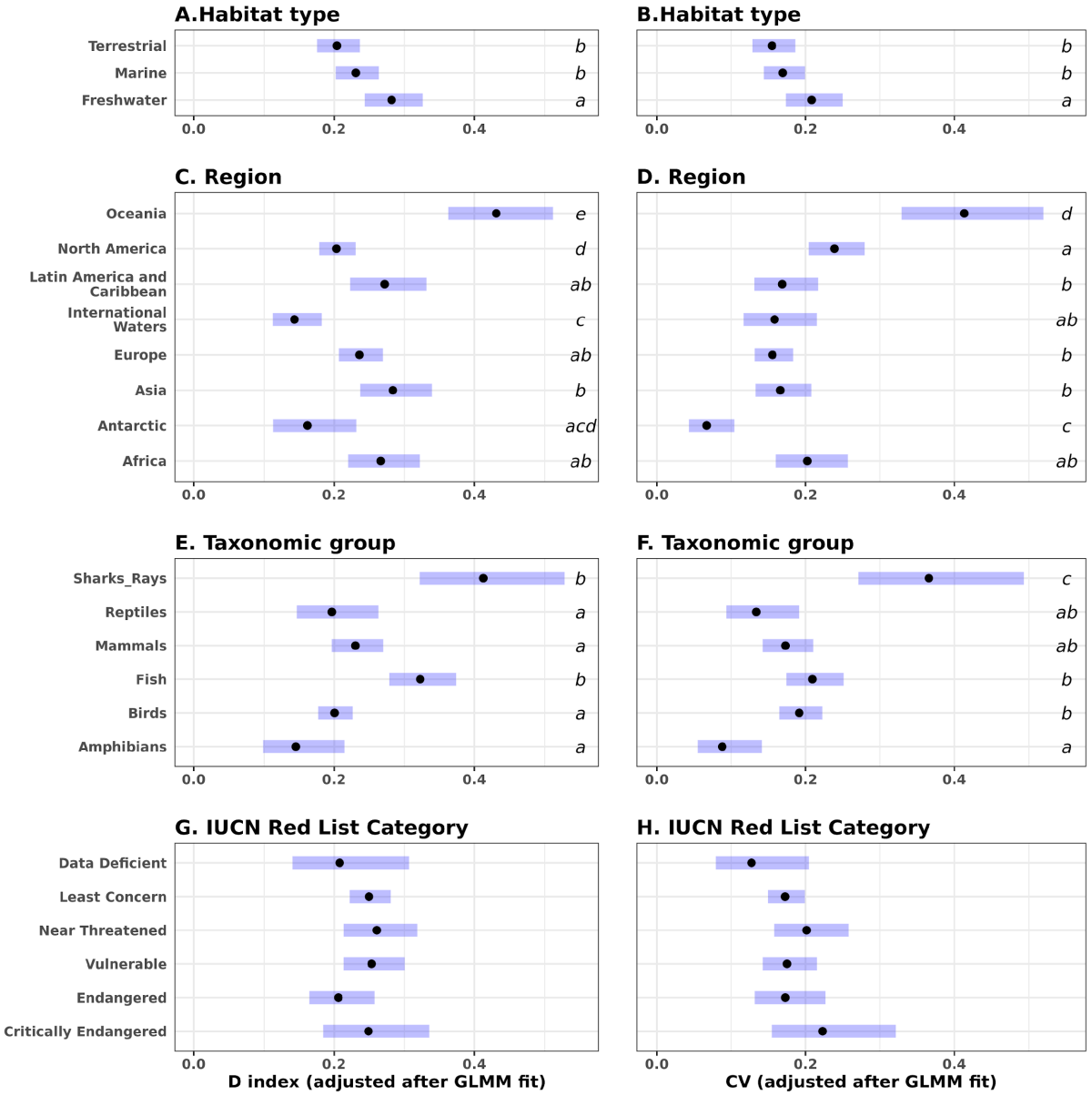


Figure S4.1. Temporal variability in population dynamics among habitat types, geographical regions, taxonomic groups and IUCN Red List categories. Each plot represents the estimated marginal mean D (A, C, E, G) or CV (B, D, F, H) within each individual factor. The black dots are the EMMs of each factor and the blue bars are confidence intervals for the EMMs calculated from the GLMM. Letters indicate the significance of pairwise comparisons, calculated with post-hoc tests after running the GLMM. The letters are not shown for the IUCN Red List Categories as there was no effect, thus none of the differences is significant. *(EMMs Estimated Marginal Means, GLMM Generalized Linear Model).*

Among regions, while no specific region showed significantly higher or lower temporal variability than the others when using the MSE, Oceania was expressing significantly more variability when using the D or the CV metric (Fig. S4.1.C, D).
Among taxonomic groups, sharks, rays and fishes were signifiantly more variable when using the D index, and only sharks and rays when using the CV (Fig. S4.1.E, F). With the MSE, fishes were significantly more variable than all other groups except amphibians.

Overall, we found similar results no matter the metric considered. Temporal variability is heterogeneously distributed among habitat types, geographic regions and taxonomic groups, but not among IUCN Red List categories. If we observe slight differences, it still seems that terrestrial populations are less variable than freshwater populations, and that marine vertebrates (either fishes or sharks and rays) also present higher temporal variability than the other groups.

Note that some of the specific results on each metric and their redundancy may vary depending on the statistical model used to estimate variability. In particular MSE being derived from the fitted model, its values will depend on the residuals of the model. This dependency call for using different metrics to capture variability properly.

SM5: Detailed repartition of non-linear trajectories among biogeographic and taxonomic patterns

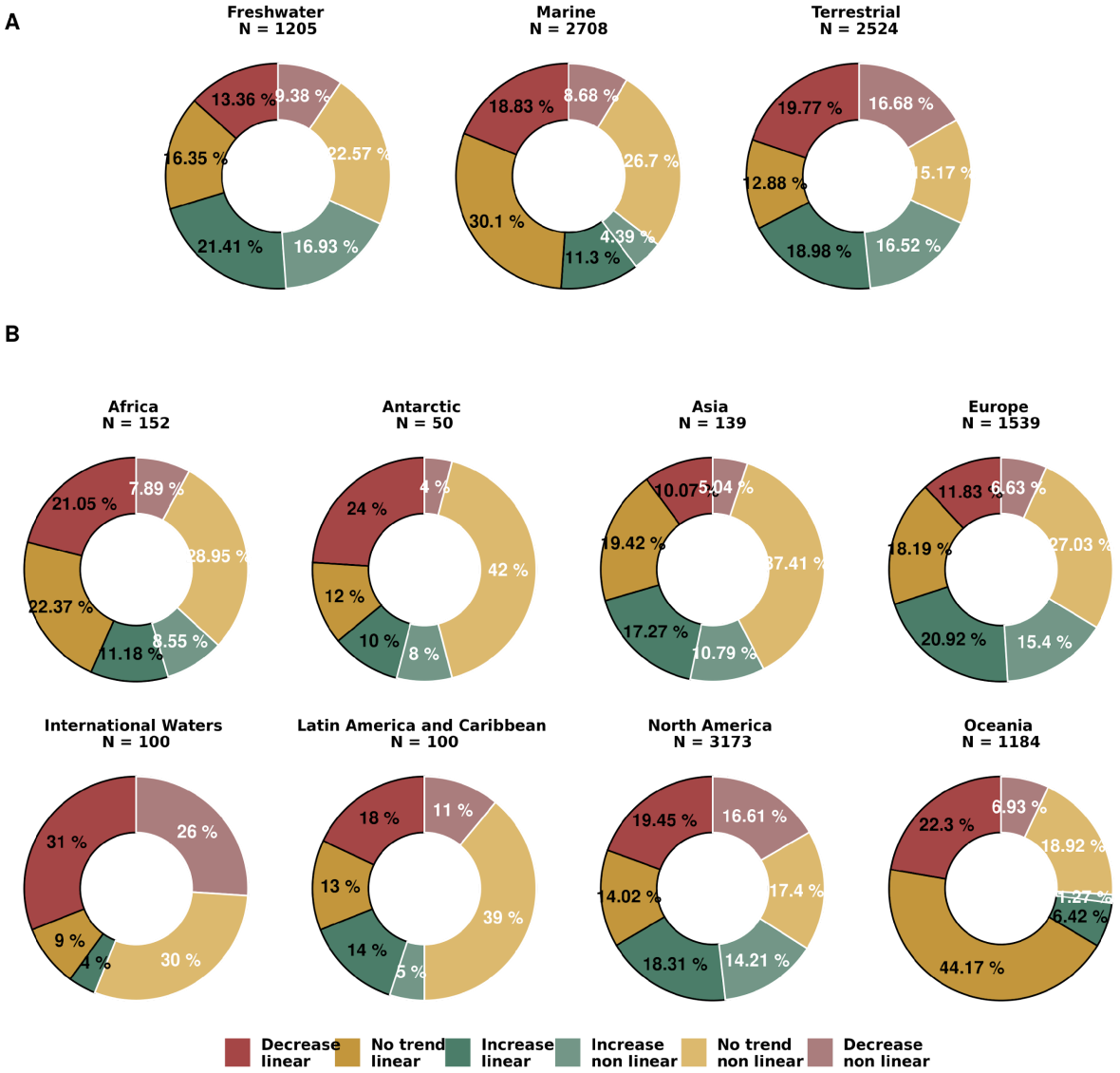


Figure S5.1. Representation of the proportion of linear or non-linear increases, decreases or no trends among (A) habitat types, (B) Regions. "N" represents the number of populations within each category. Information relative to the linear trajectories are written in black whereas information relative to the non linear trajectories are written in white.

