

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Ecologie

présentée par

Vincent DEVICTOR

pour obtenir le titre de Docteur de l'Université Paris VI

La Nature Ordinaire face aux perturbations anthropiques

Impact de la dynamique temporelle et de la fragmentation spatiale des paysages
sur les communautés

| | | |
|---------------------|---|-------------|
| Luc Abbadie | Professeur, Université Paris VI | Président |
| Thierry Boulinier | Chargé de recherche, CNRS | Rapporteur |
| Michael L. McKinney | Professeur, University of Tennessee | Rapporteur |
| Nicolas Mouquet | Chargé de recherche, CNRS | Examineur |
| Xavier Hindermeier | Ingénieur, Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable | Examineur |
| Frédéric Jiguet | Maître de conférences, MNHN | Codirecteur |
| Denis Couvet | Professeur, MNHN | Codirecteur |

RESUME

Quelles sont les réponses que l'on peut attendre *a priori* des espèces communes aux changements globaux, et comment étudier ces réponses *en pratique* ? Ces deux interrogations constituent le cœur de ma thèse. La plupart des études en conservation se sont davantage intéressées aux populations de faibles effectifs. Les études concernant les communautés d'espèces communes sont plus récentes, et leurs résultats sont souvent fragilisés par des problèmes conceptuels et méthodologiques pas encore surmontés. Avant d'étudier la réponse des communautés aux changements globaux, je réponds à trois questions qui se sont imposées lors de ce travail: 1) L'étude des espèces communes est-elle justifiée en conservation ? 2) Que puis-je connaître d'un système complexe étudié sans cadre expérimental ? 3) Que puis-je espérer en terme d'application concrète issue de ce type de travaux ? J'examine ensuite la réponse des communautés à des perturbations anthropiques en me basant sur des cas concrets.

Je m'intéresse dans une première partie au cas particulier des milieux agricoles dans lesquels les enjeux de conservation sont majeurs. Je montre que les pratiques agricoles et le contexte paysager sont des facteurs essentiels de structuration des communautés de plantes et d'oiseaux dans le temps et dans l'espace. Dans cette première partie, les communautés sont essentiellement étudiées à travers leurs richesses spécifiques.

Dans une deuxième partie, je m'intéresse à la réponse *fonctionnelle* des communautés aux perturbations anthropiques. En particulier, je m'intéresse au remplacement des espèces spécialistes par des espèces généralistes dans les milieux dégradés. Je montre que la réponse différentielle des espèces aboutit à une homogénéisation fonctionnelle des communautés. Je propose dans cette partie d'utiliser cette réponse des communauté pour construire un indicateur de biodiversité. Une originalité de cette partie réside dans la prise en compte explicite de la dynamique du paysage, en particulier de l'urbanisation. Je montre en outre que certains résultats peuvent être généralisés en étudiant un modèle de méta-communauté. Je conclue cette partie en montrant que la réponse dynamique des communautés aux changements d'habitats dans l'espace et dans le temps est profonde et facilement quantifiable.

Dans une troisième partie je m'interroge explicitement sur le devenir possible des espèces communes. Je teste en particulier le rôle des aires protégées sur ces espèces dans un contexte de changement global. Je montre que les communautés d'espèces communes fournissent des outils intéressants pour l'évaluation de l'état de conservation des aires protégées et que ces milieux jouent un rôle de refuge pour les espèces communes les plus vulnérables.

En conclusion, les résultats de ce travail suggèrent que l'étude de la Nature Ordinaire fournit des résultats essentiels pour la conservation. Conceptuellement, l'écologie des communautés bénéficie d'une base théorique importante qui permet de tester des prédictions fortes sur la réponse des espèces. Les problèmes méthodologiques majeurs tels que le problème de la détectabilité et de l'autocorrélation spatiale sont également généralement surmontables. Finalement, ce type d'étude ne doit pas faire oublier que s'intéresser aux espèces communes ne peut être du seul ressort des scientifiques et nécessite le suivi de la biodiversité par des amateurs bénévoles. Dans un monde en mutation de plus en plus artificialisé, cette branche de la conservation semble particulièrement favorable au rapprochement entre les hommes et les espèces de tous les jours dans les milieux proches de nous.

Remerciements

Je remercie l'ensemble des membres de mon Jury et en particulier les deux rapporteurs de ce travail, Thierry Boulinier et Michael McKinney.

Je remercie Frédéric de m'avoir guidé tout au long de ce travail qu'il m'a notamment aidé à rythmer de façon efficace en fixant des échéances et en étant particulièrement réactif pour initier des problématiques et sortir des impasses. Les oiseaux ont été longtemps au cours de cette thèse des chiffres et des acronymes et sont devenus petit à petit des espèces et des chants que j'étais capable de reconnaître pendant le week-end. Pour mener à bien ce travail, j'ai dû apprendre à démystifier la difficulté que je croyais inhérente à l'étude des oiseaux. C'est Frédéric Jiguet qui a provoqué ma curiosité naturaliste pour ce groupe fascinant.

J'ai trouvé grâce à Romain Julliard un terrain conceptuel et méthodologique fertile qui m'a permis de « donner un sens écologique » aux espèces dans l'étude des communautés. Avant de me livrer à des analyses complexes et pas nécessairement justifiées, Romain m'a souvent forcé à revenir à la question posée, aux prédictions écologiques et à une argumentation solide. Je te remercie pour nos interactions spontanées.

Mon travail s'est déroulé dans le laboratoire Conservation des Espèces Restauration et Suivi des Populations. Denis Couvet, directeur du laboratoire, a une vision critique et un suivi quasi-hebdomadaire de la littérature scientifique qui lui confère un don particulier pour remettre en cause les idées reçues. Les échanges avec Denis ont été pour moi particulièrement importants pour stimuler l'exploration des questions que je me suis posées. Je tiens à le remercier particulièrement pour ces interactions fructueuses.

Je remercie Alexandre Robert pour sa disponibilité totale. Alexandre m'a permis de résoudre beaucoup de problèmes divers. Beaucoup de ces questions ont été grâce à lui formalisées dans un modèle original de méta-communauté. Ceci nous a permis d'explorer des questions qui me tenaient à cœur et qui seraient restées sans réponses. Je pense que ce modèle n'a pas fini de nous permettre de collaborer pour traiter certaines questions sur la dynamique des méta communautés.

Je remercie en particulier :

Agnès et Valentin pour leur soutien et leur aide fantastiques lors de ces trois ans de thèse et le sprint final de la rédaction du manuscrit.

Pierre Bougnères pour sa confiance et ses leçons de pêches m'ayant permis de ferrer cette thèse.

Laurent Godet pour m'avoir littéralement formé à l'ornithologie grâce à nos sorties sur le terrain, à sa culture naturaliste, et à son sens de l'observation impressionnant. J'ai pu avec Laurent examiner deux questions relatives à l'évaluations des aires protégées au cours de son DEA. L'efficacité de cette collaboration était inattendue.

Joanne Clavel, pour nos interactions immédiates et notre travail *en équipe* pour résoudre certaines questions.

Christian Kerbiriou, Jean Claude Abbadie et Ondine Filippi-codaccioni, pour notre collaboration sur le projet de suivi de biodiversité en milieu agricole avec le SRPV

L'équipe d'ingénierie du paysage de l'Enita de Bordeaux, et en particulier Alexandre Lee et Marie-Françoise Slack pour les interactions qui nous ont permis de comprendre et d'utiliser les données TERUTI.

Thierry Boulinier qui, en plus d'avoir participé à mon Jury s'est toujours montré intéressé par mon travail, a participé à mon comité de thèse et m'a permis de prendre un bon départ dans cette thèse en répondant à de nombreuses questions de fond que je me posais.

Yves Bas qui m'a entre autre aider à affronter les modèles mixtes et a toujours eu des bonnes idées à partager au bon moment.

Jean Christophe Delattre et Philippe Rivalan pour leur initiation à la programmation qui m'a permis, et me permet encore, de gagner un temps considérable.

Je remercie Marc Kéry pour nos échanges relatifs au problèmes de la détectabilité qui m'ont éclairé sur les apports possibles de l'approche bayésienne

François Chiron, Anne-Sophie Gadot, Ondine Isabelle Le viol, Laëtia Marouze, Mathilde Bouvron, Karine Ankrenaz, Olivier Dehorter, Pierr-Hyves Henry, Florit (pour nos discussions sur l'effet réserve) pour leur bonne humeur et avoir conférer à l'ensemble du labo une ambiance réellement conviviale.

Shannon Tanner, Grégoire Devictor pour leurs conseils multiples qui m'ont souvent permis de reformuler mon anglais trop français dans les publications.

Je remercie Emmanuelle Porcher pour sa relecture fine d'une première version de ce manuscrit.

Je remercie particulièrement l'ensemble des observateurs du programme STOC sur lesquels repose cette formidable base de données.

SOMMAIRE

| | |
|--|-----------|
| Introduction | 1 |
| Qu'est ce qui justifie l'étude des espèces communes en conservation ? | 4 |
| Que peut-on espérer connaître d'un système biologique complexe étudié sans cadre expérimental ? | 8 |
| Que m'est-il permis d'espérer quant aux éventuelles « applications » résultant de l'étude des espèces communes ? | 11 |
| Objectif de la thèse et présentation des travaux | 14 |
| Partie I : Réponse des communautés aux activités anthropiques en termes de richesse et de stabilité : exemple du milieu agricole | 16 |
| Les enjeux de conservation majeurs et complexe du milieu agricole | 17 |
| Influence des pratiques agricoles sur les communautés de plantes | 19 |
| <i>Article : Vincent Devictor, Jacques Moret, Nathalie Machon. Impact of ploughing on soil seed bank dynamics in temporary pools. Plant Ecology. In press</i> | |
| Influence du contexte paysager sur les communautés d'oiseaux | 21 |
| <i>Article : Vincent Devictor, Frederic Jiguet. Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. Agriculture Ecosystem and Environment. In press</i> | |
| Partie II : Espèces gagnantes et espèces perdantes face aux changements globaux : exemple de l'homogénéisation biotique | 25 |
| Refonder l'écologie des communautés sur les traits fonctionnels | 26 |
| Réponse des espèces à la dégradation des paysages selon leur degré de spécialisation | 31 |
| <i>Article : Vincent Devictor, Romain Julliard, Frédéric Jiguet. Winners and losers in fragmented and disturbed landscapes. Submitted</i> | |
| <i>Article : Romain Julliard, Joanne Clavel, Vincent Devictor, Frederic Jiguet and Denis Couvet. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. Ecology Letters. In press</i> | |
| La mesure de la spécialisation en tant qu'indicateur de biodiversité | 37 |
| <i>Article : Vincent Devictor, Romain Julliard, Joanne Clavel, Frédéric Jiguet, Alexandre Lee, Marie-Françoise Slak & Denis Couvet. Measuring the functional homogenisation of communities induced by landscape fragmentation and disturbance. Submitted</i> | |
| <i>Article : Vincent Devictor, Romain Julliard, Denis Couvet, Alexandre Lee, & Frédéric Jiguet . Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. Conservation Biology. In press</i> | |
| <i>Article : Vincent Devictor, Alexandre Robert. Assessing how community indices perform following landscape disturbance: a meta-community modelling approach. Submitted</i> | |
| Partie III : Destin de la Nature Ordinaire dans un monde qui change | 45 |
| Quelle stratégie de conservation à large échelle ? | 46 |
| Une évaluation d'un effet des aires protégées sur la Nature Ordinaire à l'échelle de la France | 47 |
| <i>Article : Laurent Godet, Vincent Devictor, Frédéric Jiguet Estimating relative population size included within protected areas. Biodiversity and Conservation. In press</i> | |
| <i>Article : Vincent Devictor, Laurent Godet, Romain Julliard, Denis Couvet, Frédéric Jiguet. The positive effects of protected areas on common species. Submitted</i> | |
| Conclusion : L'étude de la réponse des espèces communes aux changements globaux : un impossible nécessaire | 52 |
| Etudier les grandes signatures des communautés d'espèces communes face aux changements globaux : tentative de généralisation de la démarche à suivre | 53 |
| L'étude des espèces communes : limites et perspectives immédiates | 55 |
| L'étude des espèces communes : vers une conservation dynamique à la fois <i>impossible</i> et <i>nécessaire</i> | 57 |
| L'étude de la Nature Ordinaire favorable au ré-enchantement | 58 |
| Bibliographie | 61 |
| Points techniques | 67 |

Introduction

L'étude du devenir des espèces qui ne sont pas directement menacées de disparaître en biologie de la conservation ne s'impose pas d'emblée comme une nécessité. De fait, les populations de faible effectif ou en fort déclin motivent la plupart des études (Norris 2004). La recherche des mécanismes conduisant les espèces au bord de l'extinction a en outre servi de paradigme fondateur en biologie de la conservation (Caughley 1994). C'est la manière intuitive d'aborder les cas de menaces directes.

Les changements globaux, et en particulier le réchauffement climatique, nous invitent à considérer non plus seulement la biodiversité actuelle et les menaces qui pèsent sur elle, mais leurs *devenirs*. Cette dimension *dynamique* de la conservation est relativement nouvelle et contraste avec la vision strictement *protectrice* sur laquelle la biologie de la conservation s'est développée. Dans ce nouveau contexte, l'étude des espèces directement menacées est-elle suffisante ?

En fait, beaucoup d'études se justifient seulement par *l'urgence* de l'intervention, sans laquelle ce qui est menacé disparaît totalement. L'extinction représente en effet un stade ultime tout à fait fondamental et irréversible. Renforcement, transfert, multiplication ex-situ... nous pouvons tout essayer mais nous ne pouvons ressusciter une espèce. Il n'y a pour ainsi dire pas de mesure compensatoire à la disparition, et c'est ce qui rend l'utilisation des listes d'espèces menacées centrale dans les politiques de conservation. Doit-on, dans ce contexte, se préoccuper également des espèces communes ?

A la manière d'un hôpital qui déciderait d'accompagner son service d'urgence, d'un centre de veille de santé publique doté d'une structure de prévention et d'éducation, nous verrons que les deux approches (*urgence* vis-à-vis des espèces proches de l'extinction et *veille* des espèces communes) sont tout à fait complémentaires. En revanche, les questions posées, les échelles abordées, les méthodes, les moyens déployés et le sens des résultats obtenus sont souvent différents. En particulier, travailler sur de multiples espèces sur de larges échelles spatiales implique quasiment toujours de quitter la démarche expérimentale. Nous verrons que cette absence d'expérimentation pose de sérieux problèmes méthodologiques. De plus, travailler sur les espèces communes semble peu favorable à l'élaboration de recommandations concrètes pour des gestionnaires. Nous poserons explicitement la question de *l'applicabilité* des recherches menées sur les espèces communes.

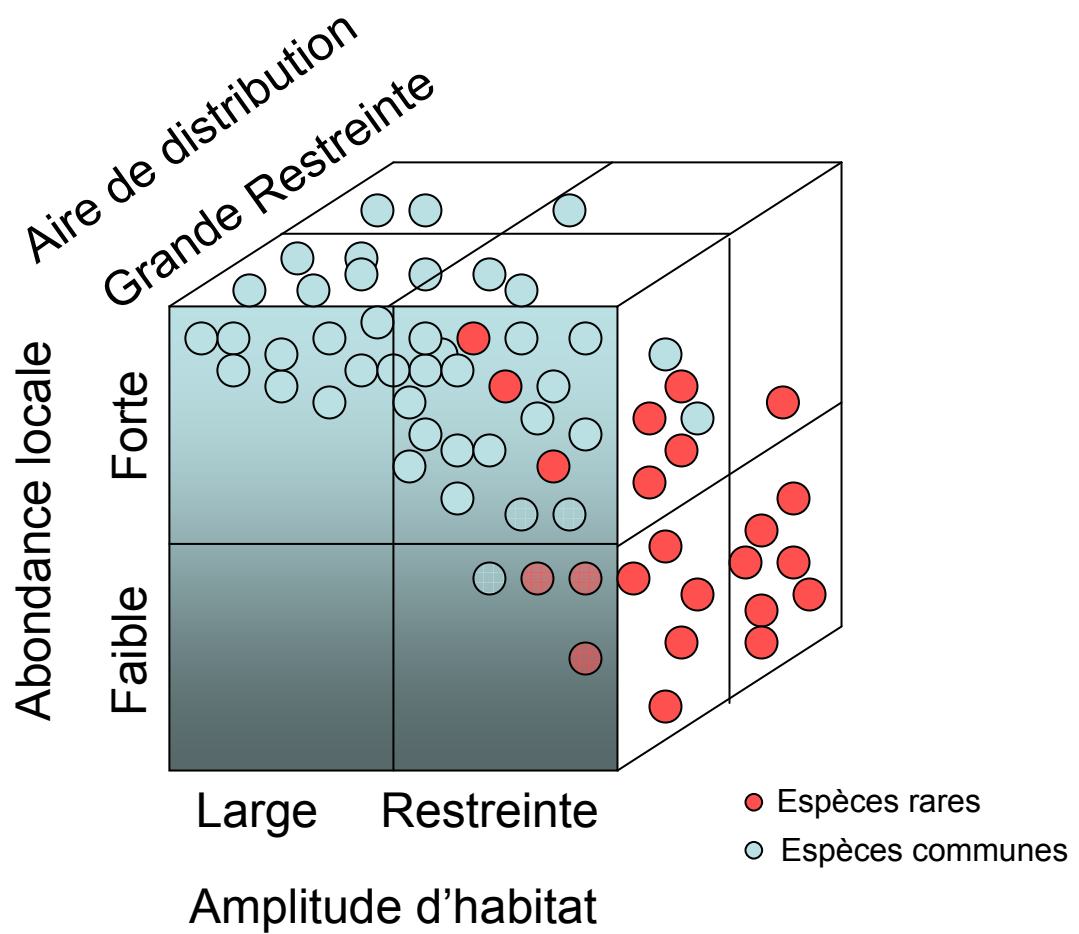


Figure 1. Définition d'une espèce commune. Cette notion est une fonction de l'abondance, de l'échelle spatiale considérée et de l'utilisation de l'habitat. C'est une notion hautement subjective qui dépend étroitement de l'écologie de l'espèce. Les espèces peuvent être néanmoins utilement distribuées entre un pôle rare et un pôle commun selon leur abondance et leur répartition spatiale relatives (adapté d'après Rabinowitz 1981)

Mais quelles sont ces espèces au juste ? La façon la plus rigoureuse de définir une espèce commune semble être par la négative : une espèce commune est une espèce qui n'est pas rare. En effet, la notion de rareté a fait l'objet de nombreuses recherches en biologie de la conservation que l'on peut utilement réinvestir. Nous dirons qu'une espèce est commune lorsqu'elle a au moins l'un ou l'autre des attributs suivants : une grande aire de répartition, une abondance locale forte, et/ou une large amplitude d'habitat (Figure 1). Cela dit, rare ou commun sont deux notions étroitement dépendantes de l'échelle spatiale considérée, ce qui rend la définition nécessairement difficile à établir de façon absolue.

Il est intéressant de noter que les espèces communes sont depuis peu regroupées sous le terme de *Nature ordinaire*. Certains ont trouvé le terme péjoratif. Pourtant, cette notion s'interprète non pas seulement comme une Nature qui n'a rien d'extraordinaire, mais comme la *Nature familière*, qui se trouve à notre porte, que l'on peut croiser tous les jours. Nous verrons que cette proximité de la société avec les espèces communes confère à ce compartiment de biodiversité une place tout à fait singulière.

Les deux paradigmes de Caughley (1994), qui correspondent à l'étude des populations de faible effectif et celle des populations fortement déclinantes, sont en partie justifiés par l'identification de mécanismes démographiques et génétiques qui s'expriment spécifiquement dans le cas de ces populations. Par exemple, les effets Allee, les stochasticités génétique, démographique et environnementale sont autant de facteurs aggravant le destin des petites populations.

En revanche, certains symptômes de la dégradation des paysages ne sont pas visibles sur les populations de faible effectif, et ce sont au contraire les espèces dont les populations ont un effectif suffisant qui peuvent renseigner sur certaines causes de la perte de biodiversité.

Quels sont ces symptômes attendus *en théorie*, et comment les mettre en évidence *en pratique* ? Ces deux questions constituent le cœur de mon travail.

Je montrerai que les termes de *dégradation* et de *paysage* demandent à être définis précisément. En effet, si certaines espèces semblent être négativement affectées par les activités humaines, d'autres, au contraire en bénéficient. La notion de dégradation est ambiguë et je me limiterai donc généralement à l'étude des conséquences de la *fragmentation* spatiale des paysages et de leur *perturbation* temporelle. La perturbation sera explicite (par exemple en étudiant l'urbanisation) ou reflètera le changement de la composition du paysage en termes d'habitat, quelle que soit la nature de ces habitats. Le paysage, quant à lui, désigne une unité spatiale de plusieurs km² incluant plusieurs habitats (Wiens *et al.* 2004). Cette définition sera précisée dans chaque étude.

changements globaux ont-elles des caractéristiques propres ? Les interactions entre espèce communes sont-elles modifiées par les changements globaux ? Peut-on prévoir les conséquences de la modification de la composition relative des communautés en telle ou telle espèce ? Afin de répondre à ces questions, il est intéressant *en soi* d'étudier les mécanismes écologiques impliqués dans les variations spatio-temporelles des espèces communes sans pour autant qu'il y est menace direct ou risque d'extinction.

Ce changement d'attitude se manifeste dans le point de vue scientifique récent selon lequel la question n'est pas d'identifier les impacts négatifs des activités humaines sur la biodiversité mais au contraire de déterminer ce que l'homme perd en perdant la biodiversité (Diaz *et al.* 2006). Si les arguments utilitaristes sont généralement *le motif* (rationnel) de cette valorisation de la Biodiversité au sens large, ils en constituent rarement le *mobile* (affectif). Les services rendus par la biodiversité selon le *Millenium Ecosystem Assessment* ne sont pas seulement des fibres et des médicaments, mais ce qui rend la vie de l'homme possible et « valant la peine d'être vécue ». Au moins pour les civilisations occidentales, retisser des liens avec la Nature est devenu le symbole d'une recherche de meilleure qualité de vie. Il ne s'agit pas de préserver seulement ce qui risque de disparaître définitivement de la planète mais aussi d'éviter que l'artificialisation croissante des milieux entraîne le désenchantement de ce qui nous entoure.

Cette valorisation de la Nature ordinaire s'est aussi particulièrement exprimée dans l'actualisation des problèmes de conservation au monde mondialisé et urbanisé. La Nature ne se restreint plus aux aires protégées de Yellowstone ni à la panthère de Floride. Il s'agit désormais de s'intéresser aux espèces présentes « là où les gens vivent et travaillent » (Miller & Hobbs 2002). La Nature ordinaire et familière, constitue un lien intime fondamental entre l'homme urbanisé et ce qui n'est pas (ou moins) artificiel. Finalement, la crise de biodiversité, en touchant les espèces soi-disant communes, fait prendre conscience au scientifique (qui a souvent lui-même une sensibilité naturaliste) que un moineau, une sauterelle, une ortie, une carpe et un escargot sont aussi extrêmement importants. Le déclin de cette Nature ordinaire est donc perçu comme une perte en soi et il n'est pas ridicule de se lamenter sur la disparition des moineaux (Krebs *et al.* 1999).

D'autre part, de façon plus diffus, s'installe auprès du grand public que si ces espèces, pourtant communes et connues de tous, se mettent aussi à décliner, c'est qu'intuitivement le problème de la crise de biodiversité devient *vraiment* préoccupant. Pour l'Européen citadin, la crise de la biodiversité n'est plus seulement vécue sous la forme de reportage sur la faune



Figure 2. Quelques espèces de la Nature Ordinaire. Chacun reconnaîtra un héron, des cèpes, un coquelicot, une ortie, un lézard, une carpe, un lièvre, une escargot, un moineau et un criquet.

Fragmentation et perturbation des paysages représentent deux aspects seulement des changements globaux d'origine anthropique, différents du réchauffement climatique (Diamond 1989). Tenter de mettre en évidence les réponses des espèces communes à ces impacts sur les paysages nécessite, selon moi, d'avoir résolu un ensemble de pré requis incontournables. Ceux-ci sont à chercher dans l'examen critique de la question suivante : **à quelles conditions l'étude de la Nature ordinaire est-elle possible en Biologie de la Conservation ?** Je me propose donc d'examiner cette question dans l'introduction de mon travail en abordant trois points :

- 1) Qu'est-ce qui justifie l'étude des espèces communes en conservation ?
- 2) Que puis-je connaître d'un système biologique étudié sans cadre expérimental ?
- 3) Que m'est-il permis d'espérer quant aux éventuelles « applications » résultant de l'étude des espèces communes ?

africaine, elle devient perceptible pendant ses week-ends voire au quotidien lorsque les espèces des villes se mettent elles aussi à décliner (Robinson *et al.* 2005).

En fait, la préoccupation de ce déclin des espèces communes dépasse la sphère scientifique. Ceci est remarquablement illustré par le discours du président Chirac à l'occasion de la conférence internationale « Biodiversité : science et gouvernance » tenue à Paris en 2005 : « *l'affaiblissement de la biodiversité n'affecte pas seulement les espaces les plus remarquables. Elle concerne aussi l'ensemble de la Nature qui nous entoure. Chacun peut observer la diminution des populations d'insectes et d'oiseaux autrefois communes* ». Le déclin des espèces communes est donc devenu tout à la fois un problème scientifique, sociétal et politique, qui justifie, pleinement son étude avec certains des outils et des concepts de la biologie de la conservation.

