



Ongulés sauvages, génie écologique et intégrité des écosystèmes

CONTRIBUTEURICES

COORDINATION ET REDACTION

Cécile JACQUES (FRB), Hélène SOUBELET (FRB), Louise DUPUIS (FRB), Marine FAVRE (MTE-CGDD), Julien HARDELIN (MTE-CGDD), Cloé RIVIÈRE (MTE-CGDD)

PREPARATION

Robin ALMANSA (FRB), Pauline COULOMB (FRB), Fanny LAVASTROU (FRB)

SOMMAIRE

Messages-clés.....	4
La notion d'intégrité comme cadre d'analyse des impacts des espèces sur les écosystèmes.....	4
Impacts directs des ongulés sauvages sur les milieux (structure et composition des écosystèmes).....	6
Impacts des ongulés sauvages sur les autres animaux et impacts associés sur les milieux (composition et fonction des écosystèmes).....	8
Impacts directs des ongulés sauvages sur plusieurs fonctions des écosystèmes	9
Conclusion : quelle abondance d'ongulés pour assurer l'intégrité des écosystèmes ?	9
Références.....	10

MESSAGES-CLES

- Par leurs déplacements, l'alimentation, ou encore leur mortalité, les ongulés sauvages de France métropolitaine participent directement ou indirectement à une diversité de **processus écologiques**, au nombre desquels la modification des propriétés biotiques et abiotiques des sols, la modification des couverts herbacé et forestier, la dispersion des graines, la qualité des litières, ou encore la circulation des nutriments.
- Ces processus écologiques participent ainsi au maintien de la **structure**, de la **composition** et des **fonctions des écosystèmes**. Ces trois composantes définissent, dans une acception commune, l'**intégrité d'un écosystème**, indicateur intégratif mis en avant par le cadre mondial pour la biodiversité adopté en décembre 2022 à Montréal.
- La question des seuils de référence pour les densités et les abondances d'ongulés sauvages, pour l'atteinte de cette intégrité, se pose alors. Plusieurs publications scientifiques récentes proposent des **données de référence de biomasse**, antérieures aux impacts humains et amènent à discuter des chiffres mis en avant dans les objectifs de gestion actuels.

LA NOTION D'INTEGRITE COMME CADRE D'ANALYSE DES IMPACTS DES ESPECES SUR LES ECOSYSTEMES

L'objectif général de préservation de la biodiversité nécessite de qualifier son état présent, constater sa dégradation par rapport à un « bon » état, définir l'état futur vers lequel tendre, puis choisir les mesures qui permettent d'y parvenir. Cette démarche se heurte à plusieurs difficultés, notamment en termes de définition de ce qu'est le bon état d'un écosystème. Dans cette optique, la notion d'**intégrité**, de mieux en mieux appréhendée par la recherche, définit ce bon état des écosystèmes en rapport avec leur capacité à maintenir leurs fonctions vitales, leur capacité d'adaptation et d'évolution face aux pressions, dans la durée et en tenant compte des variations naturelles.

Cette notion, bien que discutée dans la communauté scientifique, s'impose progressivement dans les objectifs de gestion et de préservation de la biodiversité. Le cadre mondial pour la biodiversité de la Convention sur la diversité biologique en fait l'un des jalons de son objectif A, et un indicateur phare pour l'atteinte de ses cibles, notamment 2 (Restauration) et 3 (Aires protégées)¹. L'intégrité des écosystèmes pourrait donc être une base de compréhension des dynamiques écosystémiques et d'espèces, par exemple ici si l'on s'attache à définir le lien qu'entretiennent les ongulés sauvages avec leur milieu. Une des définitions de l'intégrité d'un écosystème met en avant les propriétés relatives à la **structure**, à la **composition** et à la **fonction** du milieu, voir par exemple dans Hansen *et al.* 2021². Nous nous appuyons sur cette définition dans la suite de la fiche. Il est toutefois à noter que d'autres approches tendent à rendre plus fin le grain auquel on considère l'intégrité, en produisant des indicateurs précis et mesurables, liés aux spécificités des biomes ou encore aux « variables essentielles de biodiversité »³.