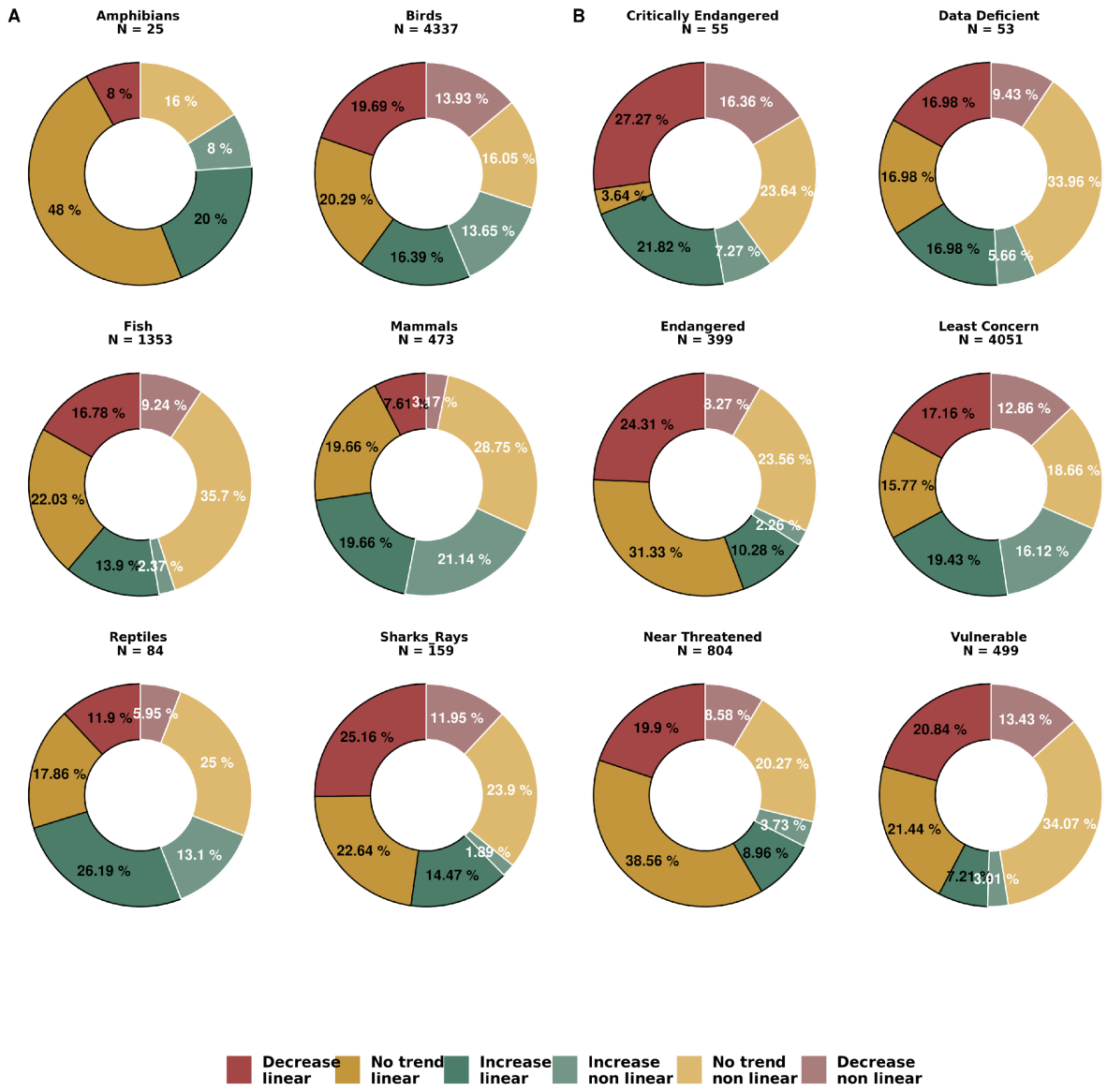


Figure S5.2. Representation of the proportion of linear or non-linear increases, decreases or no trends among (A) taxonomic groups, (B) IUCN Red List Categories. "N" represents the number of populations within each category. Information relative to the linear trajectories are written in black whereas information relative to the non linear trajectories are written in white.

Annexe 3

Annexes du Chapitre 4

Réponses des populations de vertébrés terrestres aux changements de température et d'utilisation des sols à l'échelle mondiale

SM1: Temporal, geographical, and taxonomic extent of the analyzed database

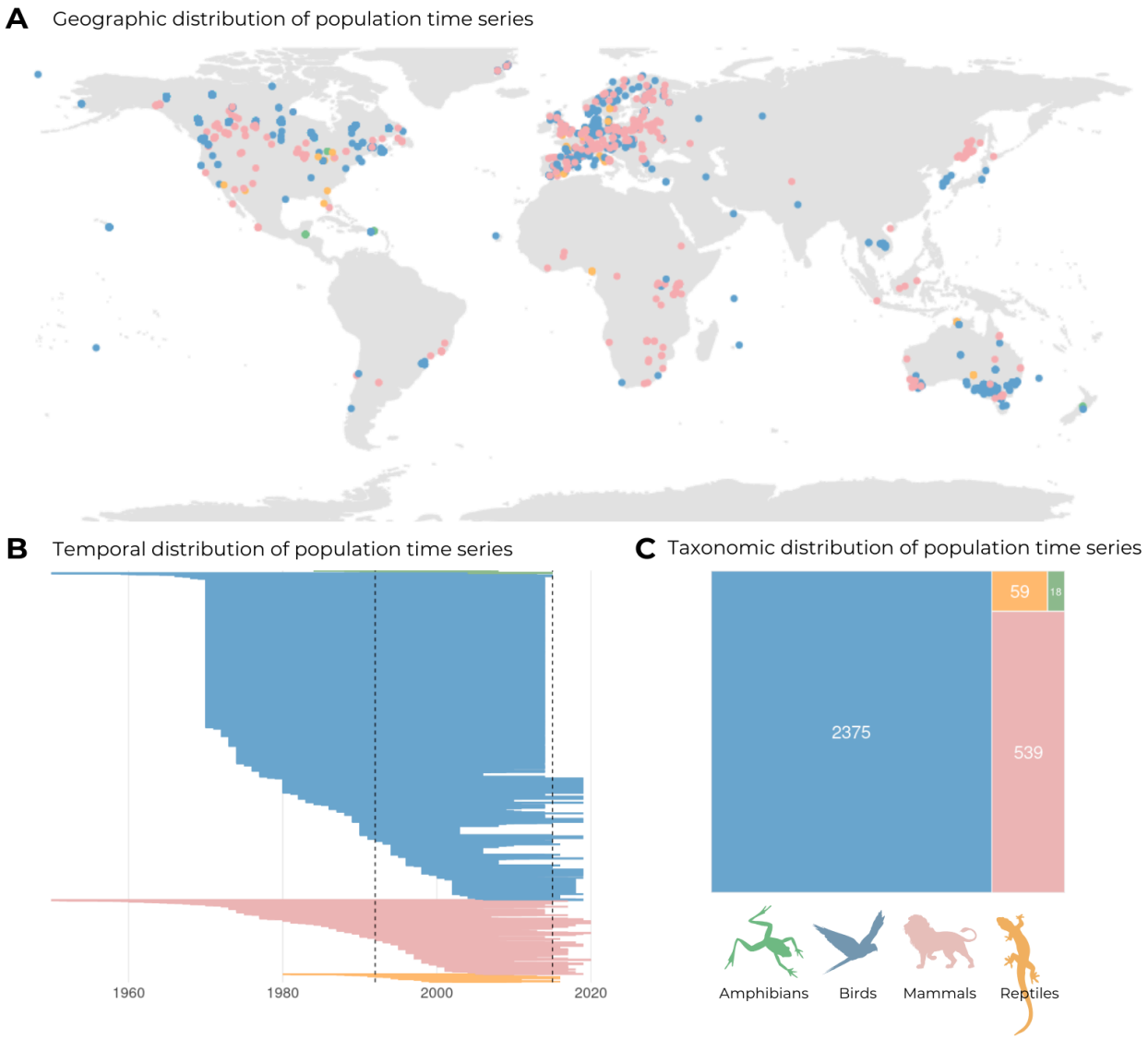


Figure S1. Geographic (A), temporal (B) and taxonomic (C) distribution of the 2,991 studied population time series. Colors refer to taxonomic groups. The temporal distribution (B) shows the whole temporal extent of the population time series, but we only considered the period delimitated by the dashed lines in our analyses.

SM2: Quantifying population changes

2.1 Linear and non-linear models

(1) We fitted each population time series usual linear regressions and extracted the linear trends:

$$Y(t) = \alpha_0 + \alpha_1 t + \varepsilon(t) \quad (1)$$

Where Y is the log transformed abundance estimate (we added 1 to every population count, to account for estimates of zero abundance in a given year), t the time in years, and the process error is represented by $\varepsilon \sim N\left(0, \sigma^2\right)$. α_1 was then used as response variable in the following stage of the analyses.

(2) We used second order polynomials to assess the non-linear character of the trajectories through:

$$Y(t) = \alpha_0 + \alpha_1 t + \alpha_2 t^2 + \varepsilon(t) \quad (2)$$

We used orthogonal polynomials so that the correlation between the first and second order variables is removed (Rigal et al., 2020). The significance of each coefficient (α_1 for first order and α_2 for second order) was used to test whether the second order significantly improves the regression compared to the first order. We encoded the linear character of the trajectories through a binary variable, considering the trajectories as being non-linear when α_2 was significant, and as linear when α_2 was not significant.

2.2 Variability metrics

Temporal variability was assessed through the use of three different metrics. We mainly used the mean squared error (MSE), modelled as :

$$MSE = \frac{1}{n}\sum_{t=1}^{n}\left(Y_t - Y_t\hat{}\right)^2 \quad (3)$$

where Y_t corresponds to the log transformed abundance value at time t and $Y\hat{}_t$ to the corresponding estimated value from the second order polynomial fit (either the non-linear fit when the second order term is significant or the linear one if it is not significant). The MSE is calculated

from the residuals of the fitted model, it therefore allows to account for variability around the main trajectory.

We additionally calculated the coefficient of variation ($CV = standarddeviation * mean^{-1}$) and the consecutive disparity index (D), introduced by Fernandez-Martinez et al. (2018):

$$D = \frac{1}{n-1} \sum_{t=1}^{n-1} \left| ln\left(\frac{Y_{t+1}+k}{Y_t+k} \right) \right| \quad (4)$$

where Y_t corresponds to the abundance at time t, n is the length of the time series, and k is a constant used to reduce the influence of zeroes on the calculation of D. As suggested in Fernández-Martínez et al. (2018) and done in Dallas and Kramer (2022), we considered k to be 1% of the time-series mean abundance, to make estimates of D comparable across different time series.