Finalement, il semble important même sans avoir recours à des arguments utilitaristes que les espèces communes de la Nature Ordinaire *restent communes*. Or ce n'est pas ce qui est annoncé. La tendance de plus de 1100 espèces de vertébrés montre que les espèces communes ont décliné de 25% entre 1970 et 2000 (Loh *et al.* 2005). Les plantes communes, bien que moins bien suivies, présentent également des signes de déclin importants (Smart *et al.* 2005). Quelles sont les autres justifications de l'étude des causes et des conséquences de la crise de la Nature ordinaire ?

Justification pratique

Aborder le pourquoi d'un point de vue de l'objet étudié peut se faire en considérant que les espèces communes sont celles qui *participent le plus*, de par leur abondance, à un monde qui change, se fragmente, se réchauffe. Ce qu'apporte la réponse des espèces communes à cette dynamique est inestimable pour la recherche scientifique : *du quantifiable*. Par définition, les espèces rares ou menacées d'extinction sont moins abondantes et moins largement réparties. Les indicateurs concernant ces espèces n'ont aucune chance d'être satisfaisants en termes de représentativité de la biodiversité. Le devenir de la biodiversité n'est d'ailleurs pas clairement quantifiés par le seul taux d'extinction, mesure dont la résolution est plutôt grossière et ne peut être actualisée rapidement (Luck *et al.* 2003).

Ce manque d'indicateurs capables de renseigner sur le devenir de la Nature au sens large, et pas seulement sur les pertes en espèces, a donné lieu en juillet 2004 à un congrès scientifique organisé par la Royal Society à Londres intitulé « Au delà des taux d'extinction : suivre la Nature pour l'objectif 2010 ». Qu'est-ce que cela signifie ?

L'objectif 2010 signé par plus de 190 Etats, qui témoigne de leur engagement à tout mettre en œuvre pour freiner, voire stopper, la perte de biodiversité, (re)pose un problème majeur : que mesurer ? Même si des suivis de populations d'espèces communes ont été mis en place sans attendre l'objectif 2010, un besoin scientifique récent de pouvoir suivre la biodiversité *dans son ensemble* par l'intermédiaire d'indicateurs, s'est peu à peu imposé. Politiquement et scientifiquement parlant, la compréhension du devenir des espèces communes pour la mise en place de tels indicateurs est devenue une nécessité (Balmford *et al.* 2005a).

En travaillant sur les espèces communes, on peut suivre de nombreuses espèces, et donc assurer la valeur statistique et la robustesse des indicateurs. Le Living Planet Index a été élaboré dans ce sens. Il s'agit de compiler la tendance de toutes les espèces de vertébrés possibles, sans restriction (Loh *et al.* 2005). Cet indicateur, a priori seulement limité par la disponibilité des données, ne contient rien en ce qui concerne les plantes et les invertébrés. Petit à petit, cette volonté de suivre les espèces, quel que soit leur statut de conservation, par des monitorings appropriés est devenue un enjeu majeur en conservation (Pereira & Cooper 2005).

Enfin, en perdant des espèces communes, l'homme ne risque pas seulement de perdre le chant du rossignol ou de précieux indicateurs. Les espèces communes de par la diversité de leurs fonctions et leur abondance, rendent la plupart des services écologiques rendus à l'homme. Bien souvent, ces services écologiques ne sont pas remplis par certaines espèces dominantes mais par la diversité *en soi* que celle-ci s'exprime au niveau des gènes, des espèces ou des écosystèmes (Luck *et al.* 2003). En ce sens, au niveau des espèces, ce n'est généralement pas les espèces prises individuellement, ni même les ensembles d'espèces qui comptent, mais la diversité *des relations* entre espèces et celle de *leur utilisation* des milieux (Cardinale *et al.* 2006). Si certaines espèces semblent n'avoir aucun rapport les unes avec les autres elles peuvent en réalité être tout à fait complémentaires dans la réalisation de certaines fonctions écologiques.

Considérons par exemple le cas des oiseaux, dont il sera largement question dans ce travail. Leurs fonctions dans l'écosystème sont innombrables. Entre autres, les oiseaux dispersent des semences, pollinisent, contrôlent les insectes et les micromammifères. A tel point que leur déclin est d'ores et déjà annoncé comme problématique en termes de perte de processus et de services écologiques profitables à l'homme (Sekercioglu 2006).

Mon travail sera d'ailleurs essentiellement basé sur les oiseaux. Les raisons pour justifier le choix de ce groupe d'espèces sont multiples: (i) ils sont relativement facile à suivre avec

des méthodes peu coûteuses et leur devenir intéresse de nombreux naturalistes amateurs. Une grande quantité de données est ainsi déjà disponible (ii) Plus d'une centaine d'espèces en France, ayant des exigences écologiques diversifiées sont suivies de façon statistiquement satisfaisante pour prétendre analyser leur tendance spatiales et temporelles à l'échelle des pays (iii) Les oiseaux étant au sommet de la chaîne trophique intègrent les changements d'autres groupes (plantes, insectes) et des études ont montrées que la réponse des oiseaux aux pressions anthropiques étaient corrélées avec celles d'autres taxons (Gregory *et al.* 2005).

Plus généralement, la multiplicité et la valeur économique des services écologiques sont devenues des arguments majeurs en écologie de la conservation, car il devient notamment évident que, dans un contexte de changement global, la conservation ne peut se restreindre à une vision statique de ce qu'il faut maintenir et protéger (Diaz *et al.* 2006). Les services écologiques n'étant pas tous identifiés, et étant par nature dynamiques, c'est le « potentiel adaptatif » des espèces qui est souvent évoqué comme l'outil clef d'une conservation efficace dans un contexte de changement global. Ce potentiel ne se limite évidemment pas aux espèces rares, et *a fortiori* aux espèces proches de l'extinction.

Si l'étude des espèces communes semble justifiée en biologie de la conservation (le pourquoi), demeure la question cruciale de la pertinence de la méthode utilisée (le comment).

II) Que peut-on espérer connaître d'un système biologique complexe étudié sans cadre expérimental ?

Les dix dernières années ont vus fleurir un grand nombre d'étude écologiques menées sur de larges échelles spatiales et/ou temporelles et sur de nombreux taxons. L'importance de ce changement d'échelle est soulignée par le regroupement de ces études sous le terme de *macro-écologie*. La macro-écologie est l'étude des relations entre organismes et leur environnement qui implique la quantification des patterns d'abondance, de distribution et de diversité sur des échelles régionales, continentales ou mondiales (Blackburn & Gaston 2003).

L'étude macro-écologique des phénomènes a trouvé et trouve encore beaucoup de résistance du fait de l'absence, dans la quasi-totalité des études, d'un cadre expérimental strict. On n'expérimente pour ainsi dire pas sur les paysages et sur les communautés d'espèces communes à l'échelle d'une région ou d'un pays. Nous sommes souvent contraints de limiter la progression de la connaissance à un très vague décodage *possible* d'un pattern *probable*. Pourquoi est-ce un problème ? Parce que la science de la conservation n'a pas seulement vocation à décrire au mieux un phénomène : elle prétend *expliquer* afin de *prévoir*.

En ce qui concerne le monde vivant, cette entreprise ne repose pas seulement sur l'induction (dans laquelle c'est l'observation répétée qui permet de proposer des associations probables), ni sur la rétroduction (dans laquelle c'est le développement de la meilleure hypothèse permettant d'expliquer des observations a posteriori qui est retenue). C'est la science dite expérimentale qui permet généralement de comprendre le fonctionnement des systèmes biologiques (Bachelard 1938). Celle-ci repose sur la méthode hypothético-déductive qui procède en quatre temps : 1) l'élaboration d'une hypothèse, (souvent alimentée par l'induction, une simple intuition ou une rétroduction), 2) l'élaboration d'une prédiction testable découlant de cette hypothèse, 3) la conception d'une expérience permettant de tester les prédictions sans ambiguïté et 4) l'utilisation d'observations empiriques permettant de réaliser le test adéquat et de conclure. Si les observations ne satisfont pas la prédiction, nous dirons que l'hypothèse est réfutée.

Mais l'étude des communautés à l'échelle des paysages nous oblige (souvent) à nous passer du troisième temps fort, celui de l'expérimentation. Dans ce cas, nous quittons la méthode hypothético-déductive stricte, et risquons d'affaiblir considérablement la portée de la démonstration.

Une façon de pallier l'absence de cadre expérimental est de renforcer les autres stades de la méthode hypothético-déductive, autrement dit d'être rigoureux sur le raisonnement lui-même. Le stade de l'inférence, c'est-à-dire de l'élaboration des prédictions est en ce sens un stade crucial (Yoccoz *et al.* 2001). Poser explicitement des prédictions permet d'insister sur le côté *a priori* des hypothèses et un raisonnement argumenté est de loin plus pertinent et plus rigoureux que l'invention d'un processus approprié collant à l'observation d'une relation. D'autre part, l'absence du stade clef de l'expérience, si elle implique l'impossibilité de réellement contrôler ce qui est testé par des témoins, peut être compensée par la randomisation et la réplication lors de la récolte des données, garantissant ainsi l'objectivité et la représentativité (Nichols 1991).

Une façon complémentaire de traiter la complexité des systèmes biologiques est l'approche par modélisation. Celle-ci consiste à simplifier, à l'extrême, un système pour se focaliser sur certains mécanismes seulement (telle que la compétition, la dispersion), ou sur les effets, non intuitif a priori, produit par des interactions. En fait, « tous les modèles sont faux mais certains sont utiles » (Box & Draper 1987). Utile, car ils permettent d'externaliser et de formaliser de manière objective les modèles verbaux et les raisonnements qui sont utilisés *de toute façon*. Utile, car ils sont des supports à la discussion, à la formulation d'hypothèse particulièrement efficaces. Utile, car ils permettent d'explorer des questions que les données

empiriques ne permettent pas. Mais les modèles sont évidemment faux car simplifiant outrageusement la réalité.

En tout cas, l'écologie des communautés s'est beaucoup appuyée sur des modèles (en particulier sur des modèles régis par des équations différentielles). Cette approche permet l'exploration de l'effet de certains paramètres clefs tel que la dispersion sur la dynamique d'un système complexe (Mouquet & Loreau 2003) et alimentent de façon pertinentes les investigations empiriques. Par contre, peu de modèles s'inspirent des contraintes rencontrées sur le terrain. Je tenterai à travers l'étude d'un modèle de méta-communauté de montrer que de tels modèles peuvent être utile en biologie de la conservation.

Pratiquement, en écologie des communautés, la capacité à tester des hypothèses pertinentes réside souvent dans le choix d'une liste d'espèces partageant certaines caractéristiques. Il est intéressant de noter que le terme de communauté profite de l'absence de définition écologique stricte. De fait, en écologie, la communauté constitue un des concepts les plus problématiques (Parker 2004). L'écologie des communautés est le champ de l'écologie qui vise à expliquer les patterns de distribution, d'abondance, et d'interactions des espèces. Mais qu'est ce qu'une communauté ? Est-ce « un assemblage d'espèces en interaction » ou « une collection d'espèces localisées en un même endroit » ?

En réalité, savoir si la communauté est ou non une « unité écologique » a peu d'intérêt pour tester certaines hypothèses. En effet, rechercher ce qui structure la présence relative de certaines espèces a souvent un intérêt en soi quelque soit la réalité de l'unité écologique formé par ces espèces. D'ailleurs, même si la notion de communauté ne bénéficie pas d'une définition claire, elle n'a pas empêché le déploiement de concepts théoriques très importants et la mise en évidence de résultats empiriques cruciaux.

Concluons que les résultats d'études classiquement réalisées sur les espèces communes et sur de larges échelles spatiales aboutissent rarement à la découverte d'un lien causal. D'autres approches notamment héritées des statistiques bayésiennes, et qui connaissent depuis peu un étonnant succès proposent des approches alternatives à la progression hypothetico-déductive (Clark 2005). Précisément, il est intéressant de noter que cette alternative est motivée par le constat que la majorité des études écologiques ne peuvent pas être répliquées et que les théories ne sont en fait jamais réellement *testables*.

Plutôt que de procéder par réfutation, l'approche bayésienne propose de calculer la distribution de probabilité des paramètres d'un modèle compte tenu des données récoltées. Le résultat devient un degré de confiance associé à chaque valeur de paramètres du modèle. Néanmoins, cette approche, si elle raisonne différemment et n'utilise pas les mêmes méthodes

statistiques, ne prétend en aucun cas résoudre l'absence de démarche expérimentale, ni a fortiori permettre la mise en évidence d'un lien de cause à effet.

Lors de l'examen du *comment*, un autre point fondamental s'impose : celui de l'apport technique considérable des moyens d'observations récents. L'outil satellite et les Systèmes d'Information Géographique (SIG) permettent en quelques minutes d'obtenir des informations spatialisées sur des variables diverses, parfois avec une grande précision, et ceci sur de grandes surfaces. Même si ces outils ne remplacent ni l'expérience, ni les questions posées, ils permettent l'acquisition de données considérables. L'emploi de ce type de données concernant des variables environnementales, lorsqu'elles ont été acquises *indépendamment* des données concernant les espèces, permet d'examiner des liens de corrélation de façon convaincante.

L'étude des espèces communes semble donc *justifiée* et la démarche scientifique *possible* malgré l'absence d'expérimentation. Ceci étant dit, demeure la question fondamentale des *applications* possibles de telles études pour la conservation.

III) Que m'est-il permis d'espérer quant aux éventuelles « applications » résultant de l'étude des espèces communes ?

Dans la partie « management implication » des revues scientifiques, la prudence est de règle lorsque les résultats sont issus d'études corrélatives. Une relation établie par une corrélation sur les espèces communes (corrélation qui sont généralement faibles, du fait de la grande variabilité inhérente au jeu de données) peut s'avérer inexistante ou différente dès que l'on change d'espèces, ou d'échelle d'espace et de temps. D'autre part, les associations corrélatives des phénomènes macro-écologiques peuvent être basées sur des variables telles que la fragmentation des habitats mesurée à l'échelle d'un pays. L'impossibilité de mettre généralement en évidence des mécanismes à une échelle plus restreinte empêche de donner des conseils sérieux à des gestionnaires confrontés à des problèmes qui requièrent des mesures de gestion précises et en tout cas réalistes. Un renforcement de population peut être proposé sérieusement, mais pas l'arrêt de l'urbanisation ni l'arrêt de la fragmentation des paysages français. L'application des résultats des études macro-écologiques est ailleurs.

Ces études fournissent des messages simplifiés résultant de l'examen d'un problème complexe, qui paraît généralement insoluble tel quel. L'intérêt des études macro-écologiques réside probablement plutôt dans leur portée heuristique. Ces études peuvent en effet davantage prétendre avoir des implications politiques et sociétales. Ceci a été souligné lors de

la recherche d'indicateurs capables de renseigner sur les grandes tendances du devenir du vivant à des échelles nationales voire internationales. Un enjeu clairement identifié de ces indicateurs est d'être utilisés par le politique et consultés par les citoyens au même titre que les grands indicateurs économiques tels que le PIB (Balmford *et al.* 2005a).

A une échelle régionale, les données sur la Nature ordinaire sont de plus en plus utilisées comme outils d'évaluation. Un vrai défi pour les régions consiste à se doter de mesures fiables de la « qualité de la Nature ». Nous verrons que les espèces communes remplissent parfaitement ce rôle de baromètre de biodiversité.

Des mesures plus appliquées peuvent néanmoins également résulter de l'étude des espèces communes. C'est l'exemple des conséquences pratiques issues du constat du déclin spectaculaire des espèces d'oiseaux des paysages agricoles. Ce déclin a conduit à l'élaboration d'indicateurs de développement durable très utilisés. Puis, les politiques chargées de l'agriculture ont encouragé officiellement la mise en place de mesures agri-environnementales susceptibles de réconcilier pratiques agricoles et espèces fréquentant ces milieux. Ces mesures représentent aujourd'hui une quantité colossale d'investissement même si leur application est loin d'être une réussite (Kleijn *et al.* 2001). Ces mesures sont en fait encore mal définies, rarement appliquées et presque jamais évaluées. L'efficacité de cette option, si elle est clairement bénéfique dans certains cas, ne semble en fait pas à la hauteur du problème (Whitfield 2006). Pourquoi ?

Les études ayant corrélié l'intensification des pratiques ou la suppression des haies avec le déclin des espèces agricoles ne prétendent pas donner de solutions pratiques immédiates pour *résoudre* le déclin. Elles identifient un pattern sans pouvoir expliquer l'ensemble du processus. Celui-ci ne se limite pas à la présence de haies dans un champ. En revanche, l'observation de certains patterns s'interprète souvent en utilisant plusieurs cadres théoriques qui intègrent diverses échelles de temps et d'espace (par exemple la théorie des métapopulations, de la niche écologique, de la sélection de l'habitat).

En revanche, la quantification de l'état des populations d'espèces agricoles dans le temps et dans l'espace est devenue un outil d'évaluation politique qui stimule remarquablement la recherche de solutions pratiques efficaces.

En conclusion, s'intéresser aux espèces communes sur de larges échelles spatiales en biologie de la conservation ne semble pas rompre avec une vocation essentielle de cette discipline, celle d'être susceptible de déboucher sur des applications. Etudier les espèces communes fournit des messages forts sur les tendances lourdes de la Nature ordinaire. Celle-ci intéresse le monde politique la société et le scientifique. Espèces rares et espèces

communes ne sont pas réellement distinguables qualitativement, les deux appartiennent à un continuum. A ce continuum entre espèces doit correspondre un continuum de mesures. Il paraît donc peu pertinent de vouloir absolument séparer l'étude des espèces rares ou communes. Les applications possibles des études menées sur de nombreuses espèces non-menacées et sur de larges échelles sont à situer dans une conservation *en amont* de l'urgence. Les préoccupations sur le devenir de la Nature Ordinaire complètent en ce sens remarquablement celles de la protection centrée sur les espèces directement menacées.

I) Qu'est ce qui justifie l'étude des espèces communes en conservation?

Il y a deux façon de justifier l'étude des espèces communes en biologie de la conservation, selon que l'on s'intéresse à la discipline elle-même (justification épistémologique : y a-t-il, dans l'histoire de la discipline, un courant de pensée qui explique l'intérêt pour les espèces communes?), ou à l'objet étudié (justification pratique : ce que seule l'étude des espèces communes permet en biologie de la conservation).

Justification épistémologique

Il est clair que le mouvement de protection de la *Nature* (qui naît aux Etats-Unis) ne s'enracine pas dans l'urgence de la sauvegarde des espèces menacées. L'admiration de la Nature se manifeste dans la volonté de la préserver, en tant que telle, avec la création dès 1834 de la première *réserve* et dans la codification des pratiques de protection du *Wilderness Act* en 1964. Il ne s'agit pas de protéger les espèces menacées mais une Nature belle et sauvage. Cet intérêt pour le *Wilderness* est provoqué par la prise de conscience que la disparition de la Nature sauvage serait une perte irréparable pour l'identité américaine (Larrère 1997). En Europe, la Nature sauvage est en fait généralement plus modestement assimilable à la *campagne*, mais la faune et la flore qui la composent sont souvent également citées comme les éléments qui contribuent à un patrimoine important (que les espèces soient connues pour leur valeur culinaires, leur symbolique, leur esthétique ou même leur réputation d'espèce nuisible, Figure 2).

Sur le plan scientifique, la biologie de la conservation a davantage privilégié les études centrées sur les espèces menacées d'extinction, en particulier les espèces charismatiques telles que le panda ou la baleine (Fazey *et al.* 2005). Les espèces communes ont été généralement étudiées seulement en tant que problème posé par leur surabondance locale (Garrot *et al.* 1993). Est-ce parce que, sur le plan scientifique, les espèces communes sont déjà très étudiées en écologie et que la biologie de la conservation a d'autres priorités ?

En fait, on assiste depuis peu, dans le domaine scientifique, à la mise en avant de l'importance de la Nature ordinaire en biologie de la conservation. Une des raison est d'abord à chercher dans le pur intérêt théorique, non pas de l'étude des espèces communes pour elles-mêmes, mais de ce qui peut maintenir une espèce commune *toujours commune* pendant que d'autres empruntent le chemin du déclin.

Autrement dit, certaines espèces semblent être les grandes gagnantes des changements globaux. Pourquoi ? Les espèces communes qui semblent faire face, voire bénéficier des

IV) Objectif de la thèse et présentation des travaux

Mon travail s'organise en trois parties:

- J'examine dans un premier cas **la réponse des communautés aux activités anthropiques en termes de richesse, et de stabilité**. Cette partie s'appuie plus précisément sur des travaux menés en milieu agricole, qui présente la particularité d'être tout à la fois modifié, exploité, entretenu par l'homme et occupé par de nombreuses espèces. Je teste dans un premier cas l'influence des pratiques agricoles sur une communauté de plantes inféodées à des mares temporaires. Ces mares sont localisées dans des parcelles agricoles et les plantes qu'on y trouve subissent les mêmes traitements que les plantes cultivées. Cette première étude montre que le labour est une pratique agricole qui semble favorable au maintien de ces communautés. Deuxièmement, je me place à une échelle plus large, celle du paysage agricole. J'étudie le rôle de la structure et de la composition des éléments paysagers sur la richesse et la stabilité des communautés d'oiseaux. Je conclus à l'aide de ces deux exemples que des interactions très différentes entre espèces communes et activités anthropiques se manifestent à l'échelle d'une *parcelle* ou à l'échelle des *paysages*. Cette première partie propose un cadre méthodologique pour l'étude des communautés, essentiellement caractérisées par le nombre d'espèces et insiste sur l'importance de l'échelle spatiale considérée.

- Dans la deuxième partie, je m'intéresse à **la manifestation fonctionnelle de la réponse des espèces à la fragmentation et à la perturbation des paysages en étudiant le phénomène d'homogénéisation biotique**. Une réponse majeure des espèces à la dégradation des habitats est le remplacement de nombreuses espèces spécialistes par quelques espèces généralistes. Ce processus a été essentiellement décrit mais peu explicité. Je me propose dans cette deuxième partie de caractériser le degré de spécialisation des espèces pour leur habitat par une mesure continue et objective de la spécialisation. Je testerai ensuite la réponse des espèces à la fragmentation et à la perturbation des paysages en fonction de ce degré de spécialisation. Cette première étude montre que la spécialisation des espèces est en effet une bonne mesure de leur vulnérabilité à la dégradation des habitats. Ceci m'invite à tester si le regroupement des espèces en communautés est aléatoire ou peut être prédit par leur niveau de spécialisation.

Je montre ensuite qu'à l'échelle des communautés, cette approche fonctionnelle peut se généraliser à tous les habitats. Je testerai empiriquement la sensibilité et la robustesse d'un indicateur de spécialisation des communautés. Je propose, dans ce contexte, un cas d'étude où la spécialisation est mesurée qualitativement, et où les communautés sont étudiées seulement par des données de présence-absence et où la perturbation sera plus précisément l'urbanisation. Je proposerai enfin une approche par modélisation afin de construire un cadre théorique permettant de tester les propriétés des différentes mesures calculées à l'échelle des communautés.

- La troisième partie, propose une réflexion sur le **destin de la Nature ordinaire dans le contexte actuel de changement global**. J'illustrerai en particulier le rôle potentiel du réseau français d'aires protégées pour les espèces communes vulnérables. Je montre dans cette partie que le réseau d'aires protégées peut jouer un rôle de refuge temporaire pour certaines espèces communes les plus affectées par les changements globaux. Cette étude me permet aussi de proposer d'utiliser l'état des communautés comme outil d'évaluation de biodiversité à large échelle.

Avertissement

Parmi ces travaux exposés dans la thèse, ceux ayant fait l'objet de publications sont résumés sous forme d'encadrés. L'intégralité des manuscrits correspondants est disponible à la suite de ces encadrés. Ces manuscrits contiennent des détails, des analyses et des éléments de discussion qui ne sont pas mentionnés dans les encadrés, volontairement synthétiques.