Le rapport de l'Efese paru en décembre 2022 détaille les fonctions écologiques des ongulés sauvages de France métropolitaine, et nous permet d'établir un lien clair avec les différentes composantes permettant d'évaluer l'intégrité des écosystèmes, *a fortiori* parce que les écosystèmes concernés sont divers, « [allant] des forêts à des milieux ouverts de plaine en passant par des zones pentues de montagne »⁴. Les ongulés sauvages sont ainsi considérés comme des « ingénieurs des écosystèmes », en ce qu'ils «

¹ Voir à cet effet l'analyse du projet de Cadre mondial par la FRB : <https://www.fondationbiodiversite.fr/cadre-mondial-post-2020-pour-la-biodiversite-analyse-du-projet-de-cadre-par-la-frb/>

² Hansen, A.J., Noble, B.P., Veneros, J., East, A., Goetz, S.J., Supples, C., Watson, J.E.M., Jantz, A.J., Pillay, R., Jetz, W., Ferrier, S., Grantham, H.S., Evans, T.D., Ervin, J., Venter, O., Virnig, A.L.S. (2021). Towards monitoring forest ecosystem integrity within the post-2020 Global Biodiversity Framework. *Conservation Letters*.

³ Haase, P., Tonkin, J.D., Stoll S., Burkhard, B., Frenzel, M., Geijzendorffer, I.R., Häuser, C., Klotz, S., Kühn, I., McDowell, W.H., Mirtl, M., Müller, F., Musche, M., Penner, J., Zacharias, S., Schmeller, D.S. (2018). The next generation of site-based long-term ecological monitoring: Linking essential biodiversity variables and ecosystem integrity, *Science of The Total Environment*.

⁴ Bison, M., Loison, A. (2022). Les ongulés sauvages de France métropolitaine. Fonctions écologiques, services écosystémiques et contraintes. La Documentation française.

modulent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour les autres espèces, en entraînant des changements physiques de l'état des matériaux biotiques et abiotiques »⁵. Concrètement, les ongulés, par leurs multiples **activités vitales** liés à différents **processus** physiologiques et physiques, impactent certains **processus écosystémiques** des milieux, eux-mêmes associés aux **indicateurs d'intégrité** des écosystèmes. Dans la présente fiche, nous faisons le choix d'adapter la représentation de Hansen *et al.*⁶ en y intégrant des indicateurs de la structure, la composition et la fonction des écosystèmes décrits par Nicholson *et al.* 2021⁷. Nous considérons ainsi :

- **Structure** : l'hétérogénéité du paysage et sa connectivité ;
- **Composition** : la richesse spécifique et du vivant, incluant la diversité d'habitats, floristique, faunique, et génétique ;
- **Fonction** : des processus écologiques et écosystémiques, tels les services de régulation, les cycles de nutriments, les réseaux trophiques ou la résilience des milieux.

La figure ci-dessous synthétise les rôles des différents mécanismes vitaux des ongulés sauvages sur les processus écosystémiques et les services associés. Chaque flèche est explicitée dans les paragraphes qui la suivent, à partir du rapport de 2022. Les processus y sont décrits de manière simplifiée par volonté de synthèse, mais des exemples précis, développant notamment les espèces majoritairement concernées par les mécanismes et le lien entre leur densité et l'intensité de l'impact, peuvent être trouvés dans le rapport.

⁵ Définition traduite de Jones *et al.* 1994, citée dans Bison *et al.* 2022

⁶ Hansen *et al.* 2021

⁷ Nicholson E., Watermeyer K.E., Rowland J.A., Sato C.F., Stevenson S.L., Andrade A., Brooks T.M., Burgess N.D., Cheng S.T., Grantham H.S., Hill S.L., Keith D.A., Maron M., Metzke D., Murray N.J., Nelson C.R., Obura D., Plumptre A., Skowno A.L., Watson J.E.M. (2021). Scientific foundations for an ecosystem goal, milestones and indicators for the post-2020 global biodiversity framework. Nat Ecol Evol.