SM3: Land-cover data

We downloaded the land-cover data aggregated at half degree resolution from Li et al. (2017) respository (https://zenodo.org/records/1048163). These data emerge from a two steps tranformation of the ESA-LC data. In a first step, the data have been agregated at half degree resolution. To do so, in each half-degree cell, the number of each original LC classes (Table S3 « ESA CCI description ») is counted and then divided by the total number of pixel in the half degree cell to get the fraction. In a second step, the fractions are multiplied by the cross-walking table (Table S3) and divided by 100 to get the plant functional types (PFTs) fraction at half degree resolution. We then further grouped the PFTs into six final land-cover types as highlighted in Table S3. We did not considered the « Water » and « Snow/Ice » fractions as we were looking at terrestrial vertebrates populations. See Li et al., 2017 for more details.

Table S3. Cross walking table for the transformation of ESA CCI land cover classes to 14 plant functional types (PFTs) (adapted from Li et al. 2017). Unified land covers are: TBe, tree broadleaf evergreen; TBd, tree broadleaf deciduous; TNe, tree needleleaf evergreen; TNd, tree needleleaf deciduous; SBe, shrub broadleaf evergreen; SBd, shrub broadleaf deciduous; SNe, shrub needleleaf evergreen; SNd, shrub needleleaf deciduous; NB, natural grass; Cr, crop; Bs, bare-soil; Wr, water; S/I, snow/ice; Ur, urban; and Nt, no data.

		Unified land-cover (14 classes proposed by Li et al., 2017)														
	Final six considered land-cover types	Tree				Shrub				Natural Grass	Crop	Bare-soil			Urban	
ID	ESA CCI description	TBe	TBd	TNe	TNd	SBe	SBd	SNe	SNe	NG	Cr	Bs	Wr	S/I	Ur	Nt
0	No data															100
10	Cropland, rainfed									10	90					
11	Herbaceous cover									10	90					
12	Tree or shrub cover						70				30					
20	Cropland, irrigated or post-flooding										100					
30	Mosaic cropland (>50%) / natural vegetation (tree, shrub, herbaceous cover)(<50%)	5	5			5	5	5		15	60					
40	Mosaic natural vegetation (tree, shrub, herbaceous cover (>50%)/ cropland (<50%)	7.5	7.5			10	15	10		30	20					
50	Tree cover, broadleaved, evergreen, close to open (>15%)	90				5	5									
60	Tree cover, broadleaved, deciduous, closed to open (>15%)		50				20			30						
61	Tree cover, broadleaved, deciduous, croloasdeldea (f> 40%)		70				15			15						
62	Tree cover, broadleaved, deciduous, open (15-40%)		30				25			45						
70	Tree cover, needleleaved, evergreen, closed to open (>15%)			70		5	5	5		15						
71	Tree cover, needleleaved, evergreen, closed (>40%)			70		5	5	5		15						
72	Tree cover, needleleaved, evergreen, open (15-40%)							25		45						
80	Tree cover, needleleaved, deciduous, closed to open (>15%)				50	2.5	2.5	2.5	12.5	30						
81	Tree cover, needleleaved, deciduous, closed (>40%)				70	5	5	5		15						
82	Tree cover, needleleaved, deciduous, open				30				25	45						

	(15-40%)															
90	Tree cover, mixed leaf type (broadleaved and needleleaved)		30	20	10	5	5	5		25						
100	Mosaic tree and shrub (>50%) / herbaceous cover (<50%)	10	20	5	5	5	10	5		40						
110	Mosaic herbaceous cover (>50%) / tree and shrub (<50%)	5	10	5		5	10	5		60						
120	Shrubland					15	30	15		40						
121	Shrubland evergreen					30		30		40						
122	Shrubland deciduous						60			40						
130	Grassland									100						
140	Lichens and mosses									100						
150	Sparse vegetation (tree, shrub, herbaceous cover) (<15%)		5	5			5	5		30		50				
152	Sparse shrub (<15%)						10	10		30		50				
153	Sparse herbaceous cover (<15%)									50		50				
160	Tree cover, flooded, fresh or brackish water	37.5	37.5							25						
170	Tree cover, flooded, saline water	75				25										
180	Shrub or herbaceous cover, flooded, fresh/saline/brackish water						25	15		60						
190	Urban areas														100	
200	Bare areas											100				
201	Consolidated bare areas											100				
202	Unconsolidated bare areas											100				
210	Water bodies												100			
220	Permanent snow and ice													100		

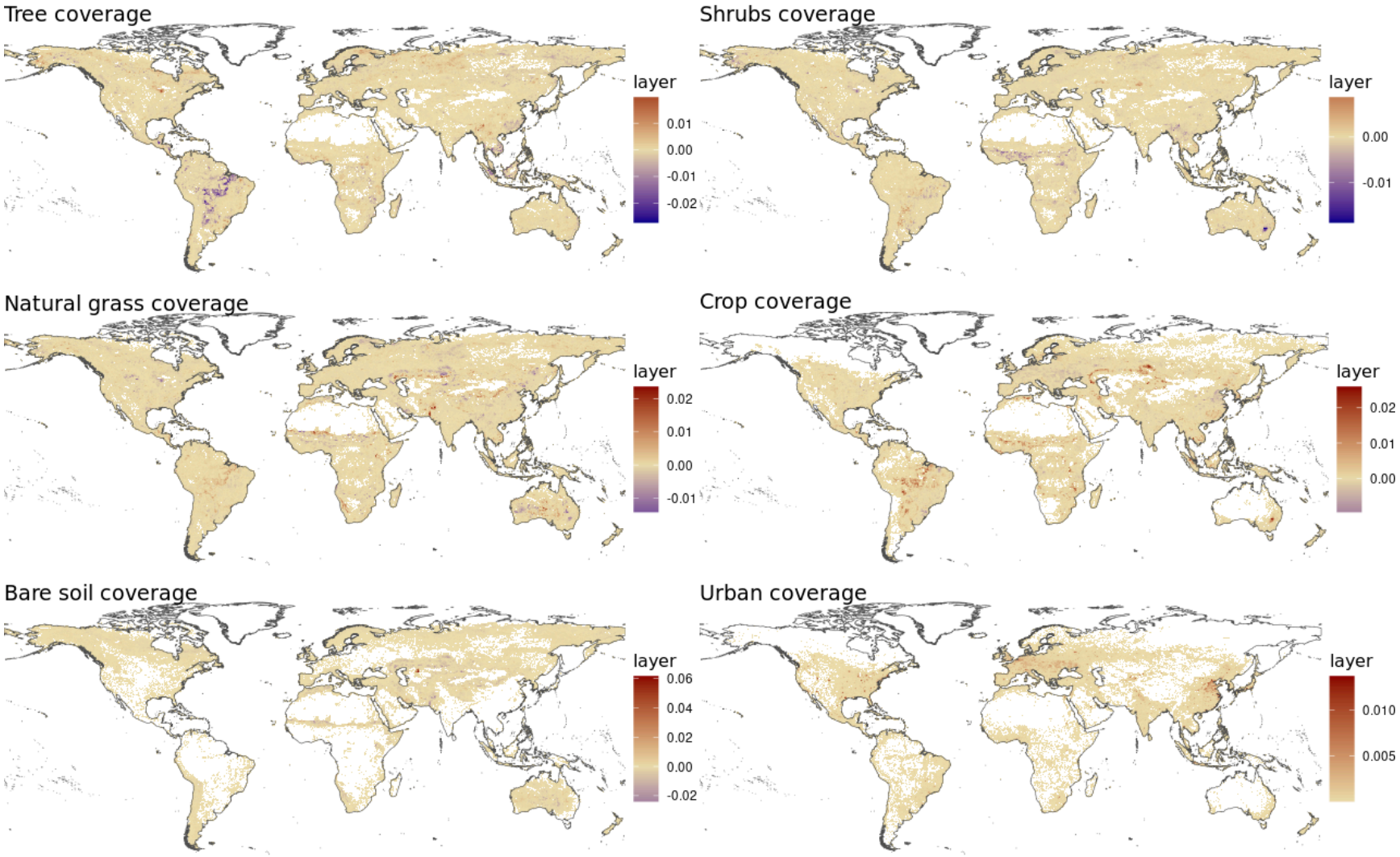


Figure S3: Land-cover trends maps. Trends were calculated over the period 1992-2015.

SM4: Correlations among predictors variables

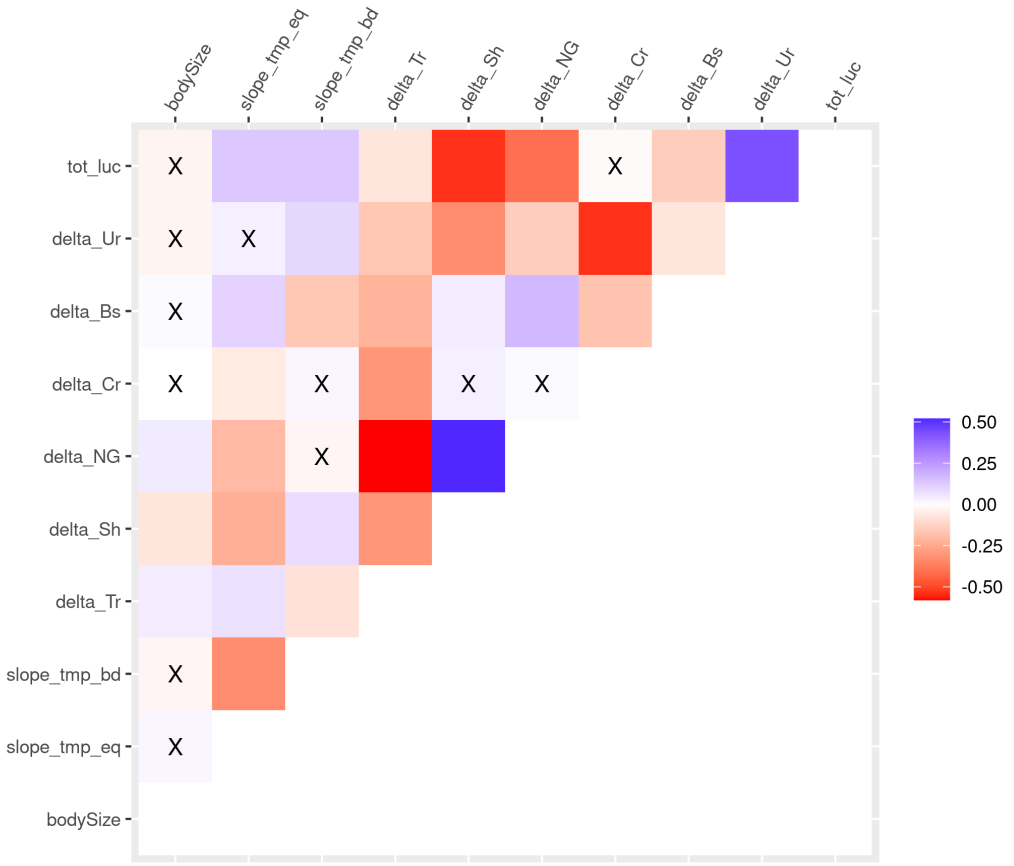


Figure S4: Correlation matrix among predictors. Pearson correlations are represented. Non-significant correlations are marked with an X ($p>0.05$). Notably, MSE, CV and D are positively correlated, and thus we used only MSE in the main text. Temperature trends over contemporary and historical time windows show negative correlation, but the literature shows that climate change impacts are more likely to occur over historical temporal windows, which is why we used the broad windows in the main text. Correlations are detected among land-use cover categories, which is no surprise as the sum of all of them equals one.