La méthodologie utilisée (modèles statistiques, jeu de données, logiciels) est redondante à plusieurs travaux. J'ai donc choisi de résumer ces principaux points méthodologiques séparément sous forme *de points techniques*, dans des pages auxquelles on peut se référer indépendamment. Je mentionnerai l'utilisation de ces techniques au cours de l'exposition des travaux. Ces fiches techniques, situées à la fin du document (p. 67) abordent les points suivants :

Technique 1 : Le protocole de Suivi Temporel des Oiseaux Communs

Technique 2 : Le problème de la détectabilité

Technique 3 : L'autocorrélation spatiale

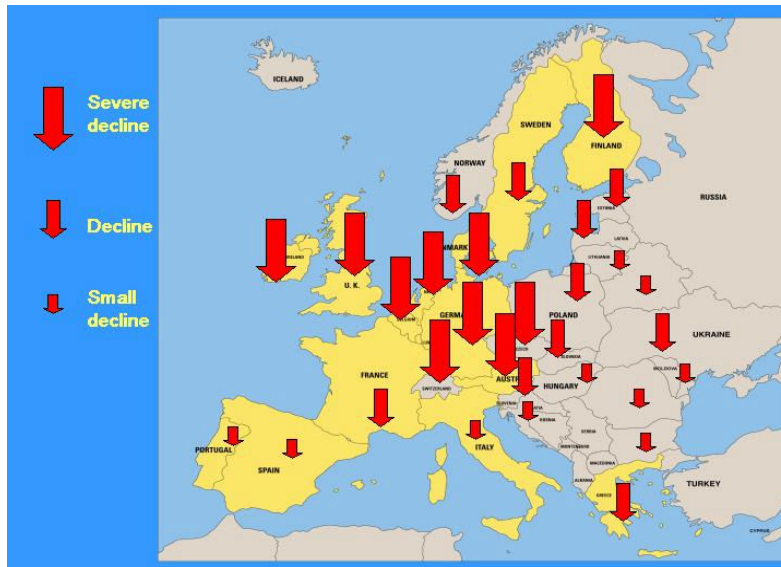
Technique 4 : L'autocorrélation taxonomique

Technique 5 : Fragmentation et dynamique des paysages

Première partie

Réponse des communautés aux activités anthropiques en termes de richesse et de stabilité : exemple du milieu agricole

a)



b)

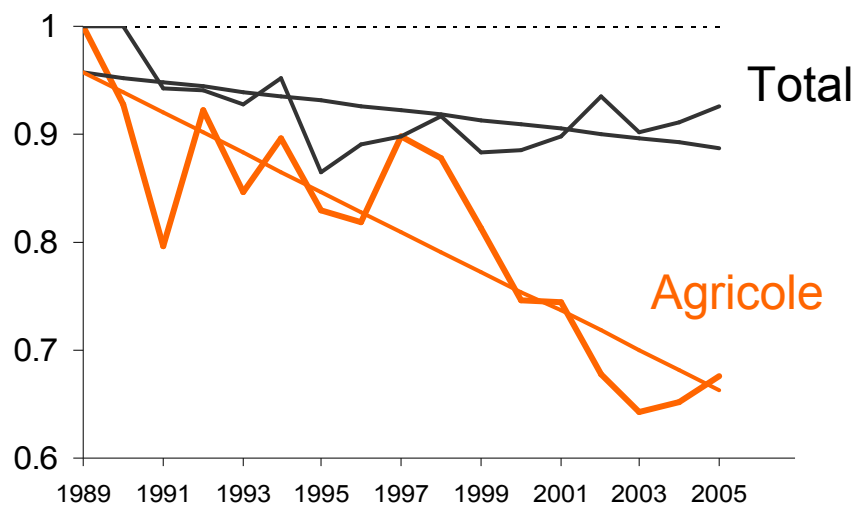


Figure 3. Déclin de l'abondance des oiseaux spécialistes des milieux agricoles dans l'espace et dans le temps a) Présenté sous la forme de la répartition géographique du déclin à l'échelle européenne (d'après Donald et al. 2001), et b) présenté sous la forme de la tendance temporelle de 20 espèces considérées comme les plus spécialistes dans les milieux agricoles en comparaison à la tendance de la totalité des espèces suivies

A. Les enjeux de conservation majeurs et complexes du milieu agricole

Le milieu agricole se singularise par la surface colossale qu'il représente dans la grande majorité des pays et par les modalités de son utilisation par l'homme. Il ne s'agit pas d'un habitat comme les autres, mais d'une unité culturelle et paysagère complexe qui représente plus de la moitié de la surface de la plupart des pays. En France, plus de 60% du territoire est utilisé à des fins agricoles. Les problèmes écologiques y sont multiples et la demande alimentaire mondiale va doubler d'ici à 2050. Autant dire que le problème du développement de l'agriculture et de son impact sur la biodiversité est un problème majeur.

La crise de la biodiversité dans les pays à climat tempéré s'est manifestée par un déclin très important des espèces d'oiseaux en milieu agricole et ceci dans tous les pays d'Europe (Figure 3a). Ce déclin a été tellement spectaculaire que certains auteurs n'ont pas hésité à annoncer le matin proche où nous nous réveillerons au printemps sans entendre les oiseaux chanter (Krebs *et al.* 1999). La France n'échappe pas à ce bilan (Figure 3b). Les effectifs des populations d'oiseaux ont chuté de près de 30 %. Pourquoi une telle hécatombe ?

Les causes de ce déclin sont souvent résumées par l'histoire suivante « Les systèmes agricoles exploités ont accueilli pendant des décennies une faune et une flore diversifiées. L'augmentation des rendements n'a été possible que par l'utilisation massive d'engrais, d'herbicides et d'insecticides ainsi que par la simplification des paysages agricoles. Cette simplification s'est traduite par la perte nette d'habitats non directement cultivés (comme les haies, les bordures de champs...), qui a causé le déclin des populations d'espèces incapables de survivre dans les milieux agricoles intensifs. Cette modification a aussi entraîné une perturbation des interactions entre espèces qui, à son tour, a engendré le déclin de nombreuses espèces dépendantes, indirectement, des milieux agricoles» (Stoate *et al.* 2001).

Ce scénario, largement documenté par des études empiriques précises, ne doit pourtant pas stigmatiser les pratiques agricoles en évoquant seulement les conséquences les plus néfastes engendrées par l'agriculture moderne. En Europe, les agriculteurs façonnent le paysage. Autrement dit, les caractéristiques des habitats et des espèces que nous souhaitons préserver aujourd'hui existent généralement *grâce* aux diverses utilisations historiques des terres plutôt qu'en *dépit* de ces utilisations. Au-delà du simple constat du déclin de certaines espèces, qui est alarmant en soi, ce sont les mécanismes écologiques impliqués dans la réponse des espèces aux pratiques agricoles qu'il faut examiner si l'on veut comprendre et anticiper. Ainsi, aussi éloquent soit-il, le déclin de la biodiversité en milieu agricole et

a) Parcelle



b) Paysage



Figure 4. Les deux échelles d'étude du milieu agricole. a) A l'échelle de la parcelle, les pratiques agricoles tels que l'emploi de pesticides ou le labour ont un impact direct sur certaines espèces. b) A l'échelle des paysages, ce sont la structure et la composition des habitats, agricoles ou non, des milieux adjacents qui jouent un rôle important sur la composition et le maintien des communautés animales et végétales de ces milieux.

l'intensification de la production ne constituent qu'une association qui reste à expliciter par des études empiriques.

Dans la pratique, deux types d'études sont généralement menés : des études à l'échelle de la parcelle et des études à l'échelle du paysage. Dans le premier cas, ce sont les pratiques directes (labour, emploi d'herbicides et d'insecticides) qui sont supposées avoir un impact négatif (Figure 4a). Des études expérimentales d'écologie classique ou des approches écotoxicologiques, peuvent aboutir à des résultats particuliers convaincants, mais qui souffrent souvent de l'absence de généralisation. Dans le second cas, c'est l'effet de la modification de la composition et de la structure du paysage agricole qui est davantage évalué (Figure 4b). Dans ce cas, l'hétérogénéité du paysage en tant que telle a été identifiée comme un facteur clef du maintien de la biodiversité en milieu agricole (Benton *et al.* 2003). Ce résultat souffre à son tour de l'absence d'une possibilité de vérification expérimentale.

Bien entendu, cette distinction d'échelle est arbitraire et les pratiques agricoles ainsi que les éléments du paysage ont des effets multiples, généralement en interaction, et ceci dans un espace continu. Néanmoins, l'intérêt de distinguer ces deux échelles est souvent justifié par l'écologie des espèces concernées par l'étude. Je vais illustrer cette problématique de l'échelle spatiale considérée lors de l'étude de la réponse des communautés en milieu agricole, par l'intermédiaire de deux cas concrets.

Le premier cas concerne l'étude d'une communauté de plantes en interaction forte avec les pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle. Deuxièmement, je montrerai que le paysage agricole n'est pas isolé, mais constitue plutôt un ensemble complexe d'éléments dans lequel le milieu cultivé proprement dit et les milieux adjacents semblent tous les deux jouer un rôle important sur la richesse et la stabilité des communautés d'oiseaux qui fréquentent ces milieux agricoles.

B. Influence des pratiques agricoles sur les communautés de plantes

Devictor, V. Moret, J. Machon, N. Impact of ploughing on soil seed bank dynamics in temporary pools. *Plant Ecology*. *In press*

Le système étudié est constitué par des mares temporaires localisées dans les champs cultivés. Ces mares sont formées par des dépressions argileuses qui se remplissent d'eau l'hiver et s'assèchent l'été. La communauté de plantes inféodées à ces mares est composée d'espèces majoritairement annuelles et amphibies, sensibles à la compétition avec les plantes pérennes capables de coloniser ces mares. La plupart des espèces de ce type de communauté sont en fort déclin suite au drainage des zones humides. J'étudie l'impact du labour sur ces communautés par un travail, dont l'intégralité est proposée dans les pages suivantes et qui s'organise de la façon suivante :

Hypothèse : Les communautés de plantes fréquentant les mares temporaires situées dans les champs agricoles ont une dynamique fortement influencée par le labour.

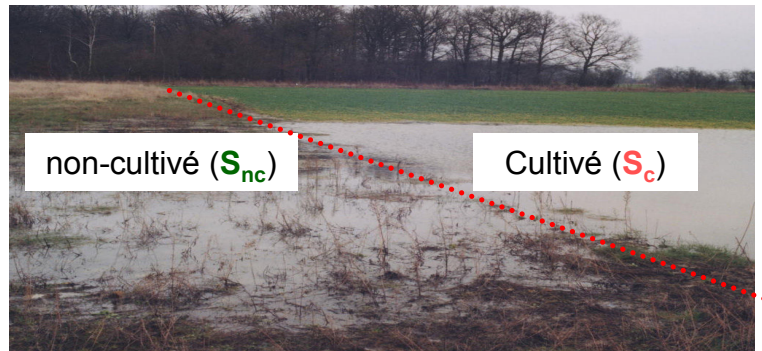
Prédiction : La banque de graines prélevées dans les milieux cultivés et non cultivés a une structuration spatiale différente qui a des conséquences sur la dynamique de la communauté de plantes. En milieu cultivé, les graines enfouies dans le sol par le labour sont protégées des événements stochastiques ayant lieu à la surface du sol. Les plantes pérennes ont une dynamique au cours de laquelle la survie de la plante adulte est très importante et elles produisent peu de graines. Le labour est une perturbation qui favorise les plantes annuelles peu sensibles à la survie adulte et qui produisent beaucoup de graines. La sélection différentielle induite par le labour doit donc contribuer au maintien des plantes annuelles dans les mares temporaires labourées.

Méthode : Ces prédictions sont testées en utilisant une démarche expérimentale *in* et *ex situ*. Une mare partiellement labourée et une mare témoin non labourée fournissent le cadre expérimental de l'étude (Figure 5). Des prélèvements de sols (n=10) sont réalisés dans chaque partie des mares (cultivée ou non). Chaque prélèvement est divisé en tranches égales d'épaisseur de sol. Les graines de chaque tranche sont triées, dénombrées et mises à germer. La richesse spécifique et le nombre de germinations en fonction de la profondeur sont ainsi quantifiés.

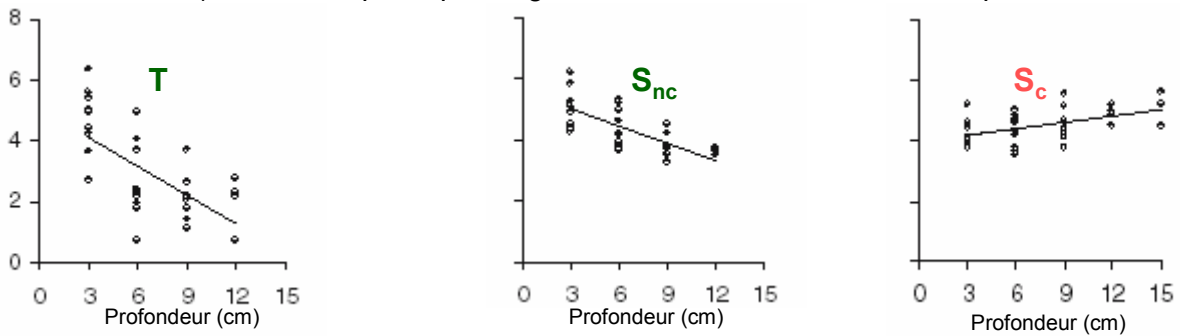
Résultats : La structure verticale de la banque de graines des mares labourées est profondément remaniée par le labour (Figure 5a). Les graines sont majoritairement localisées en profondeur dans les parties cultivées alors que celles-ci sont concentrées dans les premiers centimètres de sol dans les mares non labourées. Ce remaniement agit aussi sur la répartition de la *qualité* des graines : dans les parties non labourées, le nombre de germinations issues des graines enfouies en profondeur est inférieur à celui des germinations issues des graines de surface (Figure 5b). Le nombre d'espèces capables de germer est supérieur dans les niveaux profonds de la partie cultivée (Figure 5c). Finalement, un inventaire de terrain a permis de mettre en évidence que les plantes annuelles étaient mieux représentées dans les mares temporaires labourées.

Mare témoin

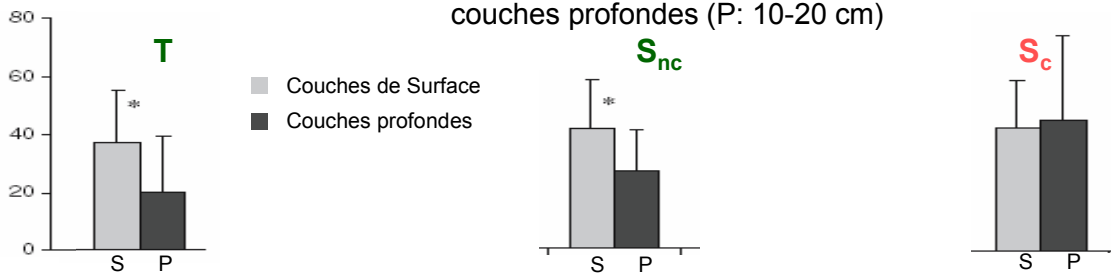
Mare semi-cultivée



a) Richesse spécifique de graines dans différents niveaux de profondeur



b) Abondance des germinations issues des couches de surfaces (S: 0-10 cm) ou des couches profondes (P: 10-20 cm)



c) Richesse spécifique des germinations issues des couches de surface (S) ou des couches profondes (P)

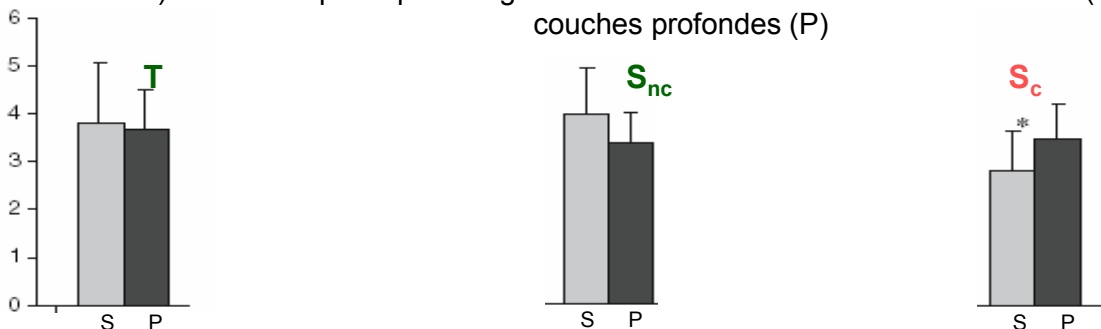


Figure 5. Étude de l'effet du labour sur les communautés de plantes des mares temporaires. a) Sur chaque mare (T, S_{nc} et S_c), 10 prélèvements de sols ont été réalisés et divisés en niveaux de profondeur égale. Les graines ont été ensuite triées et dénombrées. b) D'autres prélèvements (n=15) ont été effectués pour étudier l'abondance et c) la richesse spécifique des germinations des graines issues de la surface (0-10 cm) ou enfouies plus profondément (10-20 cm) (*: $P < 0.05$).

Impact of ploughing on soil seed bank dynamics in temporary pools

Vincent Devictor · Jacques Moret ·
Nathalie Machon

Received: 31 May 2005 / Accepted: 23 October 2006
© Springer Science+Business Media B.V. 2006

Abstract We examined the impact of ploughing on soil seed banks of plant communities living in temporary marshes located in agricultural fields. The quantity, quality and vertical distribution of seeds were quantified under ploughed or unploughed treatment at community level. We also focussed on a typical semi-aquatic species, *Damasonium alisma*, to investigate the impact of ploughing at population level. We used two complementary techniques to study seed banks: hand sorting and seedling emergence. We found that species richness of seeds, seed abundance and germination ability were strongly affected by ploughing at community level. Concerning *D. alisma*, most of the seeds (56%) were stored in the two deepest soil layers among the four considered in ploughed pools. Moreover, the germination rate was higher for buried seeds (84%) than for seeds collected at the surface (33.6%). These patterns were almost inverted in

unploughed pools. Our results agree with the temporal storage effect generally suggested to describe the seed bank property of plant communities. But in addition, we showed that ploughing induces a spatial storage effect in accumulating species and individuals in the seed banks that favourably influence community dynamics. We conclude that, in contrast to what is usually thought, ploughing disturbance can be of benefit for such ephemeral wetland vegetation.

Keywords Agricultural practices · Community · *Damasonium alisma* · Ephemeral vegetation · Storage effect · Wetland

Introduction

Several species have evolved with human activities, and many of them can even be threatened by the abandonment of anthropogenic practices. This link has been primarily studied in agricultural landscapes, where biodiversity and human practices are strongly related (Stoate et al. 2001). Through their impact on population dynamics, agricultural practices have contributed to shape species richness and distribution of uncultivated plants. Temporary pools located in arable fields provide a good illustration of this relationship between agricultural practices and plant communities. Their drainage was

V. Devictor (✉) · N. Machon
UMR 5173 CNRS MNHN Conservation des Espèces,
Restauration et Suivi des Populations, Muséum
National d'Histoire Naturelle, 61 Rue Buffon,
75005 Paris, France
e-mail: devictor@mnhn.fr

V. Devictor · J. Moret · N. Machon
UMS 2699 Inventaire et Suivi de la Biodiversité,
Conservatoire botanique National du Bassin parisien,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
55 Rue Buffon, 75005 Paris, France

recently undertaken, inducing the decline of such pools (Gallego-Fernández et al. 1999; Le-feuvre et al. 2000). Consequently, the flora adapted to this type of environment, composed mainly of small annual plants, is considered to be threatened, and many of such species are legally protected.

Among agricultural practices affecting plant communities, ploughing is one of the most deleterious since it physically removes seeds and seedlings from the soil surface (Ghersa and Martínez-Ghersa 2000; Tørresen and Skuterud 2002). On the other hand, seeds play a key role on individual's and species' survival (Shaukat and Siddiqui 2004; Adams et al. 2005). Soil seed bank was therefore usually seen as a basic way to momentarily escape unfavourable environmental conditions as severe drought or frost (Cohen 1966). More recently, Stöcklin and Fisher (1999) showed that species with high seed longevity had lower extinction rates. On an evolutionary scale, seed bank and dormancy were also presented as a way to face unpredictable environmental changes (Pacala 1986; Thrall et al. 1989), to maintain genetic polymorphism or to promote species diversity (Templeton and Levin 1979; Hedrick 1995; Vitalis et al. 2004). These considerations have been mainly theoretical and rarely tested in natural populations through experimental approaches (but see Kalisz 1991; Bliss and Zedler 1998; Bonis 1998). At the community level, the positive effects of seed bank properties have also been used as a relevant tool in conservation and restoration programmes (Miller and Cummins 2003) or ecosystem management (Wienhold and van der Valk 1989; Warr et al. 1993; Jalili et al. 2003; Middleton 2003). However, none of these previous studies was done on wetland communities affected by ploughing.

In natural wetland communities, seedling emergence is usually shown to be strongly related to the fluctuating water level (van der Valk 1978). But in cultivated fields, the seed bank dynamics may completely differ from what was found in uncultivated lands since ploughing may have a deep impact on seed distribution and viability. Indeed, the main role of ploughing is precisely to

kill weed seeds and seedlings before cultivated plants are sowed (Roberts 1981; Beuret 1989). However, the consequences of this agricultural practice on community dynamics in wetland communities are not clearly established. For wetland species affected by ploughing, a seed bank is likely to act as an effective source of colonising species and to determine the above-ground species composition even after deep ploughing (Luzuriaga et al. 2005).

To study seed banks, two techniques have been commonly used: hand sorting and seedling emergence (Standifer 1980). Usually, each of these two techniques appears to be insufficient by itself. Seedling emergence gives information about the plant community; it reveals a large part of the species contained in the soil samples and their interactions during germination are more or less preserved. However, many seeds cannot germinate in *ex situ* conditions, and some of the species are not detected with this technique. Consequently, seed hand sorting is often more accurate. Unfortunately, this method of direct counting gives no information on the ability of seeds to grow in their natural conditions, and it breaks the natural vertical structure of the seed bank. Furthermore, very small seed species can remain undetected or unidentified with this technique. The cultivation of the seeds is thus often necessary afterwards. In fact, these two techniques are complementary although in most cases they are not utilised together.

The aim of this paper is to understand the impact of ploughing on seed banks of temporary pools located in arable fields at community and population levels using both seedling emergence and soil sieving. An experimental approach was used to compare the quantity, the vertical distribution and the quality of seeds between ploughed and unploughed areas. We addressed two specific objectives: (1) What is the impact of ploughing on the seed banks' viability for plant communities living in temporary pools? (2) What is the impact of ploughing on a typical ephemeral threatened wetland species, *Damasonium alisma*, at the population level?

Methods

Pool description

Clay layers induce the formation of temporary pools in arable fields. Such pools generally fill up during the winter period (for a 30 cm maximum depth during the study) and progressively dry up during spring. Two of these pools located in the agricultural neighborhoods of Paris (France) were studied: one near the city of Echarcon (E) and the other near the city of Fleury-Merogis (F). Both pools E and F were round and had approximately the same size of 50 m² in March 2003. The E pool was located exactly at the edge of a cultivated field and consequently one half was located in the cultivated area (called Ec for E cultivated) and the other half was located in an uncultivated area (called Ew for E wild area). This pool was located in a typical intensive farmland landscape of annual arable crops. The land-use past of this pool remained similar for a period longer than 5 years, but the annual species grown in the cultivated area may have changed each year. The F pool was located in a wild area, which had not been cultivated for at least 5 years. The F pool was situated 5 km away from the E pool. The three pools had the same type of soils (uniformity of edaphic conditions) and provided our natural experimental framework to test the influence of ploughing on temporary wetland communities.

Species description

All ephemeral semi-aquatic species growing in temporary pools were studied. Among all species, *Damasonium alisma* Miller (*Alismataceae*), the star fruit, was more specifically considered for some experiments. This species is a rare annual plant growing in the muddy margins of pools with seasonal fluctuating water levels. It is a small (5–30 cm high) white flowered plant. Seeds germinate in early spring only under water, and the plant finishes its cycle before the pools have completely dried during summer. Its mating system is presumably facultative autogamous (Vuille 1987). Its distribution has

decreased during the twentieth century because of the disappearance of wet zones in Europe (Wheeler 2000). This semi-aquatic herb is found in England, France, Italy, Spain and possibly south-western Asia (Birkinshaw 1994). It is legally protected in France (Danton and Baffray 1995).

Seed bank study

Our sampling method was strongly influenced by the fact that we worked on protected species (seed samples had to be few). However, the small size of the pools allowed us to get sufficient information with few samples. Ten replicate soil samples (cylinders of 7-cm-diameter and 15-cm-depth) were cored in each pool. This sampling was performed in March 2003, i.e. after fall ploughing and before 2003 seed production. Each sample was then divided into 5 depth layers of 3-cm-thickness each, from the top to the bottom (0–3, 3–6, 6–9, 9–12, and 12–15 cm). Such division was limited in unploughed pools (F and Ew), in which the soil was so compact that the deepest layer (12–15 cm) was hardly reached and therefore not considered. Finally, the soil of each layer was sieved through 500- and 250- μ m-aperture meshes. All seeds of each species collected by this technique were hand sorted and identified.

One hundred and fifty *D. alisma* seeds were isolated from each layer and cultivated. Cultivation was performed in waterproof pots placed in incubators (12 h of light at 15°C and 12 h of obscurity at 10°C), filled with sterilized pool soil. Since *D. alisma* seeds were shown to germinate only below water and not just in damp conditions (Birkinshaw 1994), each pot was identically watered (i.e. the soil was kept under 1 cm of distilled water, pH = 7), and randomly positioned. Seedlings were numbered after 40 days.

To study seedling dynamics for the whole community, 15 other soil cores (cylinders of 20-cm-depth and 5-cm-diameter) were randomly extracted from each part of the E pool (Ec and Ew) and from the F pool in March 2003. Each sample was then divided in two layers: an upper stratum (U) and a lower stratum (L) of 10-cm-

thickness each (0–10 and 10–20 cm). After adjustment of their weight, each layer was spread out in large waterproof plastic pots and placed in the garden of the National Botanical Conservatory of the Parisian Basin. Each layer was watered regularly to keep the soil surface under 1 cm of water. The location of each pot in the garden was regularly randomised. Pots with sterile soil were also cultivated to check for seed contamination from the garden. Emergence of seedlings was assessed weekly during 6 weeks.

Data analysis

First, we wanted to test the effect of ploughing on seeds distribution along the vertical. The number of seeds collected from each depth layer obtained from Ec, Ew and F after hand sorting, was compared in each pool and between pools. Since each depth layer was not independent from one another but was grouped according to the core sample, we performed a linear mixed model. Mixed-effect models extend linear models by incorporating random effect to account for correlation among observations within the same group (Pinhero and Douglas 2000). Therefore, we incorporated “Depth”, “Pool”, and interaction between “Pool” and “Depth” as fixed effects and “Core” as a random effect. We used the same method with number of seeds of *D. alisma* only. The number of seeds was log transformed for these analyses. To test the effect of ploughing on *D. alisma* seed quality, we performed a regression analysis on the germination percentage of the 150 seeds we had cultivated, according to depth layers.

To quantify seedling dynamics, the cumulative number of seedlings found in each pot for each species recorded among the 6 week sampling assessments was considered as a dependent variable. To identify distribution trends of number of seedlings and species richness across the upper (U) and the lower (L) sediment layer within each pool (Ec, Ew and F), we performed *t*-test for paired comparisons. For these analyses, the numbers of seedlings and species richness were log transformed. We used S-PLUS (Math Soft 1999) for all our statistical analysis and considered a test as statistically significant at 5% level.