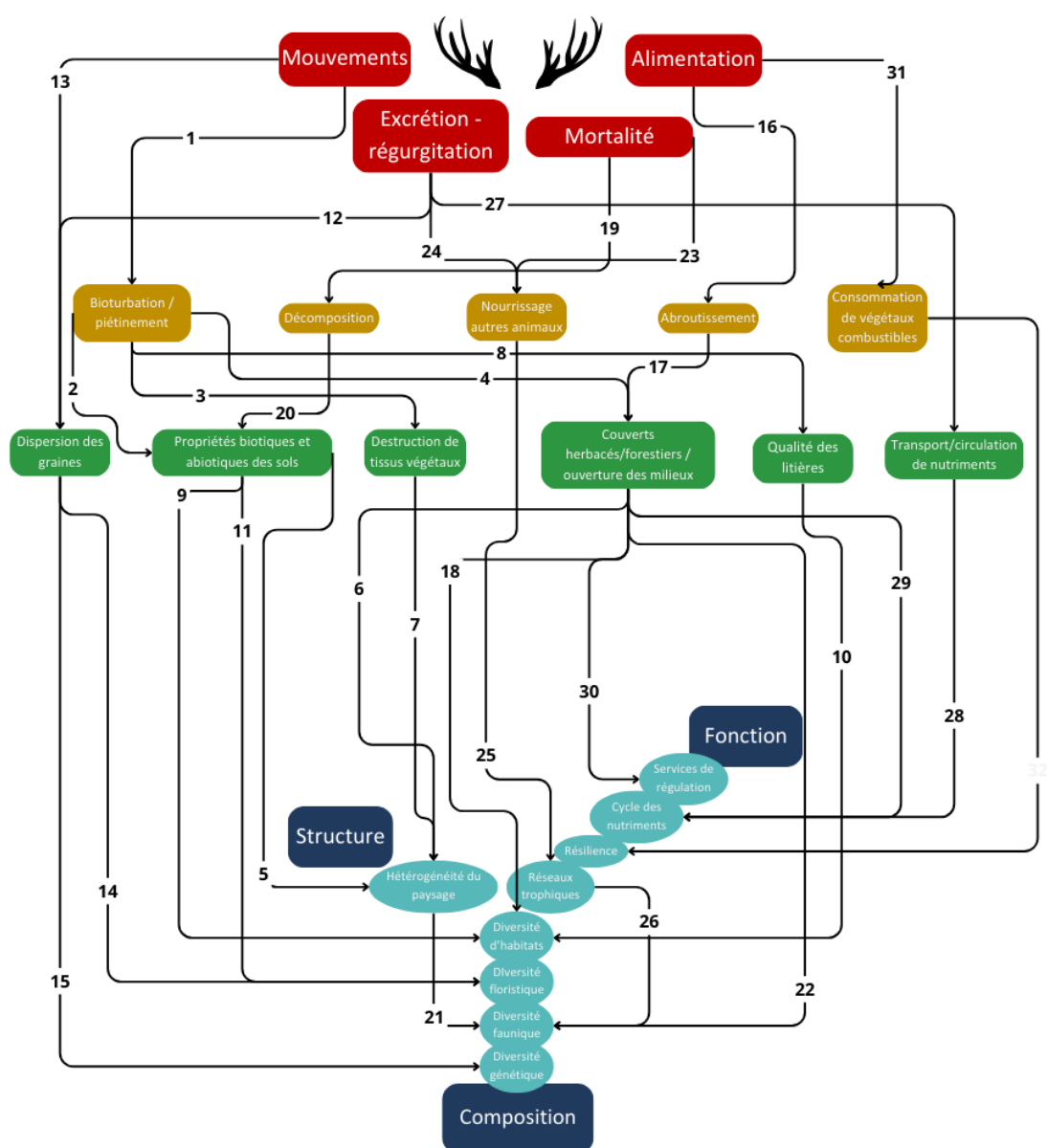


Figure 1. Impact des processus vitaux (en jaune) liés aux ongulés sauvages, regroupés en grands types (en rouge), sur les processus écosystémiques (en vert) et sur les indicateurs d'intégrité (en bleu clair) d'un écosystème. Chaque flèche matérialise un mécanisme détaillé dans le rapport Bison *et al.* 2022, et décrit ci-dessous. D'après Bison *et al.* 2022.