SM5: Tested models equations

5.1 Testing non-linearity as a response to environmental changes

To determine how non-linearity responded to temperature and land-use changes, we used a generalized mixed-effects model (GLMM). The linear *versus* non-linear character of each population trajectory was encoded through a binary variable (L). We used a GLMM with a binomial error structure and a logit link function that modelled the probability p_i for each time series i to not being linear. The model is structured as follows:

$$L_i \sim Bernoulli(p_i) \quad (5)$$

$$log\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) = \beta_0 + \beta_1 points_i + \beta_2 Latitude_i + \beta_3 Longitude_i + \beta_4 BodySize_i + \beta_5 \beta_{temp,i} + \beta_6 T_{LUC,i} + \beta_7 * T_{LUC,i} : \beta_{temp,i} + \beta_8 * T_{LUC,i} : BodySize_i + \beta_9 * \beta_{temp,i} : BodySize_i + \theta_s \quad (6)$$

Where $points_i$ is the number of points within the ith time series, $Latitude_i$ and $Longitude_i$ are the coordinates of the ith time series, $BodySize_i$ the body size of the ith population species, $\beta_{temp,i}$ represents the temperature trend over the historical period matching the ith population time series (i.e. from 1950 to the maximum monitoring year of the ith population time series). $T_{LUC,i}$ represents the total land-use change that occurred where the ith population time series was monitored and θ_s is the species random effect. A similar model was built using ΔTr_i, ΔSh_i, ΔNg_i, ΔBs_i, ΔCr_i and ΔUr_i (the mean annual rates of change of each land-cover classes corresponding to the ith population time series) instead of $T_{LUC,i}$ (we however did not account for the paired interaction in this model).

5.2 Testing temporal variability as a response to environmental changes

Similarly, to determine how temporal variability responded to temperature land-use changes, we used GLMMs. We used a GLMM with a gamma error structure and a log-link function that modelled the value of the MSE for each time series i through:

$$MSE_i \sim Gamma(\mu_i, \phi) \quad (7)$$

$$log\left(MSE_i\right) = \beta_0 + \beta_1 points_i + \beta_2 Latitude_i + \beta_3 Longitude_i + \beta_4 BodySize_i + \beta_5 \beta_{temp,i} + \beta_6 T_{LUC,i} + \beta_7 * T_{LUC,i} : \beta_{temp,i} + \beta_8 * T_{LUC,i} : BodySize_i + \beta_9 * \beta_{temp,i} : BodySize_i + \theta_s \quad (8)$$

Where μ_i in equation (7) is the mean of the gamma distribution and ϕ the dispersion parameter. All explanatory variables in equation (8) account for the same effects than in equation (6). We also built a similar model using ΔTr_i, ΔSh_i, ΔNg_i, ΔBs_i, ΔCr_i and ΔUr_i (the mean annual rates of change of each land-cover classes corresponding to the ith population time series) instead of $T_{LUC,i}$ (we however did not account for the paired interaction in this model).

SM6: Tests results when considering mean annual rates of variation of each land-cover class instead of the total land-use change as explanatory variable

Table S6. Estimates from GLM and GLMMs and p-values of ANOVA Wald chi-square tests for the different tested models.

Biodiversity response :	**Linear trend**		**Non-linearity**		**Temporal variability (MSE)**	
Predictors	*Estimates*	*p*	*Odds Ratio*	*p*	*Estimates*	*p*
Time series length (number of points)	0.00035	0.058	1.09	**<0.001**	-0.17	**<0.001**
Latitude	-0.00052	**<0.001**	0.99	**0.016**	-0.01	**<0.001**
Longitude	0.00006	**0.013**	1.00	0.990	-0.01	**<0.001**
Body Size	0.00227	0.063	1.40	**<0.001**	-0.04	0.398
Temperature trend	0.00218	**0.049**	1.02	0.748	0.20	**<0.001**
Cropland change	-0.00061	0.732	0.97	0.713	0.51	**<0.001**
Bare-soil change	-0.00212	0.058	0.97	0.618	0.19	**<0.001**
Tree change	-0.00072	0.697	0.85	0.086	0.47	**<0.001**
Shrub change	-0.00157	0.207	0.89	0.076	0.27	**<0.001**
Natural grass change	0.00091	0.526	0.97	0.684	0.34	**<0.001**
Urban change	0.00214	0.282	1.04	0.679	0.45	**<0.001**
N (Binomial)	755		755		755	
Observations	2991		2991		2991	
Marginal R^2 / Conditional R^2	0.024 / 0.466		0.061 / 0.203		0.308 / 0.675	

Statistically significant terms are highlighted in bold. For each model, marginal (only fixed terms) and conditional (all variables) pseudo-R^2 values are shown at the bottom of the table.

Annexe 4

Piste d’exploration du suivi de la non-linéarité dans le temps

1 Introduction

La description des dynamiques de manière non-linéaire comme cela est fait durant le second temps de ma thèse répond à des enjeux essentiels et ouvre des perspectives pour l'évaluation des changements de manière qualitative, permettant d'informer les décideurs avec une information qui reste relativement simple.

Cependant, cette approche reste descriptive et est très dépendante de la temporalité des données. Notamment, j'ai montré dans les chapitres 3 et 4 que l'on détectait davantage de non-linéarité à mesure que la longueur des séries temporelles évaluées augmentait. Une des questions annexes que je me suis alors initialement posée était de savoir si pour des fenêtres temporelles de longueur identiques, on retrouvait bien une part significative de tendances non-linéaires. Au-delà, je me suis demandée si les proportions relatives des différents types de trajectoires évoluaient au cours du temps, et si les observations sur des fenêtres récentes exprimaient un autre message que les observations plus générales comme étudiées dans le chapitre 2. De plus, je le mentionne en discussion, on pourrait aussi à terme imaginer des cadres méthodologiques permettant de suivre certains paramètres, dont le pourcentage de non-linéarité ou les proportions relatives des différentes trajectoires au cours du temps, afin d'affiner notre compréhension des changements de la biodiversité.

Dans cette annexe, je présente donc des travaux qu'il convient d'appréhender avec la précaution et la retenue qu'ils nécessitent, puisqu'il s'agit de rapides analyses que j'avais exploré en parallèle de la construction du chapitre 3. Je présente donc ici quelques pistes qui, j'en ai conscience, nécessitent davantage de réflexion.

2 Méthodes

Pour ces analyses, j'ai à nouveau travaillé avec la Living Planet Database. J'avais à l'époque une base originale réduite qui datait de 2020, et contenait 15 162 séries temporelles. Les résultats présentés ici sont issus d'un sous-jeu de données comprenant des séries temporelles avec *a minima* 20 relevés d'abondance dans le temps. Ce sous-jeu de données représente 2 535 séries temporelles et 575 espèces, réparties sur l'ensemble du globe (Fig. 1).

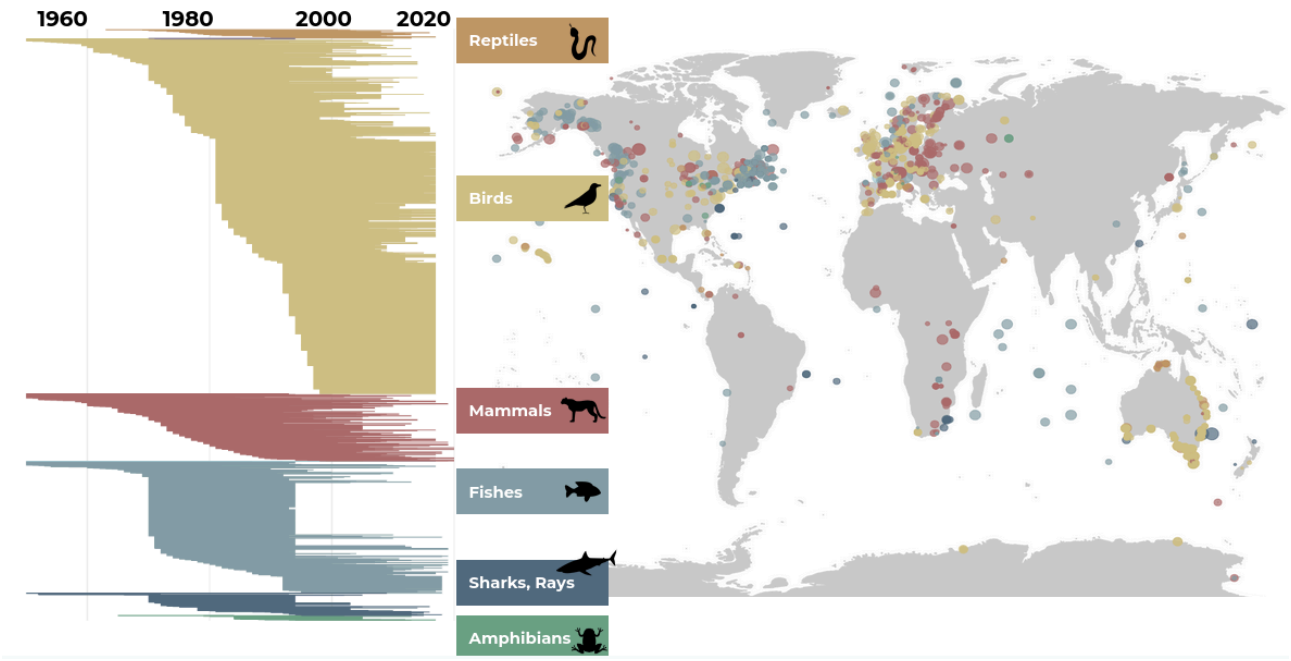


Figure 1. Distributions temporelle, taxonomique et géographique des séries temporelles utilisées.