Table 1 Effects of pool, depth and interaction between pool and depth on the number of seeds found in the core samples by hand sorting (log transformed)

| Source | DF | F | Prob > F |
|--------------|----|-------|----------|
| Pool | 2 | 2.67 | 0.0705 |
| Depth | 1 | 93.63 | <0.001 |
| Pool × depth | 2 | 46.00 | <0.001 |

Pool and depth were considered as fixed effects and core as a random effect of the mixed model (LME S-PLUS)

Results

Impact of ploughing on wetland community

The number of seeds was not markedly different among pools ($P = 0.07$) but depended strongly on the depth at which they had been cored ($P < 0.001$) (Table 1). Moreover, the effect of depth was contrasted among pools (interaction Pool × Depth, $P < 0.001$). In particular, more seeds were found in the upper soil layers (i.e. near the surface) in the fallow parts of the pools, whereas in the cultivated parts of the pools, more seeds were found in lower layers (Fig. 1).

Seedling emergence

No germination occurred in the sterilised soil pots. In the E pool, all the species that emerged from the cores extracted from the cultivated pool (Ec) were also present in the cores coming from Ew: *Lythrum hyssopifolia* L., *Lythrum portula* L., *Juncus tenageia* L., *Polygonum persicaria* L., *Gnaphalium uliginosum* L., *Damasonium alisma* Mill. (Table 2). Four species were only found in the wild part of the pool: *Juncus bufonius* L., *Echinochloa crus-galli* L., *Ranunculus sardous* C., *Elatine alsinastrum* L. Seedlings abundance of a given species present in both parts of the pool differed (e.g. *P. persicaria* was more abundant in the cultivated part while *J. tenageia* was more abundant in the wild part).

All together, more seedlings emerged from the lower layers of the fallow pools ($t = -5.46$, d.f. = 14, $P < 0.001$ for Ew and $t = -3.13$, d.f. = 14, $P = 0.007$ for F). But no difference was found between layers in the cultivated part ($t = -0.08$, d.f. = 14, $P = 0.93$) of the pool (Fig. 2a). With regards to the number of different

Fig. 1 Relationship between number of seeds of the whole community (log transformed) and depth in each pool. Seeds were directly counted after the sieving of each depth layer from (a) the unploughed F pool, (b) the uncultivated area Ew and (c) the cultivated area Ec

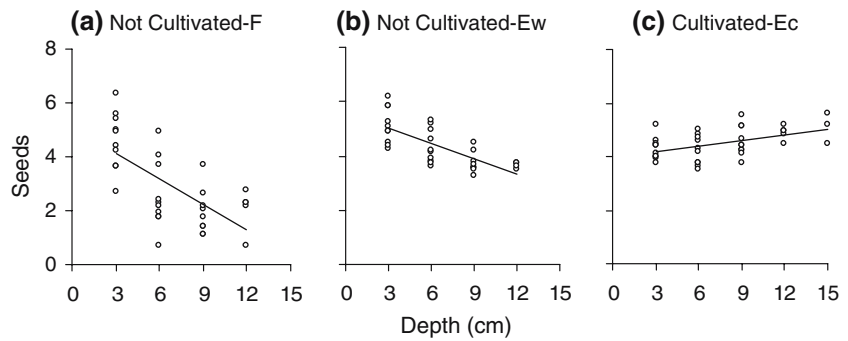


Table 2 Total number of seedlings of each wetland taxum counted in all pots during the direct seedling experiment

| Species | Ec | Ew | F |
|-------------------------------|------|------|------|
| <i>Lythrum hyssopifolia</i> | 347 | 576 | 534 |
| <i>Lythrum portula</i> | 2733 | 2735 | 20 |
| <i>Juncus tenageia</i> | 62 | 1045 | 62 |
| <i>Polygonum persicaria</i> | 170 | 15 | 36 |
| <i>Damasonium alisma</i> | 527 | 598 | 355 |
| <i>Gnaphalium uliginosum</i> | 2 | 19 | 74 |
| <i>Juncus bufonius</i> | 0 | 60 | 34 |
| <i>Echinochloa crus-galli</i> | 0 | 6 | 1380 |
| <i>Ranunculus sardous</i> | 0 | 8 | 36 |
| <i>Elatine alsinastrum</i> | 0 | 3 | 0 |

d.f. = 14, $P = 0.0115$), but no difference between layers in fallow pools was detected ($t = -1.97$, d.f. = 14, $P = 0.068$ for Ew and $t = -0.12$, d.f. = 14, $P = 0.90$ for F) (Fig. 2b).

Focus on *Damasonium alisma*

The number of *D. alisma* seeds per soil sample from sieved seed bank differed among pools ($P = 0.005$) (Table 3). In particular, the number of seeds showed an exponential decrease with depth in the uncultivated pools whereas there was a slight linear increase of seed quantity with depth in the ploughed pool (Fig. 3). Germination percentage was also different among pools according to the depth at which they were extracted. In the cultivated pool, seeds from the deeper layers had

species of seeds that germinated in the pots, more species in the lower layer compared to the upper one were found in the cultivated pool ($t = 2.90$,

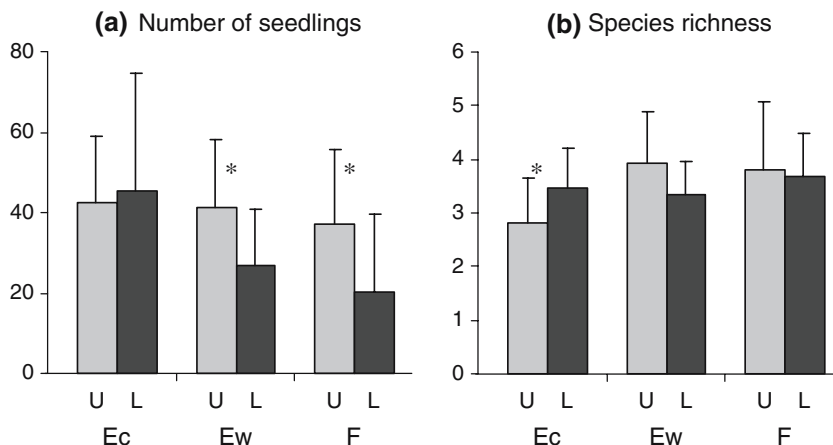


Fig. 2 (a) Seedlings distribution among layers revealed by direct seedling emergence experiment. Each sample was divided into two layers: U (the upper layer) in grey bars and L (the lower layer) in black bars. Each bar represents the mean cumulative data (log transformed) with its

standard deviation. An asterisk (*) denotes significant differences ($P < 0.05$) between U and L (t -test for paired data S-PLUS 2000). (b) Relative distribution of species richness recorded during seedling emergence for U and L in each pool

Table 3 Comparison of *D. alisma* seed numbers between pools including the effect of pool (Ew, Ec and F), depth (five layers) and interaction between pool and depth

| Source | DF | F | Prob > F |
|--------------|----|-------|----------|
| Pool | 2 | 5.50 | 0.005 |
| Depth | 1 | 70.53 | <0.001 |
| Pool × depth | 2 | 32.89 | <0.001 |

Core was considered as a random effect in the mixed model (LME S-PLUS). Number of seeds was log transformed for this analysis

a higher germination percentage than those of the upper layers. Conversely, in the wild pools, the seeds from the upper layers had a higher germination rate than the seeds from the deeper layers (Fig. 4).

Discussion

Impact of ploughing on plant community

Seed banks distribution was strongly affected by ploughing and differed between cultivated and wild pools. In the wild pools, more seeds were counted from the samples cored at the surface of the soil than from deeper layers. An opposite trend was found in the cultivated pool. Concerning the number of seeds that germinated from the soil samples (seedling emergence), no germination occurred in the sterilized soil pots. Therefore, we could assume that all the seedlings found in the pots during the experiment were the result of seeds germinating from samples cored in the pools. Again, more seedlings emerged from the upper layers of the wild pools whereas no difference was observed among layers in the cultivated pool. These first results were expected.

Fig. 3 Relationship between number of seeds of *D. alisma* (log transformed) and depth in each pool. Seeds were counted directly after the sieving of each depth layer from (a) the unploughed F pool, (b) the uncultivated area Ew and (c) the cultivated area Ec

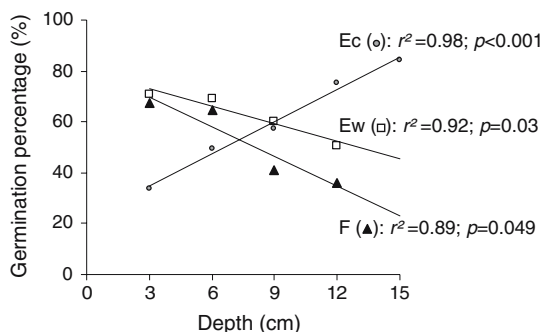
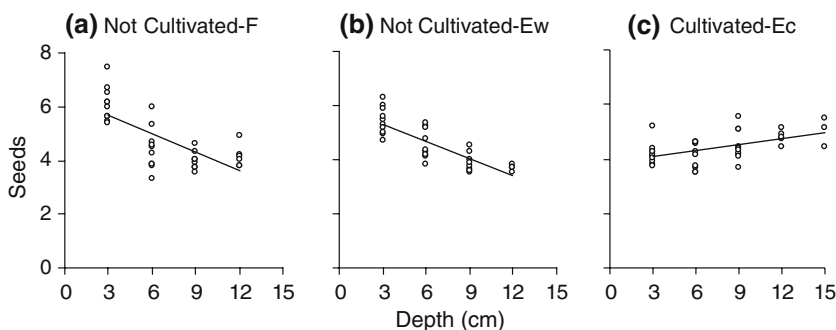


Fig. 4 Germination percentage of *D. alisma* seeds as a function of the depth layer in each pool. Each value represents, for a given depth, the percentage of seeds (among 150) that germinated in the incubator room. Square, triangle and ring symbol represent respectively results for Ew, F and Ec

Since one of the aims of ploughing is to turn over the soil, the quantitative distribution of soil seed banks was deeply affected and seeds were mostly buried by ploughing in cultivated pools.

We also found that the relative abundance of species among pools in the seedling emergence was contrasted: some species were more abundant in the cultivated part of the E pool while other species were mainly present in the wild part. For any given seed bank, the resulting emerging flora can be very different between pools because for each species, a particular set of conditions needs to be fulfilled in order to ensure successful germination and growth. In particular, in temporary pools, the fluctuating level of water was pointed out as a major factor influencing seedling recruitment from the seed bank (van der Valk 1978). This seed bank property was seen as a temporal storage effect because variable conditions will lead to the recruitment of some species only, excluding the others (Bonis 1998; Bliss and

Zedler 1998; Nicol et al. 2003; Warwick and Brock 2003). This property induces a contrast between species' abundance in the seed banks and species abundance observed in the field among adult plants (Jutila 2003). Other agricultural practices such as the use of herbicide or fertilisers may contribute to shape the seedlings' recruitment as well, and therefore certainly contribute to the selection of a different community from the seed bank (Tørresen and Skuterud 2002; Shaukat and Siddiqui 2004).

Interestingly, we found not only that more species were located deep in the soil in the cultivated pool, but also that most of their seeds were actually still viable. This highlights that many species of these wetland communities are able to bear a certain period of burying. In fact, a relatively large proportion of rare and endangered species living in temporary pools are expected to form long-term persistent seed banks, because this trait is susceptible to be selected in unpredictable environmental changes (Hölzel et al. 2004). Consequently, for this kind of ephemeral wetland community, most seeds are not killed by ploughing. Instead, a large part of the seed bank is stored in deep soil layers. As these results suggest, in storing seeds in the deep layers of the soil, ploughing induces a spatial storage effect on the seed banks of such communities.

Impact of ploughing on *Damasonium alisma*

We also focussed on a rare threatened species, *D. alisma*, that is typically found in temporary wetlands. As for community results, the vertical distribution of seeds was strongly affected by ploughing; for the wild pools, the seed distribution showed an exponential decrease with depth, whereas a slight linear increase of seed abundance with depth was observed in the cultivated pool. Moreover, our results concerning germination percentage showed that, in the wild pools, the seeds located in the upper layers (the first 3 cm) had a higher germination rate than the seeds in the deeper layers (from 3 to 15 cm). This result is consistent with other seed bank studies of other species performed in temporary pools, though uncultivated (Grillas et al. 1993;

Bonis and Lepart 1994; De Winton et al. 2000). But more interestingly, for the pool located in the cultivated field, we showed that the opposite tendency was produced: seeds were more abundant and had a better germination rate in the deeper soil layers. This is probably partly due to the interaction between the life cycle of the species and the timing of ploughing. Plants release seeds in late spring and the soil is ploughed during fall, burying the seeds that have been produced a few months before, and bringing up old seeds that had been produced formerly (one or more years before). Since soil samples were cored during early springtime, the best seeds (the youngest ones) were located deep in the soil. Therefore, ploughing had not only accumulated most of the seeds in deep layers, but had also concentrated the best seeds. Beyond this temporal aspect, which likely explains the inversion of the seed quality pattern in ploughed pool, the moist conditions probably also enhance seed survival in deep layers. Indeed, for this semi-aquatic species, dormant seeds remain dormant as long as they are either constantly damp or constantly submerged (Birkenshaw 1994). These first results concerning *D. alisma* are consistent with the spatial storage effect we have mentioned for the community results.

Birkenshaw (1994) showed that for *D. alisma*, seeds can germinate only when situated in the first 3 cm of the soil. Consequently, seeds that were actually able to germinate in our study were those of the first layer (i.e the first 3 cm). As our results suggested, these seeds were more abundant and had a better germination rate in the wild pools. Therefore, one should expect to find more adult plants in the wild pools, than in ploughed ones. Yet the botanical inventory performed in 2002 showed that *D. alisma* adult plants were about three times more abundant in the cultivated part than in the wild part of the pool (Decencière 2002). Moreover, this species is known for being chiefly present in disturbed pools (Arnal 1996). At first sight, these field results could be surprising according to our seed bank investigation, since we expected to find more adult plants in the wild pools. Thus, the quantity and quality of the seeds are not the only

factors that influence the relative abundance of the species among pools. It is likely that in wild pools, post germination obstacles such as competition with other species affect seedlings growth. In cultivated pools, perennial herbs were removed by ploughing, competition was probably lower and thus the viability of *D. alisma* seedlings was enhanced.

D. alisma seeds seemed to tolerate the burying conditions since the seeds deeply cored had a higher germination ability. When buried, seeds are protected from unfavourable environmental conditions while in the wild pools, most of the seeds germinate at the same time. Such conclusions agree with demographic models showing that seed survival is crucial for population viability of wetland plants (Adams 2005). During a drought, for example, most of the seedlings would be killed in wild pools, whereas seeds are largely protected in deep layers in cultivated fields and are able to give birth to new seedlings the following season, after the next ploughing. In addition, seedlings will face lower competition. In that manner, as for the whole community, seed banks constitute a spatial protected stock of individuals at the population level for *D. alisma*.

In conclusion, we showed that ploughing had a strong effect on species distribution and abundance of temporary wetland communities. Moreover, in allowing constitution and preservation of seed banks and in removing perennial species, rare annual species such as *D. alisma* can be protected in the long run. In this particular case, we believe that agricultural practices could have a beneficial effect for the preservation of rare species. Further investigations are needed, however, to understand the effects of other agricultural practices (Hölzel et al. 2004). The understanding of the processes that maintain this specific flora in the pools should be taken into account in order to develop more sustainable management policies.

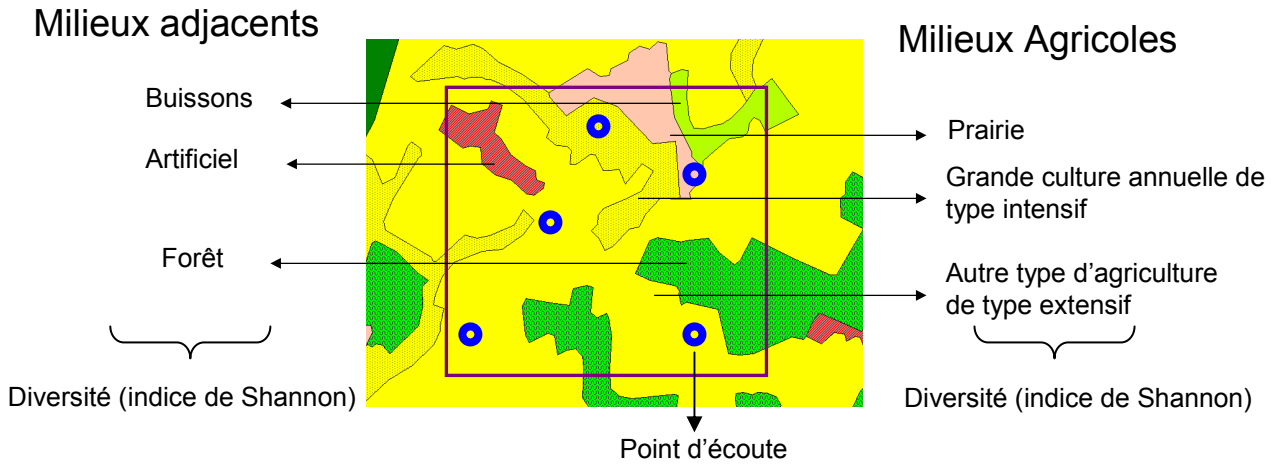
Acknowledgements We would like to thank Gerard Arnal for floristic inventories, Beatriz Decenci re for providing data and assistance in the field and Dominique Debray and Gregoire Devictor for manuscript improvement.

References

- Arnal G (1996) Les plantes prot g es d'Ile-de-France. Parth nope Collection. Biotope, Paris
- Adams VM, Marsh DM, Knox JS (2005) Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb. *Biol Conserv* 124:425–436
- Beuret E (1989) Influence des pratiques culturales sur l' volution de la flore adventice:  tude du potentiel semencier des sols. *Revue suisse agricole* 21:75–82
- Birkenshaw CR 1994 Aspects of the ecology and conservation of *Damasonium alisma* Miller in Western Europe. *Watsonia* 20:33–39
- Bliss SA, Zedler PH (1998) The germination process in vernal pools: sensitivity to environmental conditions and effects on community structure. *Oecologia* 113:67–73
- Bonis A (1998) Coexistence in a variable and unpredictable habitat: the importance of the seed bank and contrasted regeneration niche for annual plants in temporary pools. *Arch Hydrobiol Spec Issues Advanc Limnol* 52:53–69
- Bonis A, Lepart J (1994) Vertical structure of seed bank and the impact of depth of burial on recruitment in two temporary marches. *Plant Ecol* 112:127–139
- Cohen D (1966) Optimizing reproduction in a random varying environment. *J Theoret Biol* 12:119–129
- Danton P, Baffray M (1995) In: Rocher Y (ed) Inventaire des plantes prot g es en France. AFCEV, Nathan
- Decenci re B (2002) Les mouill res de l'Essonne: Approche  cologique et ethnologique. Rapport de stage de DEA. Conservatoire botanique national du Bassin Parisien. Master report. MNHN, Paris, France
- De Winton MD, Clayton JS, Champion PD (2000) Seedling emergence from seed banks of 15 New Zealand lakes with contrasting vegetation histories. *Aquat Bot* 66:181–194
- Gallego-Fern ndez JB, Garcia-Mora MR, Garcia-Novo F (1999) Small wetland lost: biological conservation hazard in mediterranean landscapes. *Envir Conserv* 26:190–199
- Ghersa CM, Martinez-Ghersa MA (2000) Ecological correlates of weed seed size and persistence in the soil under different tilling systems: implications for weed management. *Field crops Res* 67:141–148
- Grillas P, Garcia-Murillo P, Geertz-Hansen O, Marb  N, Montes C, Duarte CM, Tan Ham L, Grossmann A (1993) Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia* 94:1–6
- Hedrick PW (1995) Genetic polymorphism in a temporally varying environment: effects of delayed germination or diapause. *Heredity* 75:164–170
- H lzel N, Otte A (2004) Assessing soil seed bank persistence in flood-meadows: the search for reliable traits. *J Veg Sci* 15:93–100
- Jalili A, Hamzeh'ee B, Asri Y, Shirvany A, Yazdani S, Khoshnevis M, Zarrinkamar F, Ghahramani M, Safavi R, Shaw S, Hodgson JG, Thompson K,

- Akbarzadeh M, Pakparvar M (2003) Soil seed banks in the Arasbaran protected area and their significance for conservation management. *Biol Conserv* 109:425–431
- Jutila HM (2003) Germination in Baltic coastal wetland meadows: similarities and differences between vegetation and seed bank. *Plant Ecol*. 166:275–293
- Kalisz S (1991) Experimental determination of seed bank age structure in the winter annual *Collinsia verna*. *Ecology* 72:575–585
- Lefeuvre J-C, Fustec E, Barnaud G (2000) De l'élimination à la reconquête des zones humides. In: Fustec E, Lefeuvre J-C et al (eds) *Fonction et valeurs des zones humides*. Dunod, Paris, 426 pp
- Luzuriaga AL, Escuderao A, Olano JM, Loidi J (2005) Regenerative role of seed banks following an intensive soil disturbance. *Acta Oecologica* 27:57–66
- Math Soft 1999. S-PLUS 2000. Data analysis products division, MathSoft, Seattle, WA
- Middleton BA (2003) Soil seed banks and the potential restoration of forested wetlands after farming. *J Appl Ecol* 40:1025–1034
- Miller GR, Cummins RP (2003) Soil seed banks of woodland, heathland, grassland, mire and montane communities, Cairngorm Mountains, Scotlan. *Plant Ecol* 168:255–266
- Nicol JM, Ganf GG, Pelton GA (2003) Seed banks of a southern Australian wetland: the influence of water regime on the final floristic composition. *Plant Ecol* 168:191–205
- Pacala E (1986) Neighbourhood models of plant population dynamics. 2. Multi-species models of annuals. *Theoret Popul Biol* 29:262–292
- Pinhero JC, Douglas MB (2000) Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer, New-York
- Roberts HA (1981) Seed banks in soils. *Adv Appl Biol* 6:1–55
- Shaukat SS, Siddiqui IA (2004) Spatial pattern analysis of seeds of an arable soil seed bank and its relationship with above-ground vegetation in an arid region. *J Arid Env* 57:311–327
- Standifer LC (1980) A technique for estimating weed seed populations in cultivated soil. *Weed Sci* 28:134–138
- Stoate C, Boatman ND, Borralho RJ, Carvalho CR, De Snoo GR, Eden P (2001) Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J Env Manage* 63:337–365
- Stöcklin J, Fisher M (1999) Plants with longer-lived seeds have lower local extinction rates in grassland remnants 1950–1985. *Oecologia* 120:539–543
- Templeton AR, Levin DA (1979) Evolutionary consequences of seed pools. *Ame Natura* 114:232–249
- Thrall PH, Pacala SW, Silander JA (1989) Oscillatory dynamics in populations of an annual weed species *Abutilon theophrasti*. *J of Ecol* 77:1135–1149
- Tørresen KS, Skuterud R (2002) Plant protection in spring cereal production with reduced tillage. IV. Changes in the weed flora and weed seedbank. *Crop Prot* 21:179–193
- van der Valk AG (1978) The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59: 322–335
- Vitalis R, Glemin S, Olivieri I (2004) When genes go to sleep: the population genetic consequences of seed dormancy and monocarpic perenniality. *Ame Natura* 163:295–311
- Vuille FL (1987) Reproductive biology of the genus *Damasonium* (*Alismataceae*). *Pl Syst Evol* 157:63–71
- Warr SJ, Thompson K, Kent M (1993) Seed banks as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. *Prog Phys Geog* 17:329–347
- Warwick NWM, Brock MA (2003) Plant reproduction in temporary wetlands: the effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. *Aquat Bot* 77:153–167
- Wheeler BR (2000) Starfruit *Damasonium alisma*. Progress report on the (1999) project. Report No. 146. London: Plantlife
- Wienhold CE, van der Valk AG (1989) The impact of duration of drainage on the seed banks of northern prairie wetlands. *Can J Bot* 67:1878–1884

Paysage agricole (Carré STOC)



Richesse spécifique estimée chaque année (de 2001 à 2005) sur chaque carré (n= 374) en corrigeant par la détectabilité des espèces

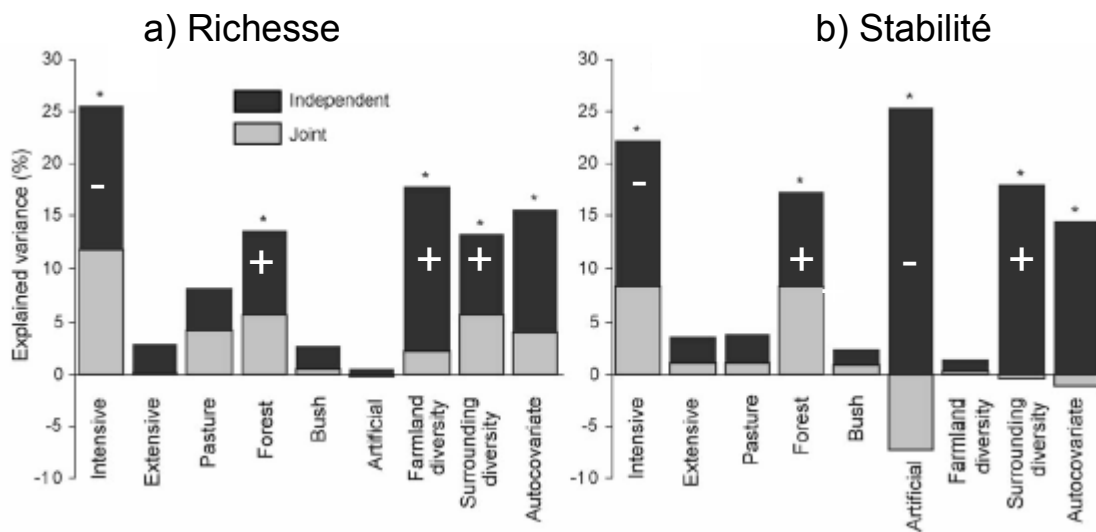


Figure 6. Effet de la structure et de la composition du paysage agricole sur a) la richesse et b) la stabilité des communautés. Cet histogramme présente l'effet de chaque variable en termes de pourcentage de variance expliquée indépendamment des autres (partie foncée) et due à la corrélation de la variable avec les autres variables (méthode de partition hiérarchique de la variance). Le sens de l'effet des variables (indiqué par + ou -) est ensuite estimé avec un modèle mixte intégrant l'autocorrélation spatiale (*; $P < 0.05$).