IMPACTS DIRECTS DES ONGULES SAUVAGES SUR LES MILIEUX (STRUCTURE ET COMPOSITION DES ECOSYSTEMES)

Dans les zones propices à l'alimentation ou encore au refuge, les **mouvements** nécessaires à la vie des ongulés sauvages entraînent un **piétinement** (1) qui modifie les **propriétés biotiques et abiotiques du sol** (2). Le piétinement est aussi à l'origine de **destruction de certains tissus végétaux** (3) « pouvant mener à la mort d'une plante ou d'une partie de celle-ci »⁸, et de la **réduction d'un couvert herbacé** (4), « cré[ant] aussi des surfaces de sol nu propices à la germination et à l'établissement des graines »⁹. Ces

⁸ Bison *et al.* 2022, p. 80.

⁹ Bison *et al.* 2022, p. 80.

mécanismes entretiennent l'**hétérogénéité du paysage** (5-6-7), elle-même définie comme un indicateur d'intégrité en lien avec la **structure** de l'écosystème¹⁰. Le rapport souligne que cette hétérogénéité « dépend de l'intensité d'utilisation des différents compartiments du domaine vital et donc de l'espèce concernée »¹¹. En effet, certaines espèces utilisent différents sites de repos, comme les chevreuils, quand d'autres utilisent à chaque fois les mêmes, comme les cerfs. Les effets de piétinement dépendent ainsi également de la grégarité de l'espèce, les espèces vivant en harde entraînant un piétinement plus important¹².

Le retournement du sol ou **bioturbation** (1), qui advient lorsque les animaux (principalement les sangliers) cherchent de la nourriture (**alimentation**), joue également sur la **composition des sols**, l'**activité microbienne** et la **qualité des litières** (2 et 8)¹³. Ces modifications ont pour conséquences la **diversification de l'habitat** (9 et 10) et l'augmentation de la **richesse spécifique** des végétaux (11), renforçant le caractère intègre des écosystèmes. Le rapport souligne que la densité en espèce concernée par la bioturbation – principalement le sanglier – influe sur le caractère positif ou négatif de la modification de la qualité du sol : « à faible densité, la qualité de la matière organique du sol et l'activité biologique sont positivement affectées par les activités de piétinement et de bioturbation (hautes valeurs de carbone organique, d'azote, de biomasse carbonée), alors qu'à haute densité, les sangliers sont responsables d'une forte dégradation du sol suggérée par de faibles valeurs des paramètres physico-chimiques et biologiques ; ces réponses étant modulées par le type de milieu »¹⁴.

Par ailleurs, la **dispersion des graines**, par ingestion et **excrétion** ou **régurgitation** de fruits (**endozoochorie** totale, partielle – (12)), ou par transport par les poils (**épizoochorie** – (13)) et favorisée par les **déplacements** permet le maintien de certaines plantes au détriment d'autres et la restauration d'une **diversité floristique** synonyme de richesse spécifique (14), mais également **génétique** (15)¹⁵. À ce titre, le rapport souligne que ces distances de dispersion varient aussi en fonction des espèces : elle peut atteindre jusqu'à 3,5km pour le cerf, pour 3,2km pour le sanglier et 2km pour le chevreuil. Le sanglier est en outre plus efficace dans la dispersion par épizoochorie, son pelage favorisant l'accrochage des graines¹⁶. Enfin, la variabilité des types de graines dispersées, ainsi que leur capacité à germer par la suite, dépend du régime des animaux, mais aussi du temps de rétention et des traitements chimiques subis dans le tractus digestif des animaux.