En termes de méthodologie, j'ai utilisé des fenêtres temporelles glissantes sur 20 ans. Les premières données commençant en 1950, j'ai donc débuté avec la fenêtre 1950 - 1969, puis 1951 - 1970, etc, jusqu'à 2001 - 2020. Pour chaque fenêtre, j'ai extrait les séries temporelles qui couvraient la totalité de ladite fenêtre (tous les calculs pour une fenêtre ont donc été fait avec des séries temporelles d'exactement 20 points dans cette fenêtre). Pour chaque série de chaque fenêtre, j'ai ensuite appliqué la méthodologie présentée dans le chapitre 3. Je ne détaillerai pas ici davantage, mais il s'agit de la méthode présentée par Rigal *et al*. (2020) qui permet de classer les séries en 9 catégories de trajectoires différentes (rappelées en Fig. 2). Parmi ces 9 trajectoires, certaines sont non-linéaires (Fig. 2 : 1, 2, 3, 7, 8 et 9) et d'autres sont linéaires (Fig. 2 : 4, 5, 6).

Ainsi, pour chaque fenêtre, j'ai pu calculer (1) le pourcentage de trajectoires non-linéaires, et (2) les proportions relatives de chacune des 9 catégories de trajectoires. J'ai ensuite regardé comment ces variables évoluaient dans le temps à travers les fenêtres temporelles glissantes. J'ai de plus randomisés les séries temporelles au sein de chaque fenêtre (en mélangeant aléatoirement les valeurs d'abondances et en appliquant le même méthodologie) afin de comparer avec ce qui serait observé « par hasard ».

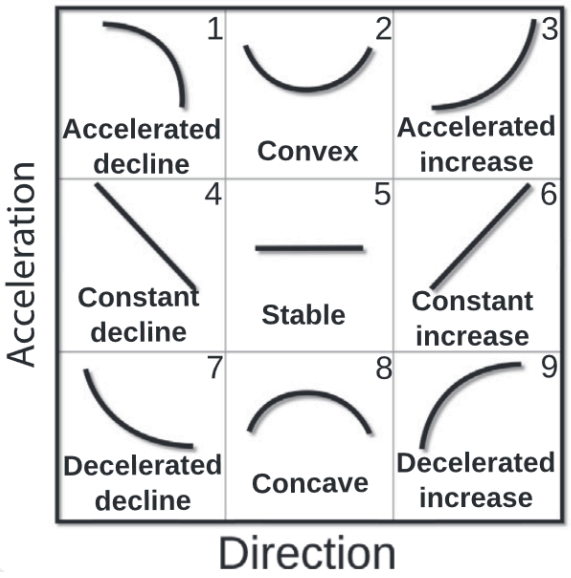


Figure 2. Les neuf types de trajectoire possible issues de la classification proposée par Rigal *et al*. (2020). (Figure issue de Rigal *et al*. (2020) *Ecological indicators*).

En termes d'attendus, la première hypothèse qui peut être formulée est celle d'une augmentation de la part des dynamiques non-linéaires dans le temps. Cette hypothèse est soutenue par le fait que les changements environnementaux sont caractérisés par des changements de plus en plus intenses (Steffen et al., 2015), et on pourrait donc s'attendre à ce que les réponses des populations se traduisent par des changements de plus en plus complexes. D'autre part, on peut s'attendre à voir parmi les trajectoires non-linéaires de plus en plus de trajectoires plutôt à la baisse, c'est-à-dire de plus en plus de déclins accélérés ou de trajectoires concaves.

3 Résultats

Globalement, on observe un déclin dans le pourcentage de trajectoires non linéaires au cours du temps (Fig. 3). On observe également un pic de non-linéarité dans les années 1960 - 1970. Aussi, le pourcentage de non-linéarité est toujours supérieur à 30 %, alors qu'avec les séries temporelles randomisées on observe un pourcentage qui fluctue autour de 5,5 % indépendamment de la fenêtre temporelle.

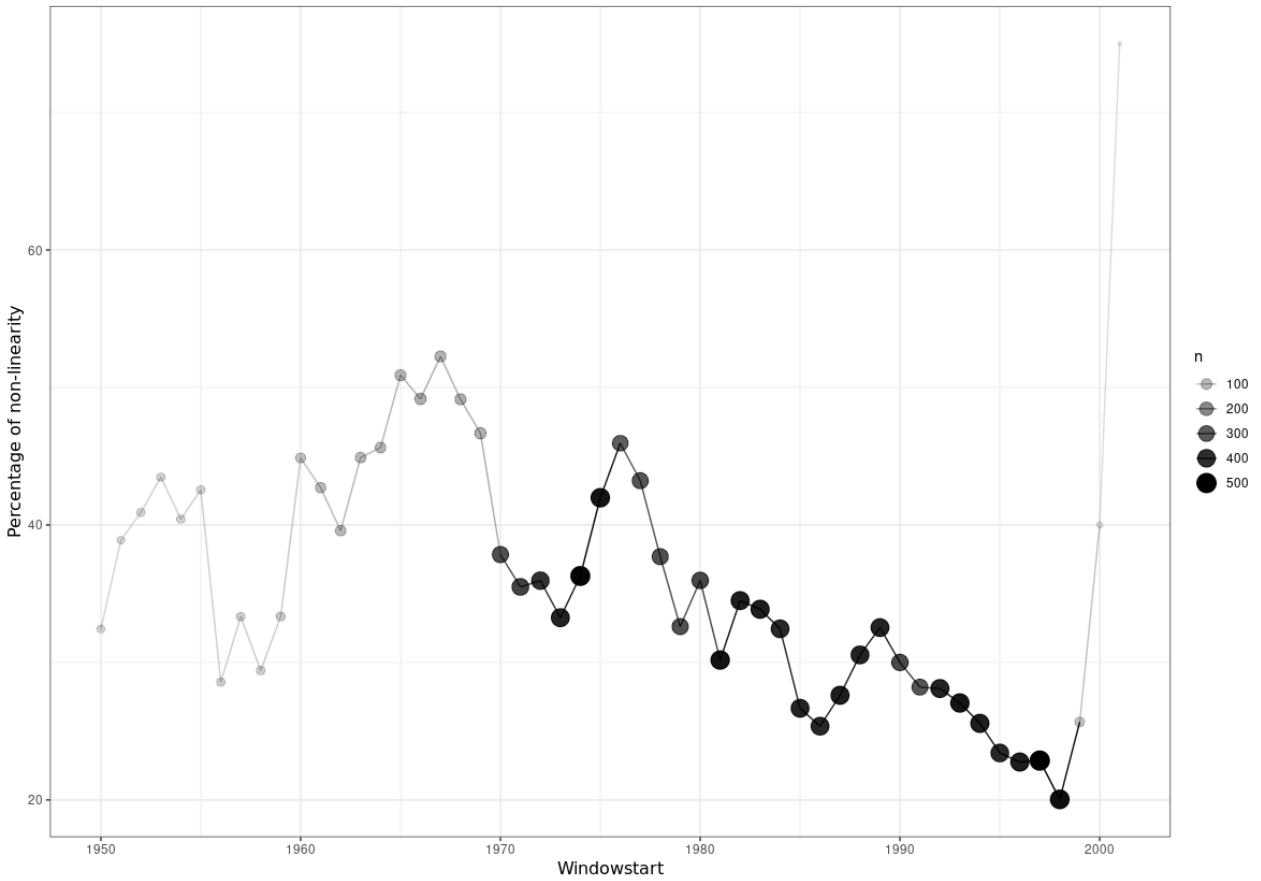
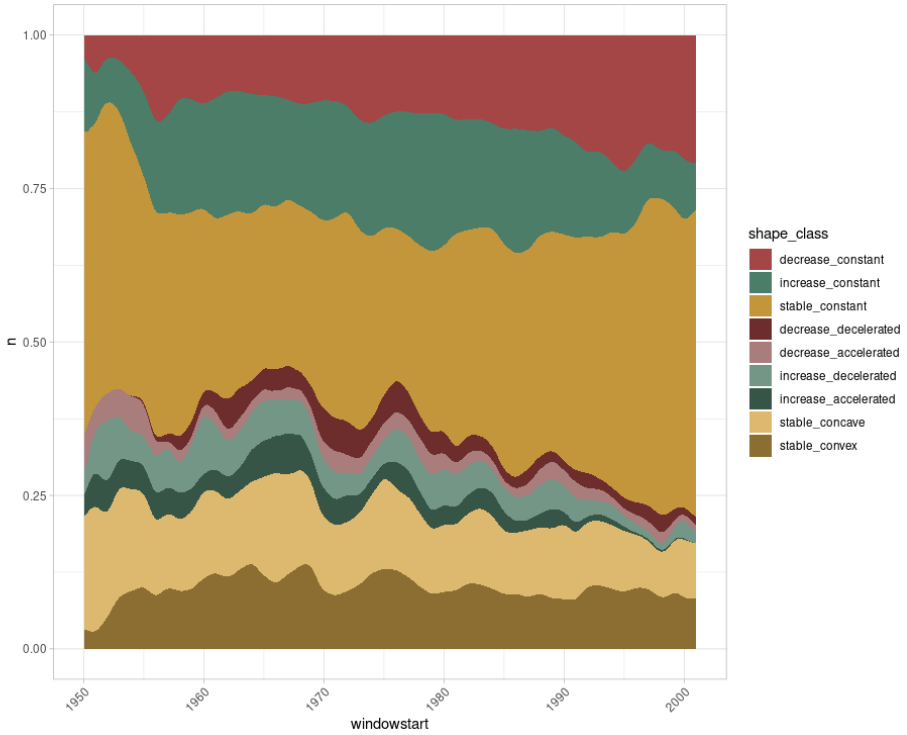


Figure 3. Évolution du pourcentage de non-linéarité dans le temps. La taille des points et l'intensité du noir reflète l'abondance des données dans la fenêtre considérée (i.e. le nombre de séries temporelles utilisées). En abscisse sont notées les premières années de chaque fenêtre (e.g. pour 1950 il s'agit de la fenêtre 1950-1969).