Cette étude m'a permis de montrer que le labour agit physiquement sur la dynamique de la communauté étudiée en favorisant un stockage spatial de la banque de graines en profondeur. Les graines ainsi enfouies par le labour, sont représentées par de nombreuses espèces et ont un pouvoir germinatif fort. Ces graines sont régulièrement remontées et alimentent la mare temporaire en individus. La perturbation induite par le labour semble aussi avoir un effet positif sur le maintien de la communauté annuelle amphibie en limitant la compétition des plantes typiques de ces milieux avec les espèces pérennes.

J'ai donc pu montrer qu'en agissant sur la répartition spatiale des graines, le labour avait une influence forte sur la richesse, la composition et le devenir des plantes inféodées aux mares. Cette étude m'a permis de vérifier *in situ* un exemple précis de réponse des communautés à une pratique agricole. Cet effet positif de la perturbation mécanique du sol est d'ailleurs concrètement utilisé dans la gestion de ces milieux, qui peuvent souffrir de l'abandon de l'agriculture.

Soulignons néanmoins que l'augmentation des rendements et l'uniformisation des parcelles ont toutefois joué un rôle moteur dans le drainage de ces mares. Plus que telle ou telle pratique, c'est davantage la taille et l'organisation des exploitations qui ont souvent été citées comme conséquences visibles de l'intensification. Si les espèces de plantes inféodées aux mares temporaires sont peu sensibles à la matrice environnante, on attend en revanche une réponse forte des espèces ayant une utilisation *paysagère* de l'espace. Le rôle des éléments des paysages, notamment des haies, a fait l'objet de nombreuses investigations (Hinsley & Bellamy 2000). Pourtant, peu d'études ont testé le rôle de la matrice paysagère dans son ensemble, en incluant explicitement les éléments adjacents aux parcelles, quelle que soit leur nature. C'est ce que j'aborde dans le travail suivant.

C. Influence du contexte paysager sur les communautés d'oiseaux

1. Rôle des milieux adjacents

Devictor, V & Jiguet, F. Community richness and stability in agricultural landscapes: the importance of surrounding habitats. *Agriculture Ecosystem and Environment*. In press.

Mon objectif est de tester la réponse des communautés d'oiseaux (en termes de richesse et de stabilité temporelle), aux caractéristiques de la matrice paysagère. En particulier, je cherche à séparer l'effet des habitats proprement agricoles, des habitats non agricoles de la matrice. Les données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), m'ont permis de disposer de nombreuses « répliques de paysages » (Technique 1 p. 67). J'ai pu sélectionner, à partir de cette base de données, les carrés STOC à dominante agricole suivis au moins deux ans entre 2001 et 2005. J'ai conduit l'analyse sur les 100 espèces d'oiseaux les plus communs contactés en milieu agricole. Ce travail, dont l'intégralité est proposée dans les pages suivantes, est organisé de la façon suivante :

Hypothèse : Les communautés d'oiseaux sont sensibles à la structure et à la composition du paysage agricole. En particulier, la diversité des milieux adjacents a un rôle positif sur la richesse et la stabilité des communautés.

Prédiction : La richesse des communautés d'oiseaux est reliée positivement à la diversité des milieux, qu'ils soient agricoles ou non. Une diversité d'habitats non agricoles dans le paysage représente autant de sites de nidification et de nourrissage permettant la fréquentation de diverses espèces. La probabilité d'occurrence annuelle de diverses espèces est plus forte dans ces paysages diversifiés. La stabilité des communautés doit donc être reliée positivement à la diversité des éléments non agricoles de la matrice paysagère.

Méthode : Seuls cinq points d'écoute codifiés par l'observateur comme agricoles sont étudiés dans chaque carré STOC afin de travailler sur le même nombre de points d'écoute. Je travaille sur la richesse et la stabilité des communautés en considérant l'hétérogénéité de la probabilité de détection entre espèces (Technique 2, p. 69). La stabilité des communautés est estimée par le coefficient de variation de la richesse spécifique des espèces au cours du temps. Les variables environnementales sont traitées par la méthode de partition hiérarchique de la variance, qui permet de traiter des variables d'habitats corrélées entre elles. Enfin, la structure d'autocorrélation spatiale (Technique 3, p70) est examinée et intégrée dans les analyses, notamment par l'intermédiaire de modèles mixtes.

Résultats : Nos résultats montrent des corrélations fortes entre richesse, stabilité des communautés et certaines caractéristiques du paysage. En particulier, les communautés ont une richesse (Figure 6a) et une stabilité (Figure 6b) plus fortes dans les paysages plus diversifiés, que l'on considère le milieu agricole ou le milieu non agricole. La proportion de grandes cultures ainsi que le couvert urbain sont reliés négativement à la stabilité des communautés d'oiseaux.

Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats

Vincent Devictor*, Frederic Jiguet

Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, UMR 5173 'Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations', Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

Received 24 February 2006; received in revised form 18 August 2006; accepted 22 August 2006
Available online 17 October 2006

Abstract

In this paper, the role played by habitat diversity in the landscape on species richness and on the stability of farmland bird communities was investigated. Species richness was estimated on 374 samples monitored in farmland by the French breeding bird survey during the 2001–2005 period. A capture–recapture approach was used to estimate species richness accounting for the variation in detection probability among species of the 100 most common species detected in farmland. Landscape structure and composition were measured both in farmland and in adjacent habitats. The independent effect of each variable on community richness and stability was further assessed using hierarchical variance partitioning and taking spatial autocorrelation into account. A strong matrix effect was detected: non-cropped land deeply influenced richness and stability of bird assemblages.

© 2006 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Agricultural landscape; Bird; Breeding bird survey; Community dynamics; Detectability; Matrix effect; Spatial analysis; Mixed models

1. Introduction

The negative effects of landscape homogenization and agriculture intensification on biodiversity are recognized (Benton et al., 2003) and have been studied at many spatial scales on plants, invertebrates, and vertebrates (Stoate et al., 2001). Many studies have focused on birds as this taxonomic group provides good indicators of environmental changes since it is easily monitored, and high in the food web. Most of these studies have concluded that farmland species are in trouble (Donald et al., 2001). At the local scale, specific agricultural practices, such as the increased use of pesticide and inorganic fertilizers, were identified as plausible explanations for the decline in farmland bird populations (Chamberlain and Fuller, 2000; Newton, 2004). At the landscape scale, the structure and composition of the landscape matrix have been investigated theoretically and are expected to affect population dynamics (Andrén, 1994).

In particular, for a given habitat, the diversity of the surrounding habitats has been shown to deeply influence the community found within the given habitat, although this result differed according to the scale, the habitat and the group considered (Clergeau et al., 2001).

To assess the state of farmland birds, research on communities has principally focused either on farm-scale studies of local patterns or on broader scale relationships between birds and major climatic or land-use variables. Studies at an intermediate spatial scale employing sample plots of a few km² are far less common (Heikkinen et al., 2004). Yet, landscape variables of non-cropped surrounding habitats in agricultural landscapes are expected to play a major role in bird assemblage richness (Söderström and Pärt, 2000; Krauss et al., 2004). Indeed, in open and fragmented farmlands, landscapes often consist of two kinds of habitat. The first is the effectively cultivated habitat, where the agricultural practices and the size and structure of the farmland are major components explaining the fate of biodiversity (Selmi and Boulinier, 2003). The other is made up of the surroundings, such as patches of

* Corresponding author. Tel.: +33 1 40 79 57 23; fax: +33 1 40 79 38 35.
E-mail address: devictor@mnhn.fr (V. Devictor).

wetland, woodland, or human settlements. These non-agricultural patches may strongly affect farmland bird communities by providing breeding sites, food supplies, or by potentially allowing the colonization by individuals and species (Woodhouse et al., 2005; Buckingham et al., 2006).

Little attention has been paid to such matrix effects on organisms living in open habitats in which species may have high mobility and a generalized habitat use (Söderström and Pärt, 2000). Moreover, when communities were studied within complex landscapes, community composition was often only described in terms of observed species richness or abundance for target species, while the dynamic processes were rarely considered for the whole community (Chamberlain and Fuller, 2000; Bennett et al., 2004).

The aim of this study was to identify the relative effects of the landscape's structure and the composition of agricultural and non-agricultural habitats on species richness and community stability at a landscape scale, while accounting for heterogeneity in species detection and spatial autocorrelation. More specifically, a positive effect of either agricultural or adjacent habitat diversity on bird species richness was expected. Concerning community dynamics, species found in more diverse landscapes any given year should, on average, have a higher probability of still being present the following year. Negative effects of intensively farmed uniform landscape, such as reduced habitat hedges and low connectivity among diverse habitats should lead to an increase in community instability. Thus, the prediction of a higher temporal variability in bird communities in more homogeneous farmland landscapes was also tested.

2. Methods

The French breeding bird survey (BBS) is a standardized monitoring program in which volunteer skilled ornithologists identify breeding birds by song or visual contacts each spring. Each observer is allocated a locality, and a four km² plot to be surveyed which is randomly selected within a 10-km radius around this locality (i.e. among 80 possible plots). Such random selection ensures that the survey covers a representative selection of habitats (including intensive farmland, ordinary forest, suburbs and cities). Each plot is monitored twice in the spring, once before and once after the eighth of May, with 4–6 weeks between sampling events. In each plot, the observer carries out 10 evenly distributed point counts, within which the observer records every species heard or seen during a 5-min period. The same observer monitors the same plot each year (Julliard and Jiguet, 2002). In this study, all plots monitored during the 2001–2005 period, in which at least five points located in farmland (according to the habitat codes recorded by the observers in the field) were analyzed. The first five farmland point counts of each square were then selected (in order to compute community parameters with a constant sampling effort) and,

for each given point, counts of the two annual visits were summed. Species recorded at these point counts were mainly farmland bird specialist species. However, in order to extend the scope of the analysis to other species encountered in farmland, the 100 most common passerine and near-passerine bird species (from Columbiforms to Piciforms) detected by the BBS were considered. Therefore, many of the species considered may benefit from secondary habitats (hedges, bushes, buildings or small wetlands), but are not strictly linked with farmland.

The matrix of presence/absence of encountered species at each of the five point counts was processed each year to estimate species richness by running the COMDYN program (Hines et al., 1999). COMDYN's algorithm allows one to consider heterogeneous detection probability among species, using the capture–recapture model $M(h)$ and the associated jackknife estimator. This model was the most frequently selected model in the framework of species richness estimation for breeding bird survey data (Boulinier et al., 1998b; Jiguet et al., 2005). For each plot, species richness estimates were averaged over 2001–2005. Only plots for which there were more than two annual estimates of species richness were included in the analyses. Second, community stability for each BBS plot was expressed as the temporal variation in species richness (Boulinier et al., 1998a; Lekve et al., 2002; Newmark, 2006). The relative year-to-year variability in species' numbers was estimated using the coefficient of variation (CV) of species richness over 2001–2005 using variance estimates of annual species richness over that period, with an approach proposed by Link and Nichols (1994) that accounts for sampling variance. When available, the sampling variance which is induced by the sampling procedure (e.g. induced by heterogeneity in detection probability) can be subtracted from the raw variance estimate to get an estimate of the true process variance. Therefore, the average sampling variance associated with annual estimates of species richness (provided by COMDYN), was subtracted from the overall total variance (estimated over time using the point estimate of species richness). Community stability was thus the ratio of the square root of the estimated true temporal variance to the mean of the species richness estimate (Boulinier et al., 1998a). This community stability estimate was independent of the number of years considered for each plot (ANOVA, $F_{371,2} = 1.39$, $P = 0.24$) and not correlated to the mean of species richness ($r = 0.069$, $P = 0.18$).

Variables related to landscape features within each surveyed plot were obtained using the geographical information system package ArcView 3.2 (ESRI, 2000) and the Corine land cover database. The latter is a national geo-referenced database including the main habitats for the whole country in contiguous polygons classified according to 44 different land-cover categories (Bossard et al., 2000). BBS squares were overlaid on this independent land cover database and two groups of explanatory variables were built: habitat cover and landscape diversity variables (Table 1).

Table 1
Variables used to describe landscape attributes, built from the French Corine land cover database

| Landscape attribute | Variable | Variable description |
|-----------------------|------------------------|--|
| Landscape composition | Agricultural Intensive | Annual arable crops Irrigated cultures and vineyards |
| | Pasture | Uncultivated meadows |
| | Extensive | Mixture of annual crops and pastures |
| Adjacent | Forest | Coniferous and mixed forest |
| | Scrub | Natural grassland and bushy vegetation |
| | Artificial | Any human settlements and built-up areas |
| Landscape structure | Farmland diversity | Shannon's diversity index |
| | Surrounding diversity | Shannon's diversity index |

More specifically, the 44 land-cover categories were grouped into six main habitat types in order to get landscapes composition variables which were both relevant to test predictions on bird community, and compatible with a landscape scale investigation. These six main habitat types could be subdivided into three agricultural habitats: (i) intensive agricultural land which included large open fields of annually harvested plants and irrigated cultures as well as permanent crops such as vineyards and olive groves; (ii) extensive agricultural land, which embodied small farmlands generally growing non-permanent crops (arable land or pastures) but associated with permanent crops on the same parcel. A significant areas of vegetation is generally associated with such heterogeneous farmlands; (iii) pasture, which was farmland used mainly for grazing but which could also be harvested mechanically. This pasture category included many areas with hedges. The other three non-farmland habitats were categorised as: (iv) forest, (v) scrub (which included natural moors and transitional woodland) and (vi) artificial areas (Table 1).

A landscape diversity variable was further measured for both farmland habitat and surrounding habitats using Shannon's diversity index. This farmland diversity index was calculated using all polygons of any habitat type related to farmland (among the 44 land cover categories) while surrounding diversity was calculated using all non-agricultural habitat types.

Statistical analysis was conducted in three steps. First, a semivariogram of each community parameter (species richness and stability) was plotted to describe spatial autocorrelation. Semivariograms were performed by summing up all the squared differences of the error values between each pair of points located at different distances, to measure the dissimilarity of the data points with distance. Different theoretical models were tested including linear, exponential, spherical, Gaussian and rational quadratic models and the best-fitting semivariogram and the

corresponding parameters (range and nugget) were selected (Fortin et al., 2002). Second, a hierarchical variance partitioning analysis was conducted in order to compute independent contributions of each landscape variable accounting for correlation between these variables (Mac Nally, 2002). However, hierarchical partitioning analysis cannot explicitly handle spatial autocorrelation structure. Therefore, to produce a summary autocovariate accounting for the spatial dependence for each community descriptor (richness and stability), the mean of each descriptor found in the neighboring area (i.e. in a distance equivalent to the range) of each sample was used in the hierarchical variance partitioning (Heikkinen et al., 2004). For each community parameter (richness and stability), Mac Nally's (2002) randomisation method was used (with 1000 simulations) to assess the statistical significance of the independent contribution of each predictor variable (including spatial autocovariates). Third, spatial parameters inherited from the fitted semivariogram, spatial coordinates of samples and environmental variables selected by hierarchical partitioning analysis were included in a final general least-square model (GLS) with each community parameter estimate as a dependant variable and landscape features as independent variables. All analyses were conducted using the nlme and hier.part packages of the R statistical software (Team, 2004).

3. Results

The semivariance of species richness increased with distance, indicating that observations were spatially correlated (Fig. 1a). The best fitted semivariogram was an exponential model with a range of 300 km and a nugget of 0.75. Thus, the part of variance attributed to spatial autocorrelation was 25% ($1 - 0.75$).

Hierarchical partitioning analysis showed that all variables except artificial areas, scrub and extensive farmland had independent explanatory power (Fig. 2a). An important amount of the explained variance was related to the joint effects of the variables. However, among landscape composition, intensive cover had the highest explanatory power (13.8%), and among landscape structure variables, farmland diversity had the highest independent contribution (15.7%). The autocovariate variable also had an independent significant effect suggesting that each BBS plot was not isolated but spatially dependant. The GLS mixed model using the four environmental variables with significant independent effect and accounting for spatial dependence between samples ($R^2 = 0.13$ for the entire model) further revealed that species richness was positively related to the diversity of farmland and surrounding habitats ($t_{368} = 3.45$, $P < 0.001$; $t_{368} = 2.49$, $P = 0.012$, respectively) but negatively related to intensive farmlands ($t_{368} = -2.80$, $P = 0.005$). No significant effect was detected for scrub and forest cover.

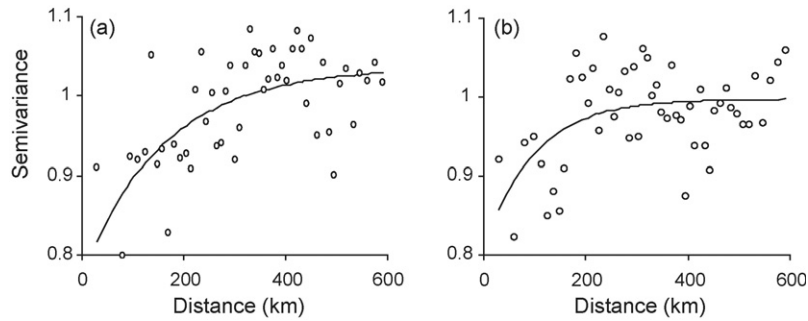


Fig. 1. Empirical semivariograms of each community parameter: (a) species richness; (b) community stability. The semivariogram values are calculated for pairs of standardized residuals between samples according to distance between samples.

The community stability estimate also had a clear spatial structure (Fig. 1b). The best fitting semivariogram was an exponential model with a range of 250 km and a nugget of 0.80. The part of variance attributed to spatial autocorrelation was thus 20%. Five variables had independent explanatory power (Fig. 2b). Artificial areas had the highest independent contribution among landscape cover (25%) and adjacent diversity among landscape structure (18%). Intensive and forest cover also explained a significant part of the variance (13% and 8.7%, respectively). As for species richness, the role played by the autocovariate suggested that community stability was spatially dependent (14.5%). The final GLS mixed model ($R^2 = 0.11$) revealed that lower temporal variation in species richness (i.e. higher stability) was detected in landscapes with higher adjacent habitat diversity ($t_{368} = -3.44$, $P < 0.001$). In contrast, temporal variation in species richness was positively related to intensive and artificial cover ($t_{368} = 2.65$, $P = 0.008$; $t_{368} = 4.05$, $P < 0.001$, respectively). No significant effect of forest cover was detected ($t_{368} = -0.73$, $P = 0.46$).

4. Discussion

Heterogeneity within agricultural landscapes was associated with higher species richness. Moreover, the diversity of surrounding habitats was also positively linked with species richness. Such a relationship has already been shown through work focusing on a specific habitat type. In particular, many studies have highlighted that hedges and natural cover around farmland could have a positive effect on species richness (see Hinsley and Bellamy, 2000 for a review). Our results generalize such findings by considering many habitat types and complex landscapes.

Concerning habitat composition, richer communities were found in landscapes with lower intensive farmland cover. This result is an additional negative relationship previously detected between effects of farmland intensification and birds (Krebs et al., 1999; Donald et al., 2001) and for particular species or specific types of farmland (Verhulst et al., 2004).

The more diverse the surrounding habitat, the more stable was the bird community: i.e. the adjacent habitats had a stabilizing effect on bird communities in agriculturally

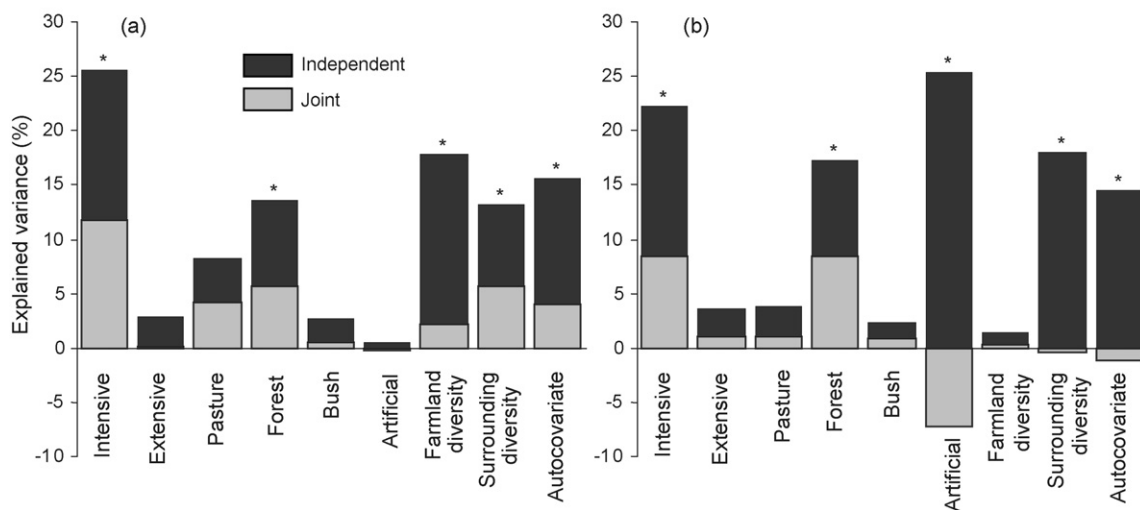


Fig. 2. The independent and joint contributions (given as the percentage of the total explained variance) of each predictor variable estimated from hierarchical partitioning for (a) the species richness and (b) the community stability. Variables marked with an asterisk independently explained a greater proportion of variance than would be expected by chance (with $P < 0.05$ level).

dominated landscapes, in terms of temporal variation in species richness. This further suggests that in open farmland, dynamic processes are strongly linked to diversity in adjacent patches even if species richness is still principally influenced by the main habitat. Indeed, in agricultural landscapes, habitat quality often determines the presence of a species at a given site, and as a consequence, the species richness of a community (Dauber et al., 2003). However, birds are not usually restricted to one habitat patch and often use several patches. In this paper, such a neighbourhood effect is shown to likely affect the farmland community dynamic.

In fact, temporal variation of species richness resulted from both local extinctions and colonisations in the landscape. In some cases, if the number of species remained constant despite a high turnover among the set of species from one year to the next, community stability was underestimated. However, temporal variation of species richness was positively related to both local extinction and turnover rate, and using these two parameters would have led to the same qualitative results: a mosaic of different non-farmland habitats providing for a diversity of resources, such as refuges and feeding areas, is likely to slow colonisation and extinction rates, and hence stabilize community richness through time. Such neighbourhood effects are likely due to a variety of processes including source–sink dynamics, and lend support to our prediction that agricultural patches do not operate in isolation from their surroundings. Besides, the fact that models were improved when considering spatial autocorrelation, also suggests that, in that context, communities function as metacommunities and that dispersal between sites might be crucial for population persistence at metacommunity level.

The population's persistence for many species in agriculturally dominated landscapes depends on the existence of favourable habitats within the adjacent matrix. In particular, the availability of nesting sites may be a crucial factor that determines the structure of the bird community in agricultural landscapes (Söderström et al., 2003). In this respect, the importance of diversity of vegetation types on marginal farmland for a number of species has been recently highlighted (Woodhouse et al., 2005). No single agricultural factors can be held responsible for all negative impacts on biodiversity but spatial configuration of a species' habitat affects population dynamics, and intra- and inter-specific interactions among individuals. This study suggests that the temporal instability of bird communities due to the homogeneity of intensive farmland could be counter-balanced by the diversity of adjacent habitats and that ignoring composition and diversity of these adjacent patches may hide important features.

Acknowledgements

We greatly thank the hundreds of volunteers who took part in the national breeding bird survey (STOC-EPS

program) and Romain Julliard for manuscript improvement. The 'Institut Français de l'Environnement' (IFEN) generously provided the Corine Land Cover database for France. The national co-ordination is financially supported by the Muséum National d'Histoire Naturelle, the CNRS and the French ministry in charge of the environment.