Dans le cadre de l'**alimentation** encore, l'**abroutissement** (16) entraîne la disparition de certaines plantes, tout en augmentant la résistance d'autres. À l'échelle du paysage, l'alimentation des ongulés sauvages a ainsi pour effet de retarder la croissance des arbres, entraînant une **diminution du couvert forestier** (17) ; ces milieux plus ouverts favorisant à terme la **diversité d'habitats** (18). Enfin, la mortalité entraînant la **décomposition des carcasses** (flèche 19) des ongulés sauvages modifie elle aussi les structures chimiques et notamment la **concentration en azote des sols** (20), ce qui favorise là encore l'**hétérogénéité spatiale** des milieux (5)¹⁷. Smith *et al.*¹⁸ ont également proposé que les troupeaux de bisons amélioraient la qualité de leurs propres pâturages par un broutage intensif en maintenant les plantes dans un stade juvénile de haute qualité nutritive, ce qui permet à d'autres herbivores de se nourrir.

Ainsi, grâce aux activités vitales des ongulés sauvages, la **structure** et la **composition** de l'habitat, notamment *via* l'hétérogénéité spatiale nécessaire à la diversité spécifique du milieu, est maintenue.

Si cette ingénierie est incontestable, la question posée en filigrane du rapport est celle du caractère intrinsèquement positif ou négatif de ces mécanismes. Cette approche appelle deux commentaires. Le premier est que toute modification apportée à l'environnement peut avoir des impacts négatifs sur les espèces qui bénéficiaient de la situation antérieure et des impacts positifs sur de nouvelles espèces qui sont adaptées à la situation nouvelle. Il est sans doute plus correct de parler de

¹⁰ Hansen *et al.* 2021

¹¹ Bison *et al.* 2022, p. 80.

¹² Bison *et al.* 2022, p. 81.

¹³ Bison *et al.* 2022

¹⁴ Bison *et al.* 2022, p. 81.

¹⁵ *Ibid.*

¹⁶ Bison *et al.* 2022, p. 82.

¹⁷ *Ibid.*

¹⁸ Smith *et al.* 2023

« changements » d'état et de nouvel équilibre. La seconde remarque est liée à la densité en animaux qui joue sur l'ampleur des impacts et leur aspect irréversibles ou non. Nous tentons de répondre à la question de la densité souhaitable en conclusion de cette fiche.

IMPACTS DES ONGULES SAUVAGES SUR LES AUTRES ANIMAUX ET IMPACTS ASSOCIES SUR LES MILIEUX (COMPOSITION ET FONCTION DES ECOSYSTEMES)

Ce paragraphe reprend certains exemples de modifications des paysages associées à la présence d'ongulés sauvages, en soulignant ensuite qu'elles ont un effet sur d'autres espèces animales. Ces espèces animales, ayant des traits fonctionnels différents, soutiendront à leur tour divers services écosystémiques.

De manière indirecte, la composition des sols, que nous citons plus haut, a par exemple cet effet de **diversification et d'abondance faunique** du fait de l'**hétérogénéité spatiale** qu'elle engendre (21). En outre, l'**ouverture des paysages** facilitée par les processus d'**abrutissement** favorise l'installation de certains mésoherbivores, et donc la **diversité faunique** (22) ou la composition d'une communauté végétale d'intérêt trophique pour ces derniers. Par exemple, la création et le maintien de mares par les sangliers qui s'y roulent a conduit à favoriser la présence de certains amphibiens. Enfin, en diminuant certaines abondances végétales, les ongulés peuvent diminuer l'activité de certains rongeurs, alors plus exposés à la prédation ou à des événements climatiques¹⁹. Dans certains cas, la modification et même la perte des habitats potentiels pour certaines espèces (notamment d'oiseaux et de rongeurs) rend ces dernières plus vulnérables à la prédation et à des événements climatiques, modifiant à terme le réseau d'interactions²⁰. Un des exemples d'interactions complexes médiées par les ongulés dans les écosystèmes est la restauration de grands troupeaux de bisons aux États-Unis, qui a plus que doublé la richesse en espèces de plantes indigènes des prairies. Ce mécanisme est expliqué par le fait que le bison consomme les espèces végétales dominantes de l'habitat, induisant le développement d'autres espèces et que les perturbations physiques de l'environnement, comme la production de « marécages à bisons » ont augmenté l'hétérogénéité de l'habitat et donc la diversité d'espèces végétale et animales favorisées par ces milieux spécifiques²¹.