La question suivante était de savoir si ce pic de non-linéarité était dû à un certain type de trajectoire, mais aussi de voir si certaines trajectoires étaient de plus en plus présentes au fil du temps. Les premiers résultats montrent une prépondérance des trajectoires concaves et convexes parmi les trajectoires non-linéaires, peu importe la fenêtre considérée (Fig. 4). En scindant les types de trajectoires en fonction de la direction (augmentation, déclin ou pas de direction globale), on s'aperçoit qu*'a priori*, le pic de non-linéarité est notamment lié à des déclins décélérés ainsi qu'à des trajectoires concaves et convexes (Fig. 5).

A



B

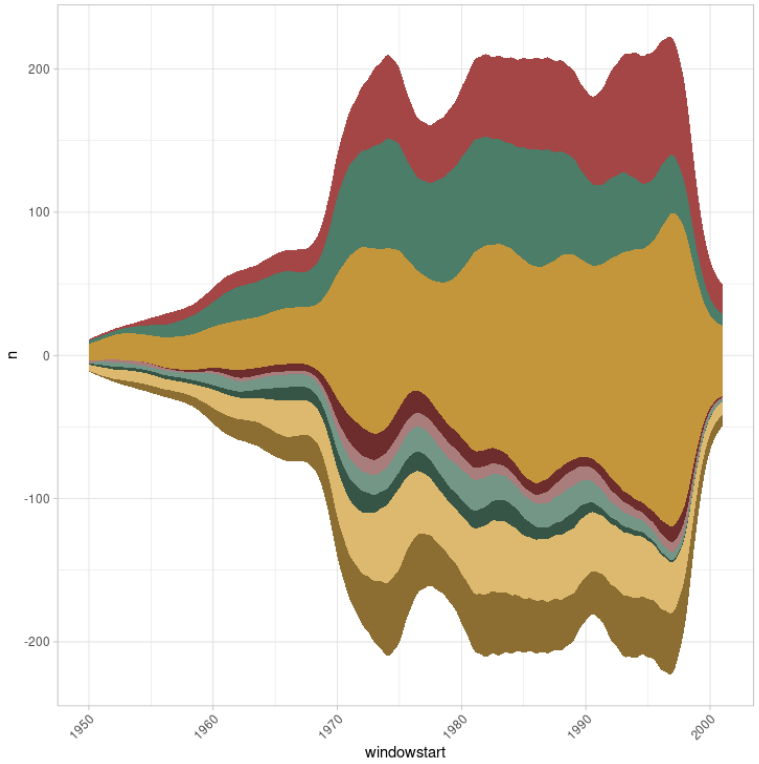


Figure 4. Évolution des différents types de trajectoire dans le temps. (A) Évolution des proportions relatives. (B) Évolution des proportions absolues (un "n" négatif n'existant pas, il s'agit juste d'une manière de représenter mais il faut additionner les nombres en valeur absolue : par exemple pour les fenêtres débutant en 1980, on a un peu plus de 200+200 = 400 séries temporelles).

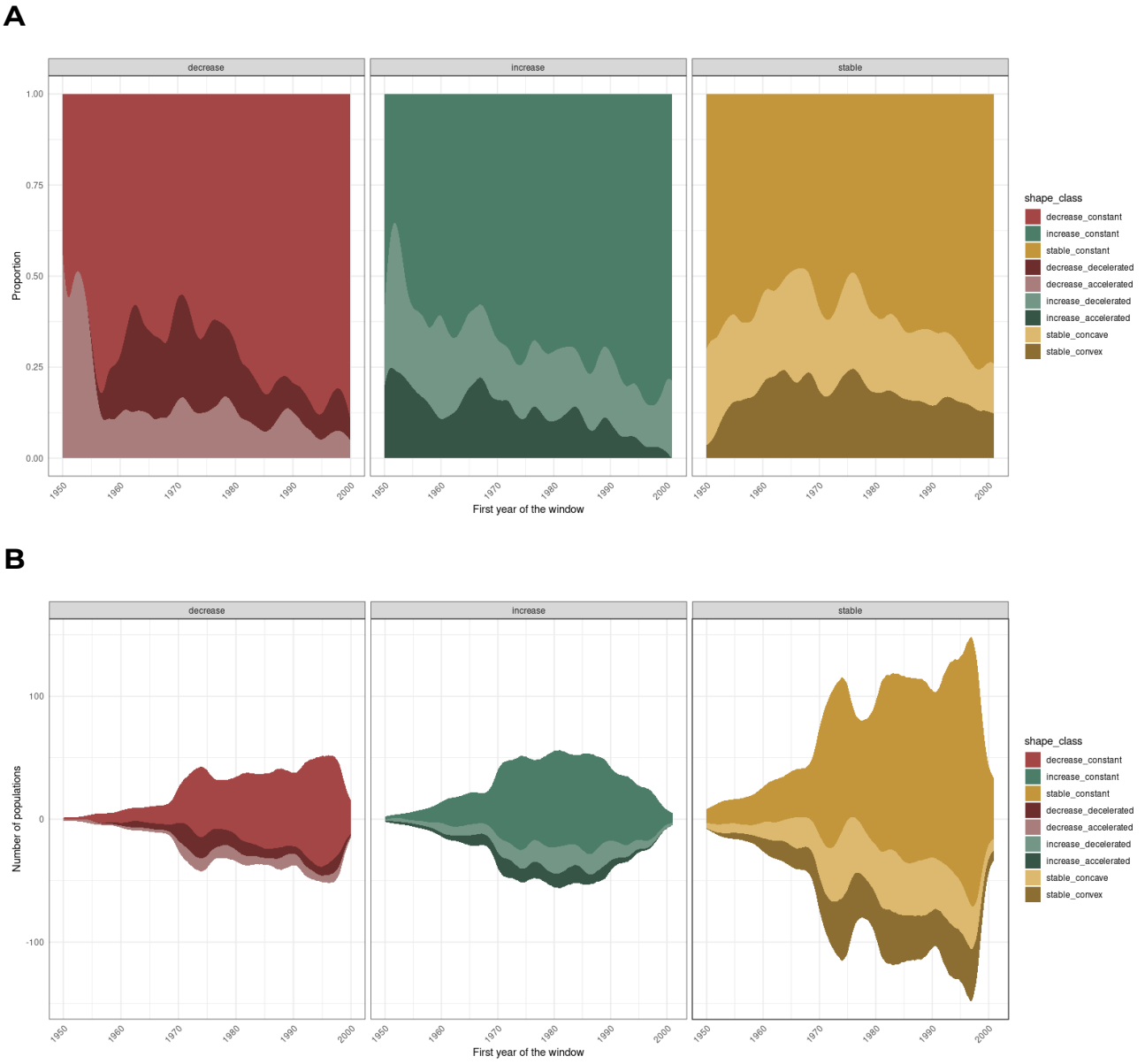


Figure 5. Évolution des différents types de trajectoire dans le temps en fonction de la direction globale (déclin, augmentation ou "stable" selon la typologie usuelle utilisée par des approches linéaires). (A) Évolution des proportions relatives. (B) Évolution des proportions absolues (un "n" négatif n'existant pas, il s'agit juste d'une manière de représenter mais il faut additionner les nombres en valeur absolue).

4 Discussion et perspectives

Tout d'abord, ces résultats préliminaires confirment l'importance d'une approche non-linéaire, puisque l'on distingue une part de trajectoires non-linéaires supérieure à ce qui est attendu "par hasard". Aussi, il semblerait qu'il y ait eu un pic de non-linéarité dans les années 1960 - 1970, et que de plus en plus la part de trajectoires non-linéaires s'amenuise. Une hypothèse pouvant expliquer ceci serait que le pic observé corresponde au début de "l'Anthropocène" (en tenant-compte d'un potentiel décalage entre les changements dans les pressions et dans les réponses), qui se serait alors traduit par des changements dans les directions ou dans l'intensité des réponses. Il est possible que des seuils aient été passés dans ces années-là et qu'aujourd'hui tous les seuils soient déjà dépassés, de sorte que les changements ne modifient plus la direction des réponses, qui s'opèrent donc davantage linéairement. Cependant, ceci est bien entendu à relativiser, notamment car il y a tout d'abord un effet "bord" (Fig. 4B, 5B) : il y a moins de séries temporelles disponibles dans les premières et les dernières fenêtres temporelles évaluées. Il est donc probable que le "pic" observé soit biaisé par cet effet. De plus, il y a potentiellement de nombreux facteurs confondants à évaluer, notamment, l'identité des populations suivies au cours du temps. La Figure 1 illustre que les séries les plus anciennes sont principalement des séries de suivi de populations marines (poissons et requins), alors que les séries les plus récentes concernent davantage les oiseaux. Or, j'ai mis en évidence dans le chapitre 3 que les populations marines semblent présenter des réponses plus complexes, et être plus variables dans leurs abondances dans le temps. Il est donc aussi possible que le pattern de non-linéarité observé soit dû au remplacement dans la taxonomie des populations étudiées.

Il pourrait également être intéressant de calculer le Living Planet Index pour notre sous-jeu de données, afin de mettre en lumière l'apport d'information par notre méthode, et de mettre en perspective son utilité à des fins de conservation. Aussi, une approche par simulations pourrait être intéressante afin de simuler différents scénarios et d'identifier dans quelle mesure cette approche permet de mieux caractériser l'évolution des tendances. Enfin, il serait intéressant de suivre l'évolution des classifications par populations : peut-on suivre le passage d'un type de trajectoire à une autre, et ainsi identifier un infléchissement du déclin global avec des déclins décélérés devenant des trajectoires convexes voire des augmentations par exemple ?