References

- Andrén, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71, 355–366.
- Bennett, A.F., Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., Swetnam, R.D., Mac Nally, R., 2004. Do regional gradients in land-use influence richness, composition and turnover of bird assemblage in small woods? *Biol. Conserv.* 119, 191–206.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188.
- Bossard, M., Feranec, J., Othael, J., 2000. CORINE Land Cover Technical Guide—Addendum 2000. European Environment Agency. Technical Report 40. Available at: <http://www.eea.eu.int>.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flather, C.H., Pollock, K.H., 1998a. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 7497–7501.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E., Pollock, K.H., 1998b. Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79, 1018–1028.
- Buckingham, D.L., Peach, W.J., Fox, D.S., 2006. Effect of agricultural management on the use of lowland grassland by foraging birds. *Agric. Ecosyst. Environ.* 112, 21–40.
- Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., 2000. Local extinctions and changes in species richness of lowland farmland birds in England and Wales in relation to recent changes in agricultural land-use. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 1–17.
- Clergeau, P., Jokimäki, J., Savard, J.-P.L., 2001. Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? *J. Appl. Ecol.* 38, 1122–1134.
- Dauber, J., Hirsh, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A., Wolters, V., 2003. Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agric. Ecosyst. Environ.* 98, 321–329.
- Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 25–29.
- ESRI, 2000. ArcView 3.2, Redlands, California.
- Fortin, M.-J., Dale, M.R.T., ver Hoef, J., 2002. Spatial analysis in ecology. In: El-Shaarawi, Piegorsh, (Eds.), *Encyclopedia of Environmetrics*. Chichester, pp. 2051–2058.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Rainio, K., 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural–forest mosaic. *J. Appl. Ecol.* 41, 824–835.
- Hines, J.E., Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Pollock, K.H., 1999. COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture–recapture approach. *Bird Study* 46, 209–217.
- Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: a review. *J. Wildl. Manage.* 60, 33–49.
- Jiguet, F., Renault, O., Petiau, A., 2005. Estimating species richness with capture–recapture models in heterogeneous conditions: choice of model when sampling in heterogeneous conditions. *Bird Study* 52, 180–187.
- Julliard, R., Jiguet, F., 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda* 70, 137–147.

- Krauss, J., Klein, A., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2004. Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiv. Conserv.* 13, 1427–1439.
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M., 1999. The second silent spring? *Nature* 400, 611–612.
- Lekve, K., Boulinier, T., Stenseth, N.C., Gjøsæter, J., Fromentin, J.-M., Hines, E.J., Nichols, J.D., 2002. Spatio-temporal dynamics of species richness in coastal fish communities. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269, 1781–1789.
- Link, W.A., Nichols, J.D., 1994. On the importance of sampling variance to investigations of temporal variation in animal population size. *Oikos* 69, 539–544.
- Mac Nally, R., 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiv. Conserv.* 11, 1397–1401.
- Newmark, W., 2006. A 16-year study of forest disturbance and understory bird community structure and composition in Tanzania. *Conserv. Biol.* 20, 112–134.
- Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146, 579–600.
- Selmi, S., Boulinier, T., 2003. Breeding bird communities in southern Tunisian oases: the importance of traditional agricultural practices for bird diversity in a semi-natural system. *Biol. Conserv.* 110, 285–294.
- Söderström, B., Kiema, S., Reid, R.S., 2003. Intensified agricultural land-use and bird conservation in Burkina Faso. *Agric. Ecosyst. Environ.* 99, 113–124.
- Söderström, B., Pärt, T., 2000. Influence of landscape scale on farmland birds breeding in semi-natural pastures. *Conserv. Biol.* 14, 522–533.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., de Snoo, G.R., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365.
- Team, R.D.C., 2004. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Verhulst, J., Báldi, A., Kleijn, D., 2004. Relationship between land-use intensity and species richness and abundance of birds in Hungary. *Agric. Ecosyst. Environ.* 104, 465–473.
- Woodhouse, S.P., Good, J.E.G., Lovett, A.A., Fuller, R.J., Dolman, P.M., 2005. Effects of land-use and agricultural management on birds of marginal farmland: a case study in the Llyn peninsula, Wales. *Agric. Ecosyst. Environ.* 107, 331–340.

Cette étude souligne l'importance du *contexte* paysager associé au milieu agricole. Les résultats suggèrent notamment qu'en étudiant la communauté au sens large, l'effet négatif connu de l'homogénéisation des surfaces (par exemple à la suite d'un remembrement) peut être contrebalancé par le maintien et la diversification des éléments du paysage *adjacents* aux parcelles exploitées.

2. Influence de l'échelle spatiale considérée

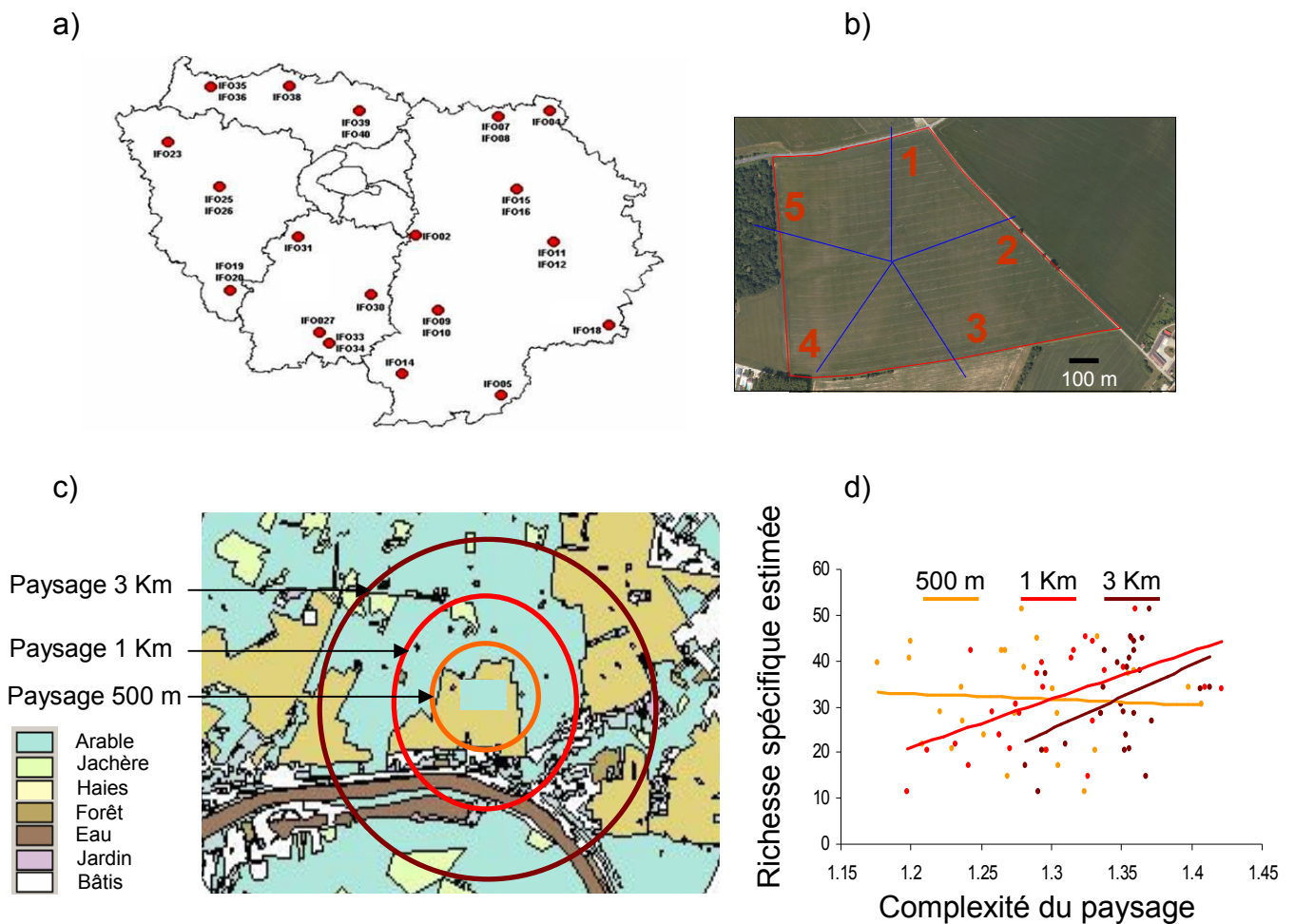
L'étude précédente conduit inévitablement à poser la question de la pertinence de l'échelle spatiale considérée. Nous avons en effet trouvé des relations fortes entre variables environnementales et richesse spécifique à l'échelle des carrés STOC. Ceux-ci représentent une surface de 2 x 2 km qui était assimilée, dans notre étude, à un « paysage ». Mais nos résultats sont-ils robustes aux variations de la surface considérée ?

Pour répondre à cette question, j'ai mené une campagne de terrain en réalisant des points d'écoute sur 28 parcelles situées dans le Bassin Parisien avec un protocole comparable au protocole STOC (Figure 7a). La seule différence est que j'ai effectué les points d'écoute précisément autour des parcelles.

J'ai ensuite analysé la composition du paysage à des distances croissantes du centre de la parcelle (Figure 7c) en estimant la richesse spécifique sur chaque parcelle, et en tenant compte de l'hétérogénéité de détection entre espèces (Technique 2, p. 69). La structure du paysage est résumée en utilisant un indice de complexité calculé séparément sur les « habitats » contenus dans un disque de 500m, 1km ou 3 km de rayon.

Cette analyse simple m'a permis de vérifier que l'échelle spatiale considérée avait une influence très importante sur les relations trouvées entre complexité et richesse spécifique. La relation ne s'exprime pas de façon significative avec un paysage de 500m mais devient positive et significative à 1Km et s'accroît à 3Km (Figure 7d).

En réalité, la délimitation de ce que l'on considère comme paysage dépend de la question posée et de la communauté concernée. Théoriquement, il peut être intéressant d'avoir une idée *a priori* de l'utilisation du paysage par les organismes étudiés et de fixer la limite du paysage d'étude en conséquence. En fait, pratiquement, cette limite est davantage basée sur une connaissance empirique ou naturaliste, ou encore imposée par des contraintes de terrain, que sur le résultat d'une étude des domaines vitaux. Par exemple, dans notre exemple, il semble que 500 m soit une limite trop restreinte qui ne rend pas compte de l'influence de la complexité du paysage qui s'exprime plutôt à partir de 1 km.



L'indice de complexité, est une mesure de l'aire de chaque habitat pondérée par une dimension fractale. Il est proche de 1 pour des formes simples et proche de 2 pour les formes les plus complexes.

Figure 7. Étude de l'influence de la taille du paysage considéré sur les relations entre richesse spécifique et structure du paysage. a) 28 parcelles ont été suivies avec un protocole comparable au STOC. b) Sur chaque parcelle, cinq points d'écoute sont disposés aléatoirement selon une étoile centrée sur la parcelle. c) Le paysage autour de chaque parcelle représente un « *paysage agricole* » délimité par un disque de rayon donné (500m, 1 km ou 3 km). La composition et la structure des habitats inclus dans ces paysages sont ensuite analysées grâce au logiciel Patch Analyst (ESRI 2004). La complexité est une variable qui résume la structure du paysage. Cette variable est très corrélée à la diversité du paysage. d) Les résultats obtenus montrent que l'effet de la taille considérée influence la pente de la relation entre richesse et complexité (ANCOVA : Complexité x échelle : $F_{3,77} = 4.23$; $P=0.04$)

En conclusion de cette première partie, nos résultats suggèrent que le labour a un effet positif sur le maintien des communautés de plantes amphibies dans les mares temporaires. Concernant la communauté d'oiseaux, j'ai pu décrire un effet probable de la matrice paysagère sur la richesse et la stabilité des communautés d'espèces fréquentant le milieu agricole. Une analyse plus fine sur des données de terrain, récoltées autour des parcelles agricoles, m'a permis de souligner l'importance de l'échelle spatiale considérée.

Ces premiers cas concrets permettent de prendre la mesure de la complexité des interactions entre les activités anthropiques et la biodiversité en milieu agricole. Dans un contexte où l'agriculture est amenée non pas à réduire mais à *augmenter* sa production, à la suite de l'accroissement démographique, le choix du type d'agriculture à adopter représente un enjeu considérable. En ce sens, une agriculture toujours plus intensive permettant d'atteindre un niveau de rendement donné n'est pas nécessairement moins respectueuse de l'environnement que le développement d'une agriculture extensive, si celle-ci, pour atteindre le même niveau de production, doit concerner des surfaces considérablement plus grandes (Green *et al.* 2005).

En fait, l'homme modifie les paysages par les pratiques qu'il emploie et les espèces qu'il cultive, à tel point que certaines espèces peuvent être menacées par la déprise agricole ou l'arrêt de certaines pratiques. La dynamique sociale et paysagère de ce milieu est symptomatique en France : l'agriculture y est largement subventionnée, les parcelles s'agrandissent encore, leur nombre diminue et l'urbanisation des campagnes pose des problèmes croissants. Les biocarburants sont présentés comme une (voire La) solution au problème des émissions de dioxyde de carbone, mais leur utilisation n'a pas nécessairement de fondement écologique ni énergétique clairement établi en milieu tempéré. L'agriculture biologique gagne du terrain, les consommateurs veulent de la qualité, les mesures agri-environnementales sont de plus en plus encouragées en Europe. Or les besoins alimentaires à l'échelle mondiale n'ont jamais été aussi forts et continuent de croître. Toutes les questions agricoles soulignent par ailleurs, parfois de façon déconcertante, les différences de moyens, d'enjeux et de climats entre les pays du Nord et du Sud. Finalement, dans ce milieu complexe, tout dépend de Quoi parle t-on ? Quelles espèces sont concernées ? Et dans quel pays ?

Les études tentant d'expliquer le devenir de la biodiversité en milieu agricole, qui se focalisent sur quelques variables écologiques et environnementales, ou qui utilisent des corrélations sur de larges échelles spatiales, sont très utiles en tant qu'*outils de description*. Cependant, ces études ne permettent pas à elles seules de comprendre les mécanismes écologiques impliqués dans la réponse des communautés aux perturbations anthropiques.

Dans notre cas, la réponse des communautés était quantifiée essentiellement en termes de richesse spécifique. De fait, la richesse spécifique ou la diversité sont les variables les plus utilisées pour caractériser les communautés. Pourtant, nous avons pu montrer que, selon un caractère donné (cycle de vie pérenne ou annuel), les espèces de plantes ne subissaient pas les pratiques agricoles de la même façon. De même, dans la communauté d'oiseaux, nous avons considéré l'ensemble des espèces sans expliciter l'utilisation différente de la matrice paysagère par les espèces. Or, une espèce strictement spécialiste des grandes cultures ouvertes est a priori moins sensible aux éléments adjacents des parcelles agricole qu'une espèce dépendante des lisières ou capable d'exploiter plusieurs milieux.

D'autre part, pour des raisons techniques, la plupart des études se focalisent sur les caractéristiques des communautés le long de gradients environnementaux considérés comme statiques. Or, il est clair que le paysage, en particulier le paysage agricole, est *dynamique*. L'influence de la perturbation temporelle des habitats sur les communautés a été généralement étudiée sur quelques sites mais rarement sur de larges échelles spatiales. Je propose donc dans la deuxième partie de mon travail d'affiner l'étude de la réponse des communautés aux perturbations d'origine anthropique, en m'efforçant de ne plus regarder les communautés seulement en termes de richesse spécifique mais en examinant la réponse fonctionnelle de ces communautés et en considérant la dynamique des paysages.

Deuxième partie

Espèces gagnantes et espèces perdantes face aux changements globaux : exemple de l'homogénéisation biotique

A. Refonder l'écologie des communautés sur les traits fonctionnels

Une nouvelle tendance en écologie des communautés ?

Le contexte de cette seconde partie est largement imprégné de la tendance actuelle en écologie des communautés à *redonner un sens fonctionnel* aux espèces. Cette tendance est en particulier suggérée par la synthèse de McGill (2006), intitulée « *Rebuilding Community Ecology from Functional Traits* ». Cette tendance considère que l'écologie des communautés s'est un peu « perdue » en oubliant les traits fonctionnels. Pourquoi ?

S'il est une théorie fondatrice en écologie, c'est celle de la niche écologique. Selon le concept de niche, espèces et environnement sont indissociables. Cette notion, proposée par Hutchinson (en 1957), est comparable à celle de la sélection naturelle en ce qui concerne l'évolution. Elle a valeur de paradigme. Les espèces sont en constante compétition pour les ressources et se différencient par des traits, leur permettant une utilisation propre de ces ressources. La niche écologique d'une espèce désigne l'espace fictif délimité par l'utilisation des différentes ressources par l'espèce. La compétition empêche la coexistence de deux espèces sur la même niche et la différenciation des traits spécifiques aboutit à la différenciation des niches. Les perturbations spatiales et temporelles des ressources permettent une succession et une coexistence d'espèces dans les mêmes *lieux* mais toujours dans des *niches écologiques* différentes. Les espèces ne se distribuent donc pas aléatoirement dans l'espace (que celui-ci soit l'espace réel ou étendu à l'« espace » des ressources) mais bien en fonction de leur utilisation de l'environnement et de leurs interactions avec les autres espèces.

Mais une deuxième théorie non moins fondamentale, bien que plus récente, a vu le jour depuis Hutchinson : celle de la théorie neutraliste (Hubbell 2001). Celle-ci propose comme hypothèse fondamentale que l'abondance relative des espèces dans une communauté n'est pas le résultat de la compétition, ni de leur interaction avec l'environnement. Selon ce point de vue, les espèces se remplacent aléatoirement dans l'espace, à la manière d'une dérive écologique. Tous les individus d'une communauté ont la même probabilité de se reproduire, de mourir, de migrer et même d'acquérir les mutations conduisant à la spéciation. La seule hypothèse est que les espèces représentées par plus d'individus ont *plus de chance* de remplir l'espace et moins de chance disparaître du seul fait de leur nombre.

Le débat en écologie des communautés impliquant la théorie neutraliste (Alonso *et al.* 2006), la théorie de la niche écologique et les tenants d'une réconciliation entre les deux visions (Chase 2005), a essentiellement reposé sur l'emploi d'équations mathématiques et sur

des simulations, mais rarement sur des analyses empiriques. La tendance actuelle qui plaide pour l'étude des traits fonctionnels et des gradients environnementaux suggère précisément que l'écologie des communautés s'est trop focalisée sur la part relative du hasard et des interactions entre espèces. En d'autres termes, l'écologie des communautés s'est trop préoccupée du seul rôle de la compétition et du hasard, en oubliant un peu l'environnement.

McGill suggère donc qu'on ne peut se limiter à la recherche de ce que l'on est capable d'expliquer par le hasard ou non. L'écologie des communautés doit aller plus loin en déchiffrant comment hasard, compétition et traits spécifiques *s'expriment réellement* dans l'espace et dans le temps (McGill *et al.* 2006). D'après cet auteur, la manière efficace d'étudier les mécanismes écologiques qui expliquent la répartition réelle de l'abondance des espèces dans les communautés passe par l'étude empirique des traits fonctionnels des espèces. C'est-à-dire ?

L'étude des traits fonctionnels en écologie des communautés revient souvent à reformuler les questions posées. Par exemple, la question n'est plus simplement « *dans quel environnement trouve-t-on telle espèce?* » mais « *quels traits et quelles variables environnementales sont importants pour déterminer la répartition spatiale des espèces?* ». De même, la question n'est plus « *comment l'espace (abstrait) affecte-t-il la dynamique des populations?* » mais « *comment les gradients environnementaux (des caractéristiques biotiques ou abiotiques de l'environnement explicitement mesurées) affectent-ils la structure et la composition des communautés* ».

Sur le plan plus théorique, la différenciation des espèces selon des traits fonctionnels est néanmoins déjà très présent dans les modèles de métacommunautés (Holyoak *et al.* 2005). Ces modèles utilisent généralement l'optimum de niche comme pour décrire l'utilisation propre des espèces d'un gradient de ressource (Loreau *et al.* 2003). L'importance des traits fonctionnels devient également évidente dans un contexte de conservation : l'enjeu est bel et bien de prédire l'impact de la dégradation des habitats sur les communautés et cela nécessite de comprendre comment les espèces sont affectées *par* et *dans* l'environnement en fonction de caractéristiques *mesurables*.

Une autre explication fondamentale de ce nouvel engouement pour l'étude empirique des traits fonctionnels des espèces en écologie des communautés provient des résultats forts ayant montré un lien entre la diversité fonctionnelle et le fonctionnement des écosystèmes (Diaz *et al.* 2006). Pour expliquer le bon fonctionnement des écosystèmes et prétendre préserver les services écologiques, la diversité ne suffit plus. Il ne s'agit pas de savoir seulement *combien* d'espèces nous sommes en train de perdre mais *lesquelles*.

a)



b)



Figure 8. Les espèces spécialistes: espèces perdantes de la crise de biodiversité. a) le déclin anormal des populations d'espèces spécialistes a été montré sur beaucoup de taxons, des habitats très divers et dans de nombreux pays. b) Le terme d'homogénéisation biotique est généralement utilisé pour décrire le remplacement, à l'échelle du globe, des espèces natives par des espèces transportées par l'Homme et capables de survivre dans les milieux anthropisés (d'après Olden 2006b).

incertaine (dans le temps et/ou dans l'espace) tandis que les espèces vont se spécialiser davantage sur un gradient de ressource stable et prédictible (Kassen 2002).

Ces considérations permettent donc de prédire *a priori* le sens de la réponse des espèces spécialistes et généralistes d'une communauté aux changements globaux. On attend en effet une plus grande vulnérabilité des espèces spécialistes dans les environnements perturbés tandis que les espèces généralistes devraient être moins sensibles aux perturbations. Mieux, les espèces généralistes doivent théoriquement profiter de la relaxation de la compétition avec les espèces spécialistes si ces dernières sont fragilisées... Et c'est ce qui semble se profiler empiriquement de façon particulièrement robuste à travers les taxons, dans tous les milieux et ceci, à l'échelle du globe (Figure 8a). Certaines espèces gagnent la bataille et d'autres la perdent.

Le remplacement des espèces perdantes par les espèces gagnantes peut se traduire par une diminution de la diversité génétique, taxonomique, ou fonctionnelle d'un ensemble d'espèces dans le temps et/ou dans l'espace (Olden 2006a). Ce phénomène est appelé homogénéisation biotique et reçoit un intérêt croissant dans les études en biologie de la conservation (Smart *et al.* 2006), notamment car elle est suspectée d'avoir des conséquences écologiques et évolutives négatives sur la biodiversité (Olden *et al.* 2004).

La notion d'homogénéisation biotique a différentes facettes. Dans le cas du remplacement des espèces spécialistes par les espèces généralistes, l'homogénéisation biotique peut être taxonomique (si ce sont toujours les mêmes espèces qui se retrouvent dans les communautés), mais aussi *fonctionnelle* (ces espèces sont toutes généralistes).

Il est intéressant de noter que cette notion a été majoritairement utilisée pour décrire le remplacement d'espèces natives par des espèces exotiques (Figure 8b). Pourtant, ce processus n'est pas limité à ce cas particulier. En effet, dans le cas du remplacement des espèces spécialistes *a priori* sensibles aux perturbations par des espèces généralistes moins sensibles, une homogénéisation biotique fonctionnelle locale modifie la composition des communautés sans l'intervention de l'introduction de nouvelles espèces.

Notons également que, dans l'étude de ce phénomène, le déclin des espèces spécialistes est souvent décrit comme un *pattern*, mais les *processus* écologiques permettant d'expliquer ce pattern (la vulnérabilité des espèces spécialistes face aux changements globaux) sont généralement avancés *a posteriori*.

Dans cette deuxième partie, je vais donc aborder la question de la réponse fonctionnelle des communautés en deux étapes. Premièrement, nous allons tenter de quantifier la notion de spécialisation à l'échelle des espèces. En pratique, le concept de niche écologique est peu

applicable tel quel car les ressources sont multiples, difficiles à mesurer et corrélées entre elles. Je tenterais de surmonter cette difficulté en proposant une manière intégrative de mesurer la spécialisation en fonction, non pas d'une ressource particulière, mais de l'habitat, au sens large. Je testerais ensuite si la répartition spatiale des espèces dans des paysages plus ou moins fragmentés et perturbés dépend de la spécialisation des espèces.

B. Réponse des espèces à la dégradation des paysages selon leur degré de spécialisation

1. Réponse des espèces plus ou moins spécialistes à la fragmentation et à la perturbation des paysages

Devictor, V. Julliard, R. Jiguet, F., Couvet, D. Winners and losers in disturbed and fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*. Submitted

Pour quantifier le niveau de spécialisation d'une espèce, il est intéressant de considérer non pas ce qui lie l'espèce à une ressource précise (telle que sa nourriture) mais de considérer sa fréquentation de l'*habitat* au sens large. L'habitat que fréquente une espèce contient en effet beaucoup d'informations sur la biologie de l'espèce, qui ne sont pas facilement mesurables (présence d'espèces prédatrices, site de nidification, etc...). L'habitat est aussi une notion facile à caractériser par des méthodes indépendantes (photos aériennes) et dont les différentes formes de modifications (la destruction, la fragmentation, la perturbation) sont des causes connues de déclin de la biodiversité. Dans ce travail, dont l'intégralité est proposée dans les pages suivantes, je cherche à quantifier de façon objective la spécialisation des espèces pour l'habitat et je détermine si les espèces spécialistes sont sensibles à la fragmentation et à la perturbation des paysages.