De manière plus directe, les ongulés sauvages constituent la **proie** principale et permettent ainsi le **nourrissage** des grands carnivores dans grand nombre d'écosystèmes (23), notamment le loup et le lynx dont ils constituent en Europe « les proies principales »²². Le rôle joué par les ongulés dans les conflits entre pastoralisme et grands carnivores est détaillé dans les fiches suivantes sur les services et disservices, et sur la cynégétisation. Nous nous intéressons ici strictement aux plans de la santé des écosystèmes et des compositions fauniques. Ainsi, que la **mortalité** soit occasionnée par la prédation par ces carnivores, par les chasseurs ou par d'autres causes, les **carcasses** des ongulés sauvages, et dans le cas de la chasse les abats qui sont laissés sur place, constituent alors une **ressource** pour divers vertébrés et invertébrés charognards (23). Il est souligné que « les espèces de grande taille apportent plus de nutriments aux charognards que les petites espèces »²³. Les **déjections** des ongulés sauvages constituent également une **ressource** pour certains animaux (24)²⁴. Enfin, les ongulés **prédatent** un certain nombre d'espèces, notamment les œufs des oiseaux forestiers nichant au sol²⁵. Leur présence a donc des conséquences directes sur les **réseaux trophiques**, influant en dernière instance sur les **compositions fauniques** dans les milieux qu'ils habitent (25 et 26).

¹⁹ Bison *et al.* 2022, p. 82.

²⁰ *Ibid.*

²¹ Smith *et al.* 2023

²² Bison *et al.*, p. 97.

²³ *Ibid.*, p. 92.

²⁴ *Ibid.*

²⁵ *Ibid.*

IMPACTS DIRECTS DES ONGULES SAUVAGES SUR PLUSIEURS FONCTIONS DES ECOSYSTEMES

En termes d'action sur les fonctions des écosystèmes, on trouve notamment un rôle dans la circulation des nutriments, ainsi que dans le cycle du carbone ou encore dans la prévention des feux.

L'**excrétion** favorise le **transport de nutriments** (27), et ultimement leur **circulation** (28)²⁶, dont nous avons vu qu'elle est considérée comme une **fonction** d'un écosystème intègre.

Comme nous l'avons vu plus haut, les ongulés, par leur activité d'herbivorie, régulent la biomasse et les espèces végétales. Ils permettent de conserver des **milieux ouverts**²⁷. Or, cette fonction participe également aux cycles de l'azote, des **nutriments** (29), à la **régulation du carbone** (30).

Il est à noter également que la présence d'ongulés joue un rôle scientifiquement attesté, bien que peu documenté dans le cas de la France, sur la **prévention des feux**, en **consommant des arbres combustibles** (31)²⁸. Leur présence améliore ainsi la **résilience** des milieux (32), notamment face à des événements tels que les incendies de forêts, liés au changement climatique. Cette résilience est au nombre des indicateurs d'intégrité directement liée à la fonction des écosystèmes²⁹. Cette prévention, de même que les effets décrits précédemment sur les sols et le service de stockage de carbone qui en découle, sont alors à porter au crédit d'un effet sur la **fonction** des écosystèmes. Nous analysons plus en détail les services écosystémiques liés à la présence des ongulés sauvages, ainsi que les disservices associés, dans la Fiche 2.

CONCLUSION : QUELLE ABONDANCE D'ONGULES POUR ASSURER L'INTEGRITE DES ECOSYSTEMES ?