De nombreuses questions sont encore à explorer. Ce type d'approche, en prenant en compte les facteurs confondants et l'ensemble des biais possibles, pourrait à terme constituer, aux côtés du suivi d'autres composantes (comme la stabilité par exemple), un moyen plus fin qu'un indice global afin de décrire l'évolution des dynamiques au cours du temps.

Annexe 5

Résumés vulgarisés



Illustration 1.

Illustration 1. Introduction

J'ai choisi cette illustration introductive pour illustrer les procédés qui nous permettent, scientifiques, à partir de données d'observations (partie gauche de l'illustration) de modéliser et de synthétiser l'information pour obtenir une image de la réalité à travers un certain prisme (partie droite de l'illustration). Dans mon introduction, je retrace donc l'ensemble des étapes qui nous permettent d'aboutir à une image globale de la crise de la biodiversité.

En science, nous sommes beaucoup à travailler sur ce sujet, en étudiant différents niveaux de "biodiversité" justement. On réduit souvent ce terme au nombre d'espèces, mais on étudie en réalité les espèces, les populations, les écosystèmes, etc. On dispose de données empiriques sur lesquelles on peut ensuite appliquer des modèles mathématiques et statistiques afin d'en extraire des indicateurs, qui nous permettent de conclure quant à l'état de la biodiversité à l'échelle mondiale. Ensuite, on essaie de comprendre comment ces indicateurs sont influencés par les activités humaines par exemple. Dans ma thèse, je travaille principalement à l'échelle des populations, c'est-à-dire des regroupements d'individus de la même espèce vivant au même endroit. Quand on travaille avec des populations, on suit le plus souvent leur abondance dans le temps : on regarde le nombre d'individus pour chacune d'elle chaque année, ce qui nous donne ce qu'on appelle des séries temporelles.

Le problème, c'est que dans chacune des étapes par lesquelles on doit passer pour construire une image globale de la crise de la biodiversité, il y a de nombreux biais qui font qu'il est difficile d'établir des constats. Au niveau des données déjà, on ne dispose pas de données vraiment représentatives de l'ensemble de la biodiversité sur la planète : certains groupes vont être surreprésentés (c'est le cas des oiseaux par exemple) ; il en va de même pour les régions du globe (on a en réalité peu de données là où on suppose que la biodiversité est la plus riche), etc. Ensuite, il existe tout un tas de méthodes mathématiques pour quantifier les changements. Pour étudier les changements de populations à l'échelle globale, on peut utiliser soit des indicateurs globaux, ce qui veut dire qu'on utilise un seul chiffre pour résumer l'information. Une autre méthode couramment utilisée est le calcul des tendances pour chaque population (est-ce qu'elle augmente, est-ce qu'elle diminue ou est-ce qu'elle est stable), puis on compte le nombre de populations de chaque type : à l'échelle globale, quelle part augmente, quelle part diminue, quelle part est stable ?

Le noeud de base qui constitue le fondement de ma thèse, c'est qu'aujourd'hui certains résultats montrent qu'il y a un déclin global, mais de plus en plus d'analyses globales montrent que c'est plus contrasté et qu'on ne peut pas vraiment parler de "déclin", parce qu'il y a aurait autant de populations qui augmentent que de populations qui diminuent à l'échelle du globe, mais surtout une majorité de populations "stables". Dans ma thèse, je cherche donc à comprendre d'où proviennent ces confusions, comment mettre en place de nouvelles méthodes pour réconcilier ces perspectives, et plus largement j'essaie de proposer de nouvelles représentations pour mieux ajuster nos perceptions de la crise environnementale à la réalité, mais aussi pour les reconnecter à nos valeurs.



Illustration 2.

Illustration 2. Première partie : sources de confusion dans l'établissement d'un constat à l'échelle globale

Dans la première partie de ma thèse, je questionne l'ensemble des facteurs qui peuvent influencer nos perceptions de la crise de la biodiversité. J'ai mis en avant dans cette illustration l'ensemble de ces facteurs sous forme de nuages de mots, entourant un point d'interrogation représentant la biodiversité globale.

Dans un premier chapitre, je mène une revue de la littérature. Je réuni un corpus d'articles représentatifs de la littérature au sujet de la crise de la biodiversité à l'échelle mondiale, et je regarde pour chacun quelles données ont été employées, quelle est la période temporelle qui est couverte, les taxons qui sont étudiés, etc. Je regarde également les méthodes de quantification, c'est-à-dire les modèles mathématiques et statistiques sous-jacents. Je regarde enfin ce que j'appelle l'approche : pour construire une image globale, on peut par exemple travailler avec des gros jeux de données qui disposent de séries temporelles de populations réparties sur l'ensemble du globe, et faire des analyses dessus pour tirer des conclusions. C'est ce que j'appelle une approche descendante ou *top-down*. À l'inverse, on peut partir du bas, et regarder des résultats établis à des échelles plus locales, et en combinant ces résultats on peut former une image qui nous donne une idée de ce qui se passe à l'échelle globale. C'est ce que j'appelle une approche ascendante ou *bottom-up*. Cette revue de la littérature me permet de mettre en évidence ce dont j'avais jusque-là l'intuition : selon les approches, les données et les méthodes, on n'obtient pas les mêmes résultats. Si on utilise des indicateurs globaux, des données qui ne sont pas sur un temps long, et des approches ascendantes, on a plus de chance de conclure qu'il y a des déclins. Au contraire, si on quantifie chaque population, qu'on utilise des données sur des temps longs, et des approches descendantes, on a plus de chance de conclure que les changements sont complexes.

Attention cependant, cela ne veut pas dire que l'une des visions est plus correcte que l'autre. Je mets en évidence que chacune comporte des biais, et la force des résultats scientifiques c'est qu'en confrontant les points de vue on doit obtenir une connaissance la plus fidèle possible à ce qu'il se passe. Les deux visions ne doivent pas être perçues comme antagonistes : la biodiversité subit bien une crise qui se traduit par des bouleversements qu'il est difficile de résumer en quelques phrases. Aussi il ne faut pas oublier que c'est l'accumulation des preuves qui permet de conclure : je parle principalement de populations mais bien entendu les bouleversements se font aussi à d'autres échelles (nombre d'espèces, diversité des espèces dans les communautés, diversité génétique, etc).

Dans un second chapitre, je questionne ce que j'appelle l'illusion de la neutralité scientifique. On croit, à tort, que l'objectivité et la neutralité sont la même chose, et ces deux critères sont des attendus de la connaissance scientifique. Seulement, la neutralité voudrait dire que l'on n'a pas de point de vue ou d'opinion sur notre objet d'étude. C'est fondamentalement faux car la science de la conservation, comme le terme biodiversité sont tous deux nés dans un contexte de crise et ont ouvertement une visée politique. Cela ne veut pas dire que le savoir ne peut pas être objectif. Selon moi, les débats se traduisent aussi par des valeurs différentes qui ne sont pas ouvertement débattues. Je pense que parler de ces valeurs ouvertement devrait clarifier les choses et

au contraire nous permettre d'élaborer des connaissances qui soient plus objectives, car cela permettrait de reconnaître certains biais.

De plus, je crois qu'on peut être non neutre, et utiliser nos valeurs au profit de savoirs qui soient justes non seulement d'un point de vue épistémique mais également d'un point de vue éthique, social et politique, selon nos valeurs personnelles. Cela pourrait aussi passer par repenser la construction des connaissances dans une perspective plus démocratique, en intégrant la science à la société, et en prenant en compte les avis des citoyennes et citoyens. Mais cela présuppose que la science fasse des progrès en termes de communication pour que les avis du grand public soient éclairés par des connaissances qui doivent rester absolument objectives.



Illustration 3.

Illustration 3. Deuxième partie : dynamiques complexes des populations de vertébrés

Dans la deuxième partie de ma thèse, je cherche à développer des méthodes d'analyses pour les séries temporelles des populations de vertébrés, c'est-à-dire les oiseaux, les mammifères, les reptiles, les amphibiens et les poissons. C'est pourquoi, pour cette illustration j'ai décidé de représenter une espèce de chaque groupe : une tortue marine (*Chelonia mydas*), un léopard (*Panthera pardus*), un ange de mer impérial (*Pomacanthus imperator*, ici un juvénile), un harpie féroce (*Harpia harpyja*), et une salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*).

Je disais avant qu'on oppose les indicateurs globaux et les méthodes qui regardent les proportions de populations qui augmentent, qui diminuent ou qui sont "stables". Seulement, ces deux méthodes masquent des hétérogénéités importantes quand on regarde comment les abondances évoluent dans le temps. Les indicateurs globaux agrègent les populations qui augmentent et qui diminuent, et masquent quelles sont ces populations, où elles sont, etc. La seconde méthode utilise une approche qui est linéaire : cela veut dire que peu importe comment évoluent les abondances, on considérera toujours que c'est selon une ligne droite. Le problème, c'est qu'une augmentation ou un déclin peuvent prendre différentes formes : cela peut arriver plus ou moins brutalement. La situation qui pose le plus problème, c'est ces cas considérés comme "stables" : quand on dit ça, c'est en réalité qu'en traçant une ligne droite, on n'a pas réussi à déterminer si ça augmentait ou diminuait en moyenne. Mais ça ne veut pas dire que c'est stable : il peut s'agir de cas où les abondances ont augmenté dans un premier temps, puis diminué. Il peut aussi s'agir de cas où les abondances ont beaucoup fluctué dans le temps. Il est donc important de tenir compte de cette complexité pour comprendre les évolutions dans les abondances de populations. De plus, on peut penser que cela pourrait affiner la vision d'une biodiversité globale qui serait balancée entre augmentation, déclin et populations stables : cela peut masquer des trajectoires où les populations sont en fait fluctuantes ou diminuant récemment (donc non stables).

Dans cette partie, j'analyse donc des séries temporelles de populations de vertébrés avec des méthodes qui me permettent de prendre en compte la non-linéarité des trajectoires, c'est-à-dire une évolution qui ne se fait pas selon une simple ligne droite, ainsi que les fluctuations dans les abondances. Je regarde comment ces paramètres sont répartis à l'échelle du globe, pour voir si je peux faire des regroupements dans des grandes régions ; mais aussi dans les différents taxons, pour voir s'il y a des groupes qui fluctuent plus que d'autres par exemple. Je montre que cela permet vraiment de changer les messages par rapport aux méthodes classiques, parce qu'effectivement dans 18 % des cas, les trajectoires considérées comme "stables" sont en réalité plus complexes. Par contre, j'observe toujours des tendances très nuancées, et qui sont réparties un peu partout. Je pense donc que les regroupements généraux ne sont pas forcément une bonne idée pour tirer des messages clairs, et qu'il faut encore affiner les échelles pour obtenir des informations plus précises. C'est important aussi pour mettre en place des politiques de conservation qui de toute façon sont impactantes à des échelles locales la plupart du temps.