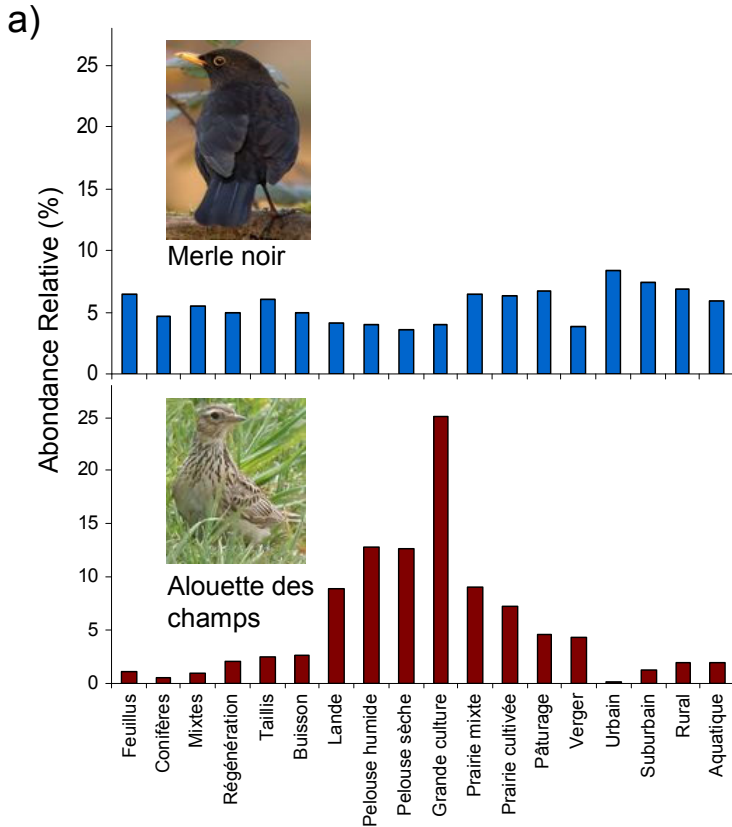
Hypothèse : La densité des espèces dans différentes classes d'habitat peut être utilisée pour construire une mesure pertinente de spécialisation. La réponse des espèces à la fragmentation spatiale et à la perturbation temporelle des paysages dépend étroitement de leur niveau de spécialisation pour l'habitat.

Prédiction : Les espèces plus spécialisées pour leur habitat sont moins abondantes dans les paysages fragmentés et perturbés que les espèces plus généralistes.

Méthode : Cette prédiction est testée en utilisant les données du suivi temporel des oiseaux communs (Technique 1, p. 67). Un indice de spécialisation est préalablement calculé pour chaque espèce, en utilisant le coefficient de variation de la densité moyenne des espèces dans des classes d'habitats (Figure 9a). Nous prenons soin de vérifier que cet indice n'est pas regroupé en fonction des relations phylogénétiques (Technique 4, p. 71).

La dynamique des paysages est quantifiée grâce aux données TERUTI par l'intermédiaire d'un indice de perturbation. Un indice de fragmentation spatiale des paysages est également quantifié sur chaque carré STOC (Technique 5, p. 72). Je travaille ensuite sur la réponse spatiale de chaque espèce en utilisant des modèles de régression ajustés au gradient spatial et à l'habitat. La réponse de chaque espèce est ensuite corrélée à son niveau de spécialisation (Figure 9b).

Résultats : La réponse des espèces en terme de répartition spatiale le long d'un état perturbé et/ou fragmenté du paysage, est très fortement corrélée à leur niveau de spécialisation. Nous montrons un pattern très marqué : presque la moitié des espèces (les espèces spécialistes) répondent négativement à la fragmentation et à la perturbation et l'autre moitié répond positivement (les espèces les plus généralistes).



La spécialisation d'une espèce est ici définie comme la dépendance de l'espèce vis à vis de classes d'habitats. Nous faisons l'hypothèse implicite que cette dépendance se traduit par une différence dans l'abondance relative de l'espèce dans les habitats. Dans cet exemple, le merle ne présente pas de différence marquée dans sa fréquentation des différents habitats. Au contraire, l'alouette semble marquer une nette préférence pour les habitats agricoles, notamment les grandes cultures.

La tendance de l'espèce à être plus ou moins regroupée sur certaines classes d'habitats peut être résumée numériquement en utilisant le coefficient de variation de la densité moyenne de l'espèce dans les différentes classes. En d'autres termes, si d_j représente la densité de l'espèce dans la classe j , que d représente sa densité moyenne et que K représente le nombre de classes d'habitat, la spécialisation SSI est calculée de la façon suivante:

$$SSI_i = \frac{\sqrt{\frac{\sum_{j=1}^K (d_j - \bar{d})^2}{K-1}}}{\bar{d}}$$

b)

1) Etape1 : $N_i \sim S + \text{Fragmentation} + \text{Perturbation}$

Dans ce modèle, on cherche à estimer un effet de la fragmentation et de la perturbation sur la répartition spatiale de chaque espèce. N_i représente l'abondance de l'espèce i , S représente une fonction des coordonnées spatiales de chaque carré ($S=X+Y+X^2+Y^2+XY$) qui permet d'ajuster l'effet de la fragmentation et de la perturbation au gradient spatial des variables.

2) Etape2 : Réponse_{Fragmentation} $\sim SSI$ et Réponse_{perturbation} $\sim SSI$

Dans ce modèle, on cherche à mesurer quantitativement si la réponse des espèces à la fragmentation et à la perturbation dépend de son niveau de spécialisation. Les estimations de la réponse sont issues de l'Etape1 qui fournit également, pour chaque espèce, les erreurs associées à chaque effet qui sont utilisées dans cette deuxième analyse comme poids. Les résultats sont présentés ci dessous.



Figure 9. Calcul de l'indice de spécialisation et réponse des espèces à la perturbation et à la fragmentation. a) Le calcul de la spécialisation repose sur la variation de la densité de l'espèce dans les classes d'habitats. b) Test de la réponse des espèces à la fragmentation et à la perturbation en fonction de leur degré de spécialisation

Là encore une question s'impose en conservation : les espèces : sont-elles égales devant les changements globaux ou sommes-nous en train de perdre certaines espèces particulières ? Beaucoup de recherches s'intéressant explicitement à cette question se sont attachées à regarder la vulnérabilité des espèces selon des traits précis (la masse, le régime alimentaire, la capacité de dispersion). Peu de résultats généralisables ont été démontrés (McKinney 1997). En revanche, un symptôme de perte de biodiversité a été retrouvé de façon particulièrement robuste : les espèces « spécialistes » semblent plus vulnérables que les espèces « généralistes » au changement global. Les espèces ne semblent donc pas équivalentes non pas selon un *trait* mais selon une *propriété*, celle d'être spécialisée ou non. Que renferme cette notion de spécialisation et comment mesurer l'impact différentiel de la fragmentation et de la perturbation des paysages selon cette propriété ?

Spécialisation et homogénéisation biotique

Définir la spécialisation *en soi* est assez peu pertinent car c'est une propriété implicitement contenue dans le concept de niche écologique et qui dépend étroitement de ce que l'on mesure. La largeur de la niche écologique se caractérise par l'amplitude des ressources utilisables par l'espèce, théoriquement matérialisé par un volume à n dimensions, chaque dimension étant un axe qui correspond à une ressource. La spécialisation se singularise par rapport aux autres caractéristiques (comme la masse ou la longueur du bec) car il matérialise une *fonction d'utilisation* de l'espèce qui est donc ressource-dépendante. Une espèce peut être spécialisée pour son régime alimentaire (consommer strictement des chenilles) et présenter une large plasticité concernant ses lieux de nidification.

Un intérêt majeur de la notion écologique de spécialisation provient du fait que cette caractéristique des espèces, est sur le plan évolutif, le résultat d'un compromis (*trade-off*) qui a fait l'objet de nombreux développements théoriques (Futuyma & Moreno 1988). D'un point de vue évolutif, sachant que deux espèces ne peuvent, du fait de la compétition, utiliser de façon identique un gradient de ressources données, l'exploitation du même gradient par deux espèces conduira l'une d'elle à devenir plus performante que l'autre sur certaines des ressources utilisables (stratégie spécialiste) soit, au contraire, à assurer la maximisation de l'amplitude des ressources utilisables, au prix d'une performance moindre sur chacune (stratégie généraliste) (Levins 1968).

Or ce compromis dépend étroitement de la dynamique de la ressource elle-même: la stratégie généraliste est théoriquement favorisée lorsque la disponibilité en ressources est

Winners and losers in fragmented and disturbed landscapes

2

Vincent Devictor¹, Romain Julliard¹, Frédéric Jiguet¹

4 ¹ CRBPO, UMR-5173 'Conservation des espèces, restauration et suivi des populations',
Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

6 ² Laboratoire d'Analyse des Risques et de Gestion de l'Espace, ENITA de Bordeaux, 1 cours
du général de Gaulle, CS 40201 - 33175 GRADIGNAN Cedex

8

Corresponding author: Vincent Devictor (devictor@mnhn.fr)

10 TEL: (+33)140795723, FAX: (+33)140793835

Abstract

12

In this paper, we tested the prediction that the spatial distribution of a given species in more or
14 less fragmented and disturbed landscapes depends on habitat specialization of the species. We
studied 891 spatial replicates from the French Breeding Bird Survey (FBBS) monitored
16 during 2001-2005. We further used two independent landscape databases measuring
landscape fragmentation and recent landscape disturbance on each BBS replicate. We used a
18 continuous index of habitat specialization for the 105 commonest bird species monitored by
the FBBS. We modeled the spatial variation in abundance of each species according to
20 fragmentation and disturbance across BBS replicates, accounting for habitat differences and
spatial trends. We then tested if each species' response to landscape fragmentation and
22 disturbance was related to its specialization level. We found that the more specialist a species,
the more negative its spatial response to spatial fragmentation and disturbance. More
24 interestingly, the 105 species were roughly separable in two equal sized groups: 48 species
had positive response to either fragmentation or perturbation while the other 57 species had
26 negative responses. Our results emphasize the need to consider both positive and negative
species responses when assessing consequences of habitat change in communities. We also
28 suggest that our measure of specialization is straightforward to predict which species is likely
to thrive in human degraded landscapes.

30 **Introduction**

32 Global biodiversity loss is not occurring at random. As a consequence of global change
drivers, especially land use, not only the total number of species is decreasing but there are
34 also some winners and losers (McKinney & Lockwood 1999). Many species may benefit
from many sources of landscape degradation, although consequences of environmental
36 degradation have generally only been investigated by focusing on the species negatively
affected. Human-induced environmental change may thus act as a non-random filter, selecting
38 from a potential pool, for those species best able to survive within modified ecosystems
(Smart *et al.* 2006). Therefore, investigating not only *how much* but also *which* species we are
40 losing has become an important scientific challenge.

To address this question, the use of specialist-generalist concept is straightforward.
42 Indeed, the fact that habitat degradation should negatively affect specialists is predicted by
niche evolution theory (Futuyma & Moreno 1988; Kassen 2002). Natural selection induces
44 more or less specialized strategies among species by presenting an evolutionary trade-off
between specializing to perform a few activities well, and generalizing to perform many
46 activities fairly (Levins 1968). Ecological specialists evolve in environments that are
relatively homogeneous (in space and/or time) whereas ecological generalists evolve in
48 environments that are heterogeneous (in space and/or time) (Kassen 2002).

Empirically, emerging evidence suggests that specialist species across taxa are declining
50 throughout the world (plants, Fischer & Stöcklin 1997; Rooney *et al.* 2004; butterflies,
Warren *et al.* 2001; carabid beetles, Kotze & Ohara 2003; bumblebees, Goulson *et al.* 2005;
52 coral reef fish, Munday 2004; birds, Julliard *et al.* 2004; marsupials, Fisher *et al.* 2003). This
poor success of specialist species then results in functionally homogenized communities
54 (Olden 2006a, Devictor *et al.* *In press*).

56 This facet of biodiversity loss has been generally limited to the quantification of the
specialist' decline at particular sites (Jonsen & Fahrig 1997), or, conversely, documented at a
global scale as the result of the replacement of native by introduced species (Olden 2006b). In
58 contrast, the fate of generalists and specialists species at intermediate scale (i. e., within
landscapes) across many sites was hardly investigated. Moreover, when patterns of
60 specialists' decline were correlated to environmental variables, the latter were considered as
snapshot in time and the process driving the observed pattern was described. Therefore, the
62 question of how more or less specialists species respond to habitat disturbance is still unclear.

This lack of generalization linking environmental variables and species' specialization
64 level is also due to the difficulty to get an objective measure of species' specialization.
Species are therefore generally only considered as specialist or not for a given resource
66 despite an obvious continuum of specialization level across species for several resources
(Berenbaum 1996). Recently, using a continuous measure of species' specialization to their
68 habitat, Julliard et al. (2006) showed that specialist and generalist species were not randomly
distributed in space. Instead, generalist species tend to aggregate at some sites and specialist
70 species tend to aggregate at others. This pattern was hypothesized to be linked to the global
alteration of ecosystems (Julliard *et al.* 2006). Yet, direct measures of how specialist and
72 generalist densities respond to landscape perturbation and fragmentation has been hardly
empirically supported.

74 In this paper, we address the question of how densities of more or less specialized bird
species respond to the fragmentation and the temporal disturbance of the landscape. We
76 address this question by using more than 800 sampling landscape replicates monitored by the
French Breeding Bird Survey. We used two independent landscape surveys to quantify in
78 each site, landscape fragmentation and landscape disturbance. We measured specialization for

the 105 most common bird species and tested if this trait was related to the spatial response of
80 the species to landscape fragmentation and landscape disturbance.

82

Materials and methods

84

Bird data collection

86

The French Breeding Bird Survey (FBBS) is a standardized monitoring program in which
88 skilled volunteer ornithologists identify breeding birds by song or visual contact each spring
(Julliard & Jiguet 2002). Each observer provided a locality, and a 2x2 Km plot to be
90 prospected was randomly selected within a 10 km-radius of this location (i.e. among 80
possible plots). Such random selection ensured the survey of varied habitats (including
92 farmland, forest, suburbs and cities) (Fig. 1). Each plot (n=891), was monitored in two annual
visits during spring, one before and one after the 8th of May, with 4-6 weeks between the two
94 visits. To be validated, the count must be repeated on approximately the same date each year
(± 7 days from April to mid-June) as well as the same time of day (± 15 min within 1-4h after
96 sunrise). In each plot, the observer carries out 10 evenly distributed point counts, within
which all individuals are recorded during a five minutes period. Points counts are at least 300
98 m apart and sampled in the same order on each occasion. For a given point count, the
maximum count of the two annual visits was considered and then averaged over five years
100 (2001 to 2005).

For each point count, the surroundings within a fixed 100 m radius were classified by
102 observers as belonging to one of a standardized list of habitats. This list was organized into a
standardized 4-levels land use description, inspired from the one developed by the British

104 Trust for Ornithology (Crick 1992). The first level was a coarse division into 4 main habitat
categories: farmland, natural, urban and a last class comprising all other types of habitat, such
106 as wetlands and bare rocks. These main habitat categories were then subdivided into a second
level classification of 18 habitat classes grouping categories to ensure a minimum coverage
108 (deciduous woodland, coniferous woodland, mixed woodland, young forest (< 5 m), scrub,
coppice, dry natural meadow, moorland, marshland, ploughed meadow, unploughed meadow,
110 mixed farmland, openfield, permanent crop, urban settlement, suburban settlement, rural
settlement, near open water). In this paper, we used this second level of description as a
112 qualitative description of the point-count habitat.

114 **Measuring species specialization**

116 The measure of a given species' specialization for any resource may be described as the
position and shape of that species' response in abundance to the resource gradient (Austin *et*
118 *al.* 1990). A given species is therefore more specialized to certain habitat classes if its density
there, is higher than elsewhere. Conversely, a species whose density varies little across
120 habitats can be considered as a more generalist species. The degree of habitat specialization
for a species, SSI, was thus quantified as the coefficient of variation (standard
122 deviation/mean) of its densities across habitats following Julliard *et al.*'s approach (2006).

The specialization index for a given species *i* was thus given by:

124

$$SSI_i = \frac{\sqrt{\frac{\sum_{j=1}^K (d_j - \bar{d})^2}{K-1}}}{\bar{d}},$$

126

Where d_j is the species density within the habitat class j and \bar{d} is the average density of
128 the species across all surveyed point counts. To compute this species' specialization index, we
considered the $K=18$ habitat classes recorded by observers during point counts. We excluded
130 from the analysis species that only breed in wetlands (such as herons and gulls) because they
are not appropriately monitored by this scheme.

132 Interestingly, this way of quantifying species' specialization can also be used with
presence-absence data (Julliard *et al.* 2006). Indeed, assuming equal densities in occupied
134 habitat and null density in others, a given species present in h habitat classes among H
possible habitat classes would have a SSI equal to the square root of $(1/p-1)$, where p is the
136 proportion of occupied habitat classes ($p=h/H$). The log-transformed SSI will, in this case, be
equal to $-1/2\ln(p/(1-p))$, i.e., $\ln(\text{SSI}) = -1/2\text{logit}(p)$. Hence, $\ln(\text{SSI})$ is centered on zero, and
138 symmetric.

We used the log-transformed SSI of each species and limited the analysis to the terrestrial
140 birds representing more than 99% of the detected individuals. 105 species were thus selected.

142 **Landscape Variables**

Fragmentation measure

144
Variables related to landscape fragmentation within each breeding bird survey plot were
146 obtained from the CORINE Land Cover database by using the geographical information
system package ArcView 3.2 (ESRI 2000). The former is a national geo-referenced land-
148 cover, based on satellite digital images for the entirety of France. This land-cover was created
in 1992 in order to classify, by means of remote sensing, landscape units larger than 25 ha as
150 belonging to one of 44 classes of habitat land use category (Bossard *et al.* 2000). For each
BBS plot, we calculated the total contact length of these landscape units (in kilometers) as a

152 measure of landscape fragmentation. This index was highly correlated with the number of
units and to the mean unit size.

154

Disturbance measure

156

Habitat disturbance affecting landscapes between 1992 and 2002 was provided by TERUTI,
158 an independent landscape survey based upon a systematic grid made of 15500 2x2 km
squares. The TERUTI survey was specifically developed to estimate the variation in land-use
160 throughout space and time for all of France (Agreste 2003). In each TERUTI square, 36 fixed
sample points were monitored annually and assigned to one of a standard physical
162 classification defined by 81 habitat categories. In each TERUTI square, the rate of change
among the 81 habitat categories was calculated between 1992 and 2002 as a measure of
164 landscape disturbance. Therefore, each TERUTI square had one disturbance value, which was
null in the case of perfect landscape stability. Conversely, this measure increased
166 proportionally with habitat turnover rate. Since the TERUTI and BBS plots were designed
independently, they were not always aligned. Therefore the kriging interpolation technique
168 was used to adapt disturbance measures to the BBS plots distribution. This interpolation
technique provided the best linear unbiased estimator of disturbance on BBS plot (Cressie
170 1993; Ashraf *et al.* 1997).

Note that BBS habitat data, which served to calculate the specialization level of each
172 species (SSI), CORINE and TERUTI surveys (which served respectively to calculate
landscape fragmentation and disturbance), were all collected on the same spatial scale of 4
174 km², but were entirely independent of each other.

176 **Data analysis**

178 We sought to estimate a response for each species to landscape fragmentation and landscape
disturbance to further test if this response was related to the specialization level of each
180 species. As fragmentation and disturbance were likely to be non-randomly distributed in
space, we had to account for the inherent spatial gradient of these variables (Koenig 1999;
182 Carroll & Pearson 2000). This spatial autocorrelation issue is generally handled by spatial
mixed model accounting for the autocorrelation structure. This type of model cannot handle
184 count process of very large dataset. However, using coordinates (x, y) allows to control
statistical analysis by differences in predictor variables induced by potential trend surface
186 (Heikkinen & Birks 1996; Fortin & Dale 2005). We therefore used each term of a second
order polynomial spatial regression as continuous variables ($S=x+y+x*y+x^2+y^2$).

188 We also constrained the statistical analysis of each species response to only habitat mostly
preferred by the species. Indeed, the variation in abundance of any given species is
190 ecologically meaningless in habitat where the species is never or only occasionally detected
(e.g. a farmland species in forest habitats). We therefore selected, for each species the nine
192 habitat (among the 18) where the species was the densest. The preferred habitat classes (H)
were then added to the model in order to test, for each species, the relationships between
194 abundance and landscape features (disturbance and fragmentation), after modelling variation
in the species abundance across the nine preferred habitat classes.

196 Thus, this first model was completed using the following equation separately for each
species: Species' Abundance ~ S+H+Disturbance+Fragmentation. We used log-linear quasi-
198 poisson regression to perform this model in order to account for over dispersion. Note that in
this model, the estimate of disturbance and fragmentation effects are adjusted to each other

200 and not tested independently. This first analysis, was conducted using the 8910 point counts
(i.e., 891 BBS sites of 10 point counts).

202 Second, we tested if each species response to either fragmentation or disturbance was
related to its specialization level. We thus used a linear model with the 105 species response'
204 estimate to disturbance, or fragmentation, as dependant variable, and specialization of the
species as explanatory continuous variable. As each response was not equally reliably
206 estimated we weighted these latter models by the inverse of the fragmentation or disturbance
estimate' variance provided by the first model.

208 Finally, to seek out hidden non-linear relationships, we plotted results of the corresponding
General Additive Model (GAM), which were analogous to the weighted GLM, but able to
210 handle non-linear data structures and non-monotonic relationships between the response and
the predictive variable (Siriwardena *et al.* 1998; Guisan *et al.* 2002). Hence, in these plots,
212 specialization was considered as a smooth term using 3 d. f. All analyses were conducted
using nlme and mgcv packages of the R statistical software version 1.9.1 (Team 2004).

214 **Results**

We found that species response to landscape fragmentation was strongly negatively related to
216 the Species Specialization Index (GLM: $F_{1,103}=31.75$, $P<0.0001$, $r^2=0.24$). We also found that
the more specialist a given species was, the lower its abundance in disturbed landscapes
218 ($F_{1,103}=8.95$, $P<0.01$, $r^2=0.08$).

More interestingly, a close inspection of each species response allowed us to refine
220 previous general findings. Indeed, we found that among the 105 species, respectively 56 and
57 were significantly related (positively or negatively) to spatial fragmentation and
222 disturbance (APPENDIX). Among the 56 species having their abundance significantly related
to fragmentation, 28 had a positive response while 28 had a negative response. Similarly,
224 among the 57 species having their abundance significantly related to perturbation, 27
displayed a positive response whereas 30 had a negative response.

226 Moreover, the links between specialization and response to landscape fragmentation (Fig.
2a) or temporal disturbance (Fig. 2b) were not linear (the p values for the two smoothed terms
228 using GAM with 3 d. f. were both less than 0.0001 for fragmentation and disturbance).
Instead of a linear trend, these curves suggested that the more specialist a species was, the
230 strongest it was affected by fragmentation and disturbance. In other words, specialists were
affected more negatively than generalists.

232

232 **Discussion**

234 The negative relationship we found between landscape fragmentation and our measure of
species'habitat specialization is consistent with several studies' interpretation of specialist
236 decline (Steffan-Dewenter & Tschardtke 2000; Kotze & O'Hara 2003; Krauss *et al.* 2003). As
generalists use various habitat types in the landscape matrix, they should be less affected by
238 habitat fragmentation than specialists, which are more dependent on one or few habitat types
(Brouat *et al.* 2004). Specialists are also expected to be negatively affected by landscape
240 disturbance as natural selection has favored their development in stable environments
(Futuyma & Moreno 1988; Kithahara *et al.* 2000; Kassen 2002; Marvier *et al.* 2004).
242 Accordingly, we found a strong negative link between most of specialist species' abundance
and landscape disturbance.

244 These results emphasize that species were not equal when facing landscape instability (in
space or time). Sources of landscape degradation almost divided species in a twofold way:
246 half of species were negatively affected while half of species benefited from landscape
fragmentation and/or disturbance. To our knowledge such empirical evidence of a difference
248 in spatial distribution between "winners" and "losers" was not previously supported.

The fact that the relationships were non-linear trends may be induced by the difference in
250 ecological mechanisms involved in generalist versus specialist response when facing
landscape changes. Indeed, specialist species are likely affected directly by landscape
252 degradation while generalists are more probably positively influenced by competitive
relaxation with specialists than by direct modifications of the landscape.

254 We believe we found such a spatial response along both gradient of fragmentation and
disturbance because of the great opportunity to associate many species abundance responses
256 (given by a standardized monitoring scheme in numerous sites) with two measures of land use

in space and time which were given by independent large scale systematic surveys. We were
258 therefore able to test expected predictions stated *a priori* on the response of more or less
specialized species using a continuous and objective measure of specialization.

260 Yet, our abundance estimates on point-counts were not true abundances as not all
individuals are detected during BBS visits. Previous findings could therefore be refined in
262 accounting for variation in detectability. However, even if promising frameworks are now
available to estimate species' abundance while accounting for sources of variation in
264 detectability, the latter require either a co-variable linked to the probability of detection (e. g.
a distance from observers and individuals; see e.g., Buckland *et al.* 2006) or repeated visits to
266 the same point counts in time (Royle *et al.* 2005). So far, data coming from the FBBS scheme
cannot be handled by such techniques.

268 But in addition to imprecise abundance estimates, variation in detectability could also
have induced hidden bias. For instance, we could have overestimated the negative effect of
270 fragmentation on specialized species if these species had a lower probability of being detected
in more fragmented landscapes. The fact that species are not equally detected was previously
272 emphasized (Boulinier *et al.* 1998) as well as the fact that detectability can vary across
habitats (Thompson 2002), depending on species density or not. However, our results could
274 be explained by such bias only if there was an interaction between species' specialization and
spatial fragmentation on detectability. This interaction must also lead to the pattern we found
276 when considering landscape disturbance. We see neither methodological reasons nor
ecological meaning for such interaction. We therefore believe that our results are reflecting a
278 true ecological response of species to disturbance and fragmentation rather than the
consequence of such bias.

280 Finally, our results could be weakened by unseen taxonomic relatedness among species.
We therefore used Moran's *I* statistic for each taxonomic level (Order, family, genus) to test if

282 closely related taxa were more likely to be more specialized than others (Lockwood *et al.*
2002). We did not find such taxonomic autocorrelation in this trait at any taxonomic level
284 ($I_{\text{order}}=0.02$, $P=0.35$; $I_{\text{family}}=-0.01$, $P=0.8$; $I_{\text{genus}}=-0.09$, $P=0.48$). In other words, our
specialization measure was not clustered according to these three taxonomic levels.