La présence des ongulés sauvages sur les territoires de France métropolitaine a donc un certain nombre d'effets vertueux, s'inscrivant dans le maintien des trois composantes permettant de définir un écosystème comme intègre : sa **structure**, sa **composition** et sa **fonction**. Cependant, comme le souligne le rapport de l'Efese, le caractère positif de ces effets, comme dans le cas entre autres de l'abrutissement, du piétinement ou de la réduction du couvert herbacé et forestier, est à moduler avec la pression d'herbivorie, le caractère grégaire de l'une ou l'autre espèce, le degré d'appétence des plantes ou leur résistance. Ainsi, par exemple, une « trop » forte densité d'ongulés sauvages d'une seule espèce, et donc une forte pression d'herbivorie homogène ciblant certaines plantes ou certains espaces, impacte la biomasse végétale parfois fortement, entraînant des problématiques de conservation d'habitat et d'espèces³⁰.

La question qui se pose alors à l'échelle des territoires habités par les ongulés sauvages de France métropolitaine est celle de définir des **états de référence** : comment et sur quelle base peut-on réussir à qualifier une densité d'espèces comme étant trop importante, normale, à réguler ? L'activité humaine et son développement, la diminution des populations sauvages engendrée, ont nécessairement joué un rôle dans l'état et le fonctionnement des écosystèmes. La recherche peut contribuer à définir ce qu'était la biomasse d'herbivores telle qu'elle existait à une ère pré-Anthropocène, et l'envisager comme un état de référence. À cet égard, la dernière ère interglaciaire (LIG pour *Last Interglacial*) est une période du Pléistocène caractérisée par un climat relativement similaire à celui d'aujourd'hui, mais précédant l'arrivée d'*Homo sapiens* en Europe³¹, ce qui en fait une période d'intérêt pour une comparaison. En prenant pour

²⁶ *Ibid.*

²⁷ *Ibid.*

²⁸ *Ibid.*

²⁹ Hansen *et al.* 2021

³⁰ Bison *et al.* 2022

³¹ Davoli, M., Monsarrat, S., Pedersen, R. Ø., Scussolini, P., Karger, D. N., Normand, S., & Svenning, J.-C. (2023). Megafauna diversity and functional declines in Europe from the Last Interglacial to the present. *Global Ecology and Biogeography*,

exemple l'Angleterre de la dernière période interglaciaire, Fløjgaard *et al.*³² estiment une biomasse de daims supérieure à 15 tonnes/km², là où Davoli *et al.*³³ font quant à eux état d'une biomasse moyenne de mégafaune de 18,9 tonnes/km² dans l'Europe à la même période. Ce dernier chiffre est ici comparé à une estimation de la biomasse de mégafaune actuelle, en moyenne de 0,6 tonnes/km², ce qui représente une perte de 94,5 %. C'est dire, en d'autres termes, que ce que l'on considère être la ligne de base, le référentiel, sur lequel on se base pour les activités de conservation en tâchant d'atteindre l'équilibre pour les écosystèmes, a déjà subi une dévaluation. Comparer les densités actuelles avec celles qui précèdent l'activité humaine revient ici à dire que l'on considère le seuil souhaitable de la densité d'ongulés sauvages similaire, ou au moins comparable, à ce seuil sans activité humaine, ce qui est méthodologiquement discutable. Pour autant, et même en remettant en question le seuil à considérer, l'écart reste ici drastique. En outre, on peut étayer ce constat en y ajoutant celui d'une moindre diversité d'espèces. Davoli *et al.* soulignent par exemple qu'à l'échelle de l'Europe, certaines zones naturelles connaissent des pertes de biodiversité liées à une présence accrue et uniformisée de cerfs, qu'ils imputent par ailleurs en partie à l'absence de grands carnivores³⁴. Ils démontrent enfin que les pertes massives de mégafaune, tant en termes de richesse spécifique que de biomasse, depuis la dernière période interglaciaire jusqu'à nos jours, ont eu un effet drastique notamment sur la magnitude de l'herbivorie (et de la carnivorie) dans le contexte européen. Cette perte massive de mégafaune a engendré des effets sur la structure des écosystèmes et la perte d'une diversité fonctionnelle, estimée à 80 % sur le territoire européen³⁵.