Illustration 4.

Illustration 4. Troisième partie : réponses des populations de vertébrés terrestres aux changements globaux

Dans cette troisième partie, j'ai cherché à étudier les liens entre les pressions anthropiques et les composantes que j'ai étudiées dans la deuxième partie : la non-linéarité et les fluctuations. Pour représenter cela, j'ai mis en scène un oiseau (ici un geai bleu, *Cyanocitta cristata*), face à un paysage apocalyptique d'une ville polluée, sans verdure. Le geai bleu vit dans les milieux boisés, les forêts de feuillus, les lisières, les clairières. Il fréquente également les parcs et jardins arborés des villes. On connaît aujourd'hui assez bien l'impact des changements climatiques et des autres pressions anthropiques (agriculture intensive notamment) sur les oiseaux, mais l'établissement de liens entre pressions et réponses à l'échelle global est encore difficile à établir.

Dans cette partie, je cherche à regarder si la non-linéarité et les fluctuations que j'ai décrites avant sont elles aussi soumises aux changements globaux. C'est le cas des tendances linéaires, mais on n'a pas encore regardé pour ces composantes puisqu'elles ne sont d'habitude pas étudiées. Je me demande si ces nouvelles composantes seront impactées par les mêmes pressions que les tendances linéaires, ou bien s'il y aura des différences, ce qui montrerait que cela permet d'affiner notre compréhension des liens entre pressions et réponses. Dans cette partie, je regarde notamment l'impact des changements de température et l'impact des changements d'utilisation des sols.

Je montre que les tendances linéaires, la non-linéarité et les fluctuations dans les abondances sont différemment impactées. Les réponses sont complexes, avec des résultats contre-intuitifs : avec les données que j'ai utilisées, j'observe une augmentation des abondances en réponse à des hausses de température. Par contre, je montre que les fluctuations augmentent aussi avec les hausses de température, et davantage encore s'il y a en même temps de forts changements dans l'utilisation des sols.

Les résultats contre-intuitifs ne sont pas nécessairement en accord avec ce qui est attendu mais il faut comprendre que cela peut s'expliquer par d'autres facteurs (par exemple, on sait que certaines espèces sont mieux adaptées à la chaleur, et peut être qu'elles sont surreprésentées dans les données que j'ai utilisé). Ces résultats sont donc à nuancer, et une fois de plus c'est l'accumulation de preuves qui doit nous permettre de construire une image fidèle à la réalité. Cependant, je montre bien ici l'importance de prendre en compte plusieurs paramètres pour bien comprendre tous les changements observés, et aussi l'importance d'affiner les échelles pour mieux comprendre les liens entre les changements globaux et les dynamiques complexes de la biodiversité.



Illustration 5.

Illustration 5 : Discussion

En somme, ma thèse montre l'étendue de la complexité des changements de la biodiversité à l'échelle mondiale, en me concentrant particulièrement sur l'échelle des populations. Mes travaux invitent à plusieurs choses :

(1) Repenser les échelles : je pense que comprendre les changements dans leur globalité peut apporter certaines réponses, mais que pour fournir des stratégies de conservation efficaces, quantifier au mieux les évolutions temporelles et permettre d'identifier les causes des changements, il faut travailler à des échelles plus régionales, plus locales.

(2) Repenser ce qu'on appelle la "biodiversité globale" : il y a beaucoup de confusion autour de ce terme, et notamment dans le grand public. Il faut bien comprendre qu'il n'existe pas à proprement parler de "biodiversité globale", c'est une chimère. Il s'agit d'un concept qui nous permet de penser notre rapport au monde, mais quand on pense à la biodiversité il ne faut pas avoir une image fixe d'une collection de timbres. La biodiversité, c'est des espèces, des populations, des interactions, des évolutions dans le temps, des extinctions, des colonisations, des processus génétiques, chimiques, etc : c'est un processus dynamique. Quand on parle de préserver la biodiversité on parle en fait de maintenir en orbite des processus temporels sans trop les perturber.
Aussi, ce n'est pas parce qu'on ne parle pas de déclin global que c'est une bonne nouvelle : déjà, les bouleversements sont nombreux. Ensuite, on parle quand même in fine d'individus vivants, et chaque perte devrait nous émouvoir, et aucune perte ne devrait être perçue comme pouvant être contrebalancée par des augmentations.

(3) Repenser nos sociétés et la place de la science dans celles-ci. On oublie trop souvent que ce qui cause l'érosion de la biodiversité ce n'est pas "les changements globaux", mais bien tout un système de société que nous avons construit au fil du temps, qui exploite sans vergogne les ressources naturelles, mais aussi les êtres non-humains, mais aussi tout un tas d'humains et de minorités. C'est un système capitaliste, qui a pour but l'accroissement sans fin du capital, peu importe les répercussions. C'est un système patriarcal, colonialiste, qui prend les mêmes racines. Il nous faut impérativement repenser ces rapports de domination si l'on veut un rapport au monde qui soit plus juste. Enrayer la crise de la biodiversité passera par là. Et c'est en ce sens qu'il me semble qu'il faille repenser la place de la science, diffuser des messages clairs, inviter les artistes à collaborer avec les scientifiques pour que chacun et chacune dispose d'informations suffisamment claires pour se repolitiser et avoir conscience des enjeux pour nos vies futures.

Texte de mon passage à “Ma thèse en 180 secondes”

Ma thèse en 180 secondes est un concours national, dont l’objectif est de présenter à l’oral ses travaux de thèse en trois minutes, à travers des mots simples, permettant de toucher un large public. J’ai participé à la finale régionale de ce concours en 2023, la vidéo de captation est disponible sur YouTube : https://www.youtube.com/watch?v=QbCWQxQvLGM&t=108s.

Je retranscris ici le script de ce passage, bien qu’il ait plus vocation à être entendu qu’à être lu.

> « Oh téma trop stylé le joggos »… fait l’ado de 15 ans s’extasiant devant un jogging. Et bien je vais vous dire, parfois j’aimerai qu’on retrouve ce sentiment et qu’on s’extasie comme ça... devant la biodiversité ! Oui, la biodiversité aussi c’est « trop stylé » ! Faisons ensemble une analogie : imaginez que les mammifères sont comme des pantalons. Il y a différentes espèces : jogging, pantalon de ski, jean... Et parmi ces espèces, on a différentes populations : jean taille haute, taille basse, pattes d’eph… Et bien de la même manière que les tendances en termes de pantalons évoluent dans le temps, les populations évoluent dans le temps.
>
> C’est exactement ce qui m’intéresse dans ma thèse : décrire l’évolution temporelle d’un grand nombre de populations, d’oiseaux de mammifères ou de reptiles. Je suis un peu la Coco Chanel de l’écologie si vous voulez.
>
> Pour décrire cette évolution, il me faut un historique : des données d’observation. Je veux savoir quelles populations étaient présentes où, quand et en quelle quantité. L’équivalent de l’historique qui nous dirait quel type de jean était porté où, quand et sur combien de fessiers ! Ces informations sont partagées par de nombreux scientifiques et téléchargeables sur internet. J’ai ainsi l’historique pour de nombreux types de pantalons, mais aussi de chemises, ou de chaussures... c’est-à-dire mammifères, oiseaux ou poissons.
>
> Pour compiler et analyser rapidement cette masse de données, je travaille avec un logiciel qui me permet de retracer l’évolution des tendances grâce à différentes équations. La méthode classique consiste à tracer une ligne droite autour de l’évolution de la quantité moyenne. Par exemple, les pantalons de skis, classiques ou fuseaux, comme les différentes populations d’ours blancs, bah… c’est plutôt en déclin : il y en a de moins en moins.
>
> Or l’étude des tendances est encore plus complexe que ça. Prenez le jean taille basse : dans les années 2000 on en mettait beaucoup, puis dans les années 2010 plus trop, et aujourd’hui on en remet de plus en plus. Heureusement, pour certaines populations protégées, c’est pareil : il y en a eu beaucoup, puis moins, puis ça remonte. Avec la méthode classique, les lignes droites, on dirait que rien n’a changé ! Moi, en appliquant les équations adaptées, je repère les étapes temporelles principales.

Et j'espère pouvoir mettre en lien ces étapes avec l'impact de nos sociétés et du réchauffement climatique. Ça va permettre d'enrichir la compréhension des variations de la biodiversité, et de repérer de nouveaux signaux d'alerte.

Alors vous allez me dire, certains avaient prédit le retour du jean taille basse… Mais avec le réchauffement climatique, le fin mot de l'histoire, c'est quand même qu'on va tous finir sans chemise, et sans pantalon !

References

Daskalova GN, Myers-Smith IH, Bjorkman AD, Blowes SA, Supp SR, Magurran AE, Dornelas M (2020) Landscape-scale forest loss as a catalyst of population and biodiversity change. Science **368**: 1341–1347

Duchenne F, Porcher E, Mihoub J-B, Loïs G, Fontaine C (2022) Controversy over the decline of arthropods: a matter of temporal baseline? Peer Community Journal. doi: 10.24072/pcjournal.131

Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens IA, Carnicer J, Martín-Vide J, Peñuelas J (2018) The consecutive disparity index, D: a measure of temporal variability in ecological studies. Ecosphere **9**: e02527

Li W, MacBean N, Ciais P, Defourny P, Lamarche C, Bontemps S, Houghton RA, Peng S (2018) Gross and net land cover changes in the main plant functional types derived from the annual ESA CCI land cover maps (1992–2015). Earth System Science Data **10**: 219–234

Rigal S, Devictor V, Dakos V (2020) A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables. Ecological Indicators **112**: 106113

Wauchope HS, Amano T, Sutherland WJ, Johnston A (2019) When can we trust population trends? A method for quantifying the effects of sampling interval and duration. Methods in Ecology and Evolution **10**: 2067–2078