Dans ces conditions, en considérant les cibles de conservation et de régulation, on peut alors se poser la question des avantages et des inconvénients de certaines actions dans une perspective plus globale. Par exemple, les objectifs de régulation des populations d'ongulés sont souvent justifiés par une prolifération causant potentiellement des dommages aux activités agricoles ou aux forêts (voir Fiche 3 sur les activités cynégétiques), mais sans tenir compte des autres fonctions de ces populations dans les écosystèmes, en particulier celles décrites dans cette synthèse : fertilisation, transport de graines, augmentation de l'hétérogénéité des paysages etc. et négligeant le fait que les ongulés sont des ingénieurs des écosystèmes qui créent la diversité végétale nécessaire à leurs propres besoins (voir Smith *et al.*, 2023). De même, l'on peut étudier l'intérêt d'un résensauvagement (*rewilding*) de nos habitats de France métropolitaine (voir Fiche 4) dans une optique de régénération des écosystèmes, arguant que les communautés et compositions fauniques plus proches de celles qu'elles seraient sans le déclin massif causé par l'activité humaine peuvent représenter une opportunité, notamment pour l'adaptation au changement climatique.

REFERENCES

- Bison, M., Loison, A. *et al.* (2022). "Les ongulés sauvages de France métropolitaine - Fonctions écologiques, services écosystémiques et contraintes". Rapport de l'Efese.
- Hansen, A.J., Noble, B.P., Veneros, J., East, A., Goetz, S.J., Supples, C., Watson, J.E.M., Jantz, A.J., Pillay, R., Jetz, W., Ferrier, S., Grantham, H.S., Evans, T.D., Ervin, J., Venter, O., Virnig, A.L.S. (2021). "Towards monitoring forest ecosystem integrity within the post-2020 Global Biodiversity Framework". *Conservation Letters*.
- Haase, P., Tonkin, J.D., Stoll S., Burkhard, B., Frenzel, M., Geijzendorffer, I.R., Häuser, C., Klotz, S., Kühn, I., McDowell, W.H., Mirtl, M., Müller, F., Musche, M., Penner, J., Zacharias, S., Schmeller, D.S. (2018). "The next generation of site-based long-term ecological monitoring: Linking essential biodiversity variables and ecosystem integrity". *Science of The Total Environment*.

³² Fløjgaard, C., Pedersen, P. B. M., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., & Ejrnæs, R. (2022). Exploring a natural baseline for large-herbivore biomass in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*.

³³ Davoli *et al.* 2023

³⁴ *Ibid.*

³⁵ *Ibid.*

- Fløjgaard, C., Pedersen, P. B. M., Sandom, C. J., Svenning, J.-C., & Ejrnæs, R. (2022). "Exploring a natural baseline for large-herbivore biomass in ecological restoration". *Journal of Applied Ecology*.
- Davoli, M., Monsarrat, S., Pedersen, R. Ø., Scussolini, P., Karger, D. N., Normand, S., & Svenning, J.-C. (2023). "Megafauna diversity and functional declines in Europe from the Last Interglacial to the present". *Global Ecology and Biogeography*.
- Nicholson E., Watermeyer K.E., Rowland J.A., Sato C.F., Stevenson S.L., Andrade A., Brooks T.M., Burgess N.D., Cheng S.T., Grantham H.S., Hill S.L., Keith D.A., Maron M., Metzke D., Murray N.J., Nelson C.R., Obura D., Plumptre A., Skowno A.L., Watson J.E.M. (2021). "Scientific foundations for an ecosystem goal, milestones and indicators for the post-2020 global biodiversity framework." *Nat Ecol Evol*.
- Smith, F., Elliott Smith, E., Hedberg, C., Lyons, S., Pardi, M., & Tomé, C. (2023). "After the mammoths: The ecological legacy of late Pleistocene megafauna extinctions." *Cambridge Prisms: Extinction*, 1, E9. doi:10.1017/ext.2023.6