286 In addition, we were more interested by the predictive power of the habitat' specialization
measure *per se* rather than by explaining each species response by multiple interactions
288 between several natural history traits. For instance, species' diet, migratory strategy, or body
mass were also previously shown to be good predictors of potential responses to human
290 disturbance across species (Blumstein *et al.* 2005). More generally, each species vulnerability
to different risk are determined by individual ecology (Owens & Bennett 2000). However, we
292 suggest that our measure of specialization, which seeks to quantify the actual species
exigency across habitat classes is a more comprehensive and robust way to predict which
294 species are expected to be affected by habitat degradation. For instance, if more specialist
species are also likely mostly granivorous, it is a priori unclear how diet and habitat
296 disturbance should interact. In contrast, the fact that specialist species should be more affected
by disturbance and fragmentation should be consistent despite variation in other functional
298 traits (McKinney 1997).

The dual forces of habitat modification and climate change are expected to cause more
300 specialist species to decline, leaving biological communities with reduced numbers of species
and dominated by mobile and widespread habitat generalists (McKinney & Lockwood 1999;
302 Warren *et al.* 2001). These predictions which have received little empirical support in
relating, in the same sites, species' specialization and measures of landscape features are
304 strongly supported by our results. This symptom of biodiversity loss has received recent
attention because the identity, abundance and range of species traits, appear to be what
306 matters most in ecosystem services (Diaz *et al.* 2006). In this respect, we suggest that the

opposing responses of more or less specialized species' density to habitat fragmentation and
308 disturbance is relevant to narrow-down conservation options and develop new theoretical
investigations.

310

References

312 Agreste (2003) Indicateurs paysagers élaborés à partir de l'enquête sur l'utilisation du territoire
(TERUTI). 151, 1-72

314 Ashraf M., Loftis J.C. & Hubbard K.G. (1997) Application of geostatistics to evaluate partial
weather station. *Agriculture and Forest Meteorology*, 84, 255-271

316 Austin M.P., Nicholls A.O. & Margules C.R. (1990) Measurement of the realized qualitative
niche: environmental niches of five Eucalyptus species. *Ecological Monograph*, 60,
318 161-177

Berenbaum M.R. (1996) Introduction to the symposium: on the evolution of specialization.
320 *The American Naturalist*, 148, 78-83

Blumstein D.T., Fernandez-Juricic E., Zollner P.A. & Garity S.C. (2005) Inter-specific
322 variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology*, 42,
943-953

324 Bossard M., Feranec J. & Othael J. (2000) CORINE land cover technical guide-Addendum
2000. *European Environment Agency. Technical report 40*, www.eea.eu.int

326 Boulinier T., Nichols J.D., Sauer J.R., Hines J.E. & Pollock K.H. (1998) Estimating species
richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, 79, 1018-
328 1028

Brouat C., Chevallier H., Meusnier S., Noblecourt T. & Rasplus J.-Y. (2004) Specialization
330 and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of
forest generalist and specialist *Carabus* species. *Molecular Ecology*, 13, 1815-1826

- 332 Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L., Borchers D.L. & Thomas L.
(2006) Advanced Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological
334 Populations. *Biometrics*, 62 940-941
- Carroll S.S. & Pearson D.L. (2000) Detecting and modeling spatial and temporal dependence
336 in conservation biology. *Conservation Biology*, 14, 1893-1897
- Cressie N. (1993) *Statistics for spatial data, revised ed*, New York.
- 338 Crick H.Q.P. (1992) A bird-habitat coding system for use in Britain and Ireland incorporating
aspects of land-management and human activity. *Bird Study*, 39, 1-12
- 340 Devictor, V., Romain Julliard, Denis Couvet, Alexandre Lee, & Frédéric Jiguet 2006.
Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation*
342 *Biology*. In press
- Diaz S., Fargione J., Chapin III F.S. & Tilman D. (2006) Biodiversity loss- threatens human
344 well-being. *PLoS Biology*, 4, 1300-1305
- ESRI (2000) *ArcView 3.2*, Redlands, California.
- 346 Fischer, M. & Stöcklin, J. (1997). Local extinctions of plants in remnants of extensively used
calcareous grasslands 1950-1985. *Conservation Biology*, 11, 727-737.
- 348 Fisher, D.O., Blomberg, S.P. & Owens, I.P.F. (2003) Extrinsic versus intrinsic factors in the
decline and extinction of Australian marsupials. *Philosophical transactions of the*
350 *Royal Society B*, 270, 1801-1808.
- Fortin M. & Dale M. (2005) *Spatial Analysis. A Guide for Ecologists*. Cambridge University
352 Press.
- Futuyma D.J. & Moreno G. (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review*
354 *of Ecology and Systematic*, 19, 207-233
- D. Goulson , D. M.E. Hanley, B. Darvill, J.S. Ellis, M.E. Knight. Causes of rarity in
356 bumblebees. (2005). *Biological Conservation*, 122, 1-8

- Guisan A., Edwards T.C. & Hastie J.T. (2002) Generalized linear and generalized additive
358 models in studies of species distribution: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157,
89-100
- 360 Heikkinen R.K. & Birks H.J.B. (1996) Spatial and environmental components of variation in
the distribution patterns of subarctic plant species at Kevo, N Finland - a case study at
362 the meso-scale level. *Ecography*, 19, 341-351
- Jonsen I.D. & Fahrig L. (1997) Response of generalist and specialist insect herbivores to
364 landscape spatial structure. *Landscape Ecology*, 12, 185-197
- Julliard R., Clavel J., Devictor V., Jiguet F. & Couvet D. (2006) Spatial segregation of
366 specialists and generalists in bird communities. *Ecology letters*, 9, 1237-1244
- Julliard R. & Jiguet F. (2002) Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France.
368 *Alauda*, 70, 137-147
- Julliard R., Jiguet F. & Couvet D. (2004) Common birds facing global changes: what makes a
370 species at risk? *Global Change Biology*, 10, 148-154
- Kassen R. (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance
372 of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 173-190
- Kithahara M., Sei K. & Fujii K. (2000) Patterns in the structure of grassland butterfly
374 communities along a gradient of human disturbance analysis based on the
generalist/specialist concept. *Population Ecology*, 42, 135-144
- 376 Koenig W.D. (1999) Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Tree*, 14, 22-26
- Kotze D.J. & O'Hara R.B. (2003) Species decline-but why? Explanations of carabid beetle
378 (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 135, 138-148
- Krauss J., Steffan-Dewenter I. & Tschamntke T. (2003) Local species immigration, extinction,
380 and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia*,
442, 591-602

- 382 Levins R. (1968) *Evolution in changing environments*, Princeton, N. J.
- Lockwood J.L., Russell G.J., Gittleman J.L., Daehler C.C., McKinney M.L. & Purvis A.
384 (2002) A Metric for Analyzing Taxonomic Patterns of Extinction Risk. *Conservation
Biology*, 16, 1137-1142
- 386 Marvier M., Kareiva P. & Neubert M.G. (2004) Habitat destruction, fragmentation, and
disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation.
388 *Risk Analysis*, 24, 869-878
- McKinney M.L. (1997) Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and
390 paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 28, 495-516
- McKinney M.L. & Lockwood J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing
392 many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 450-453
- Munday, P.L. (2004). Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs.
394 *Global Change Biology*, 10, 1642–1647
- Olden J.D. (2006a) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and
396 Biogeography*, 15, 113-120
- Olden, J. (2006b) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation
398 biogeography. *Journal of Biogeography*, 33, 2027–2039
- Owens I.P.F. & Bennett P.M. (2000) Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss
400 versus human persecution and introduced predators. *Proceeding National Academy of
Science*, 97, 12144-12148
- 402 Rooney T.P., Wiegmann S.M., Rogers D.A. & Waller D.M. (2004) Biotic impoverishment
and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation
404 Biology*, 18, 787-798
- Royle J.A., Nichols J.D. & Kéry M. (2005) Modelling occurrence and abundance of species
406 when detection is imperfect. *Oikos*, 110, 353-359

- Siriwardena G.M., Baillie S.R., Buckland S.T., Fewster R.M., Marchant J.H. & Wilson J.D.
408 (1998) Trends in the abundance of farmland birds: a quantitative comparison of
smoothed Common Birds Census indices. *Journal of Applied Ecology*, 35, 24-43
- 410 Smart S.M., Thompson K., Marris R.H., Le Duc M.G., Maskell L.C. & Firbank L.G. (2006)
Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified
412 ecosystems. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 273, 2659-2665
- Steffan-Dewenter I. & Tschamntke T. (2000) Butterfly community structure in fragmented
414 habitats. *Ecology Letters*, 3, 449-456
- Team R.D.C. (2004) R: A language and environment for statistical computing.
- 416 Thompson W.L. (2002) Towards reliable bird surveys: accounting for individuals present but
not detected. *The Auk*, 119, 18-25
- 418 Warren M.S., Hill J.K., Thomas J.A., Asher J., Fox R., Huntley B., Roy D.B., Telfer M.G.,
Jeffcoate S., Harding P., Jeffcoate G., Willis S.G., Greatorex-Davies J.N., Moss D. &
420 Thomas C.D. (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of
climate and habitat change. *Nature*, 414, 65-69

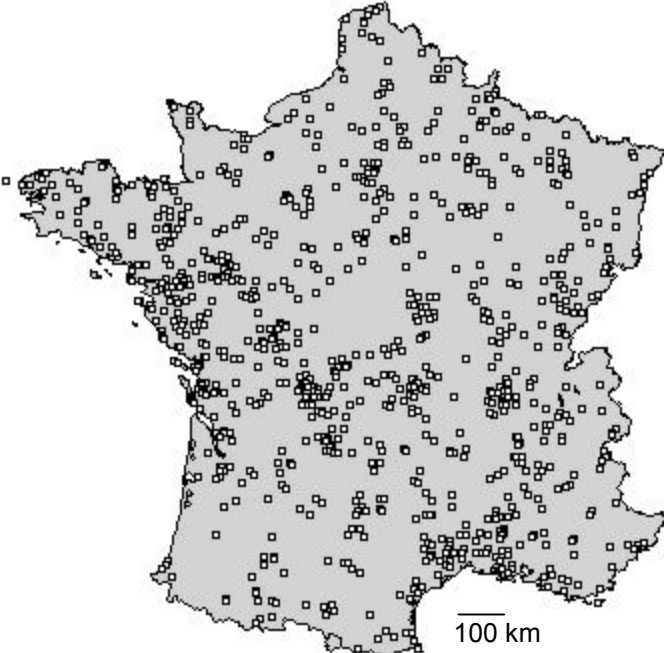
422

422 **Figure legend**

424 **Fig. 1** Spatial distribution of the French Breeding Bird Survey plots. Each square is a 2x2 km
landscape sampling replicate in which 10 point counts, evenly distributed in the square were
426 monitored between 2001 and 2005 at least 2 years.

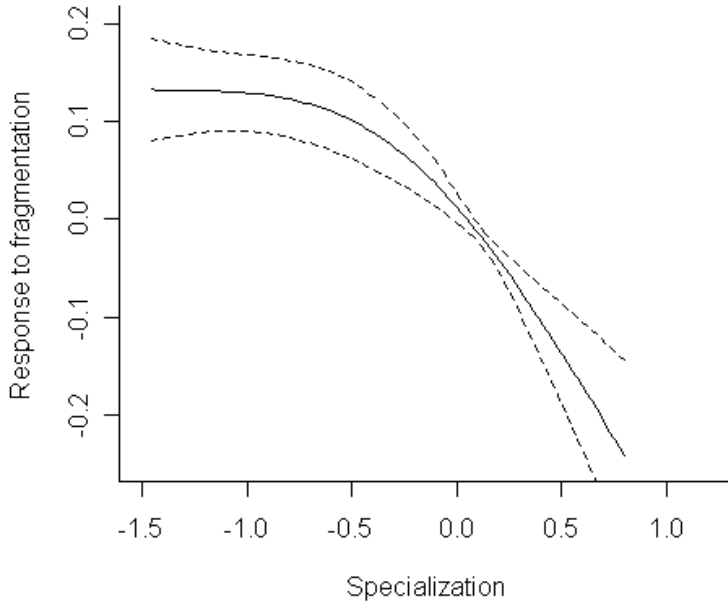
Fig. 2. Relationships between species responses to landscape fragmentation and disturbance
428 and their habitat specialization; (a) species response to fragmentation, (b) species response to
disturbance. Each response were previously estimated by a GLM model controlling for a
430 second order polynomial spatial trend and habitat classes using all monitored point counts
(n=8910). The inverse estimate variance provided by this model were used to draw smoothed
432 plots with GAM models.

Figure 1

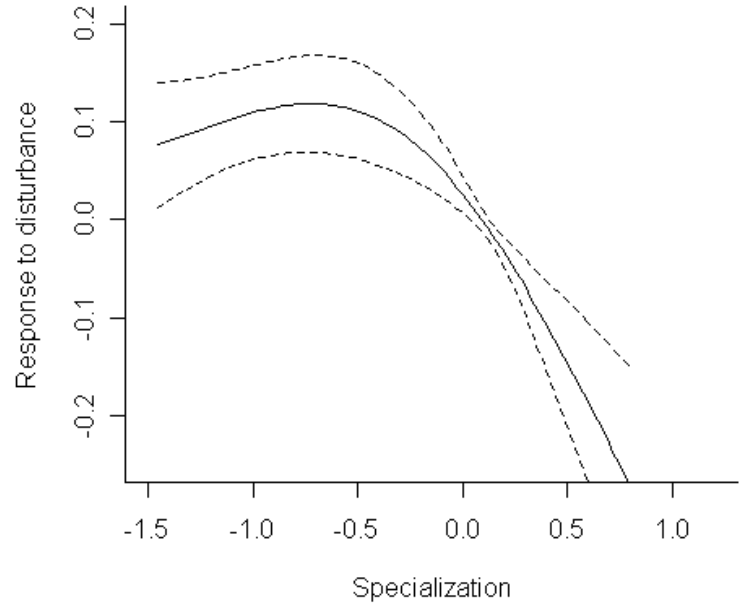


436

a



b



| <i>Species</i> | Specialization | Response to Fragmentation ^a | | | Response to Disturbance ^b | |
|--------------------------------------|----------------|--|---------|-----|--------------------------------------|-------------|
| <i>Vanellus vanellus</i> | 0.801 | -0.09 | (0.110) | ns | 0.25 | (0.156) ns |
| <i>Cisticola juncidis</i> | 0.765 | -0.27 | (0.074) | *** | -0.06 | (0.089) ns |
| <i>Perdix perdix</i> | 0.745 | -0.26 | (0.076) | *** | -0.43 | (0.138) ** |
| <i>Motacilla flava</i> | 0.738 | -0.30 | (0.053) | *** | -0.39 | (0.077) *** |
| <i>Sylvia undata</i> | 0.725 | 0.20 | (0.101) | * | 0.37 | (0.133) ** |
| <i>Circus aeruginosus</i> | 0.721 | -0.27 | (0.090) | ** | -0.53 | (0.119) *** |
| <i>Columba livia</i> | 0.712 | 0.01 | (0.077) | ns | -0.27 | (0.108) * |
| <i>Anthus campestris</i> | 0.691 | -0.81 | (0.118) | *** | 0.23 | (0.133) ns |
| <i>Dendrocopos medius</i> | 0.652 | -0.70 | (0.126) | *** | 0.03 | (0.18) ns |
| <i>Burrhinus oedicnemus</i> | 0.641 | -0.75 | (0.113) | *** | -0.34 | (0.164) * |
| <i>Certhia familiaris</i> | 0.637 | 0.18 | (0.125) | ns | -0.30 | (0.104) ** |
| <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 0.542 | -0.30 | (0.068) | *** | 0.58 | (0.100) *** |
| <i>Oenanthe oenanthe</i> | 0.533 | -0.88 | (0.113) | *** | -0.35 | (0.133) ** |
| <i>Circus pygargus</i> | 0.524 | -0.67 | (0.084) | *** | -0.48 | (0.119) *** |
| <i>Parus cristatus</i> | 0.480 | 0.01 | (0.067) | ns | -0.16 | (0.059) ** |
| <i>Coturnix coturnix</i> | 0.421 | -0.54 | (0.054) | *** | -0.04 | (0.073) ns |
| <i>Falco subbuteo</i> | 0.405 | -0.01 | (0.125) | ns | -0.09 | (0.162) ns |
| <i>Emberiza cia</i> | 0.385 | -0.11 | (0.247) | ns | 0.60 | (0.242) * |
| <i>Emberiza calandra</i> | 0.381 | -0.58 | (0.037) | *** | -0.41 | (0.051) *** |
| <i>Saxicola rubetra</i> | 0.38 | -0.41 | (0.109) | *** | -0.64 | (0.117) *** |
| <i>Regulus regulus</i> | 0.378 | 0.21 | (0.060) | *** | -0.38 | (0.059) *** |
| <i>Parus montanus</i> | 0.331 | -0.01 | (0.114) | ns | -0.48 | (0.098) *** |
| <i>Parus ater</i> | 0.327 | 0.11 | (0.055) | * | -0.46 | (0.05) *** |
| <i>Turdus pilaris</i> | 0.326 | -0.26 | (0.258) | ns | -0.67 | (0.355) ns |
| <i>Anthus pratensis</i> | 0.318 | -0.36 | (0.08) | *** | -0.17 | (0.108) ns |
| <i>Cettia cetti</i> | 0.306 | 0.10 | (69.68) | ns | -0.43 | (81.66) ns |
| <i>Sylvia hortensis</i> | 0.300 | 0.07 | (0.501) | ns | -0.45 | (0.732) ns |
| <i>Milvus milvus</i> | 0.295 | -0.30 | (1.502) | ns | -1.23 | (1.972) ns |
| <i>Sylvia cantillans</i> | 0.286 | 0.23 | (0.070) | *** | 0.29 | (0.092) ** |
| <i>Emberiza hortulana</i> | 0.278 | -0.61 | (0.352) | ns | 0.31 | (0.421) ns |
| <i>Jynx torquilla</i> | 0.274 | -0.04 | (0.102) | ns | -0.22 | (0.112) ns |
| <i>Apus apus</i> | 0.261 | -0.09 | (0.047) | ns | -0.02 | (0.062) ns |
| <i>Columba oenas</i> | 0.255 | -0.30 | (0.103) | ** | -0.18 | (0.143) ns |
| <i>Delichon urbicum</i> | 0.236 | -0.08 | (0.068) | ns | 0.13 | (0.084) ns |
| <i>Passer domesticus</i> | 0.234 | 0.01 | (0.025) | ns | -0.06 | (0.032) * |
| <i>Circus cyaneus</i> | 0.226 | -0.30 | (0.076) | *** | -0.47 | (0.115) *** |
| <i>Passer montanus</i> | 0.224 | -0.40 | (0.080) | *** | 0.01 | (0.102) ns |
| <i>Locustella naevia</i> | 0.215 | -0.16 | (0.116) | ns | -0.22 | (0.146) ns |
| <i>Lanius collurio</i> | 0.213 | -0.04 | (0.068) | ns | -0.10 | (0.081) ns |
| <i>Dryocopus martius</i> | 0.211 | -0.09 | (0.072) | ns | -0.15 | (0.076) * |
| <i>Corvus corax</i> | 0.206 | 0.01 | (8.185) | ns | 0.02 | (7.70) ns |
| <i>Alauda arvensis</i> | 0.144 | -0.28 | (0.020) | *** | -0.28 | (0.028) *** |
| <i>Hirundo rustica</i> | 0.132 | -0.03 | (0.030) | ns | -0.05 | (0.038) ns |
| <i>Phylloscopus trochilus</i> | 0.111 | -0.14 | (0.063) | * | -0.11 | (0.085) ns |
| <i>Phoenicurus ochruros</i> | 0.111 | 0.05 | (0.027) | * | -0.17 | (0.032) *** |
| <i>Alectoris rufa</i> | 0.093 | -0.15 | (0.061) | * | 0.11 | (0.085) ns |
| <i>Regulus ignicapillus</i> | 0.077 | 0.24 | (0.059) | *** | 0.12 | (0.059) * |
| <i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i> | 0.051 | 0.28 | (0.065) | *** | -0.66 | (0.067) *** |
| <i>Sylvia curruca</i> | 0.014 | 0.03 | (0.679) | ns | -0.15 | (0.867) ns |
| <i>Streptopelia decaocto</i> | -0.008 | 0.02 | (0.021) | ns | 0.15 | (0.026) *** |
| <i>Parus palustris</i> | -0.013 | -0.08 | (0.064) | ns | 0.01 | (0.073) ns |
| <i>Coccothraustes coccothraustes</i> | -0.016 | -0.13 | (0.103) | ns | 0.20 | (0.151) ns |
| <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | -0.029 | 0.11 | (0.066) | ns | 0.04 | (0.081) ns |
| <i>Muscicapa striata</i> | -0.033 | 0.51 | (0.119) | *** | -0.29 | (0.127) * |
| <i>Corvus monedula</i> | -0.041 | -0.07 | (0.101) | ns | 0.11 | (0.124) ns |
| <i>Sitta europaea</i> | -0.080 | -0.04 | (0.033) | ns | 0.03 | (0.039) ns |
| <i>Dendrocopos minor</i> | -0.090 | 0.1 | (0.093) | ns | 0.26 | (0.112) * |
| <i>Anthus trivialis</i> | -0.094 | 0.12 | (0.043) | ** | -0.29 | (0.048) *** |
| <i>Lullula arborea</i> | -0.102 | 0.09 | (0.037) | * | 0.31 | (0.048) *** |

APPENDIX (continued)

| <i>Species</i> | Specialization | Response to Fragmentation ^a | | | Response to Disturbance ^b | |
|--------------------------------|----------------|--|-----|---------------|--------------------------------------|--|
| <i>Phasianus colchicus</i> | -0.141 | 0.01 (0.056) | ns | -0.13 (0.068) | * | |
| <i>Merops apiaster</i> | -0.149 | -0.05 (0.155) | ns | 0.32 (0.199) | ns | |
| <i>Phylloscopus bonelli</i> | -0.152 | -0.02 (0.094) | ns | 0.14 (0.106) | ns | |
| <i>Corvus frugilegus</i> | -0.168 | -0.02 (0.087) | ns | 0.41 (0.132) | ** | |
| <i>Accipiter nisus</i> | -0.239 | 0.14 (0.105) | ns | -0.05 (0.114) | ns | |
| <i>Serinus serinus</i> | -0.253 | 0.02 (0.034) | ns | 0.10 (0.041) | * | |
| <i>Saxicola torquatus</i> | -0.254 | 0.03 (0.033) | ns | 0.21 (0.043) | *** | |
| <i>Sylvia melanocephala</i> | -0.280 | 0.12 (0.044) | ** | -0.02 (0.063) | ns | |
| <i>Milvus migrans</i> | -0.284 | -0.09 (0.050) | ns | -0.28 (0.063) | *** | |
| <i>Hippolais polyglotta</i> | -0.327 | -0.15 (0.039) | *** | 0.24 (0.052) | *** | |
| <i>Emberiza citrinella</i> | -0.341 | 0.19 (0.026) | *** | -0.07 (0.032) | * | |
| <i>Carduelis carduelis</i> | -0.350 | -0.06 (0.030) | ns | -0.12 (0.036) | *** | |
| <i>Pica pica</i> | -0.354 | -0.07 (0.024) | ** | 0.05 (0.028) | ns | |
| <i>Garrulus glandarius</i> | -0.357 | 0.09 (0.026) | *** | 0.07 (0.029) | * | |
| <i>Carduelis cannabina</i> | -0.361 | -0.13 (0.049) | * | -0.11 (0.065) | ns | |
| <i>Sylvia borin</i> | -0.365 | 0.15 (0.042) | *** | -0.15 (0.053) | ** | |
| <i>Motacilla alba</i> | -0.366 | 0.04 (0.032) | ns | -0.04 (0.04) | ns | |
| <i>Falco tinnunculus</i> | -0.384 | -0.19 (0.032) | *** | 0.14 (0.041) | *** | |
| <i>Carduelis chloris</i> | -0.420 | 0.04 (0.021) | ns | -0.03 (0.026) | ns | |
| <i>Sylvia communis</i> | -0.425 | -0.01 (0.027) | ns | 0.14 (0.037) | *** | |
| <i>Dendrocopos major</i> | -0.45 | -0.05 (0.026) | ns | -0.05 (0.031) | ns | |
| <i>Aegithalos caudatus</i> | -0.473 | 0.04 (0.057) | ns | 0.27 (0.065) | *** | |
| <i>Certhia brachydactyla</i> | -0.475 | 0.01 (0.030) | ns | 0.29 (0.036) | *** | |
| <i>Upupa epops</i> | -0.500 | -0.29 (0.037) | *** | 0.06 (0.047) | ns | |
| <i>Emberiza cirius</i> | -0.535 | 0.08 (0.035) | * | 0.16 (0.043) | *** | |
| <i>Sturnus vulgaris</i> | -0.561 | -0.04 (0.030) | ns | 0.04 (0.038) | ns | |
| <i>Turdus viscivorus</i> | -0.658 | 0.08 (0.033) | * | -0.17 (0.036) | *** | |
| <i>Prunella modularis</i> | -0.703 | 0.08 (0.031) | ** | -0.19 (0.039) | *** | |
| <i>Buteo buteo</i> | -0.703 | 0.03 (0.027) | ns | 0.11 (0.034) | *** | |
| <i>Erithacus rubecula</i> | -0.726 | 0.09 (0.016) | *** | 0.02 (0.018) | ns | |
| <i>Oriolus oriolus</i> | -0.748 | 0.01 (0.031) | ns | 0.40 (0.042) | *** | |
| <i>Luscinia megarhynchos</i> | -0.754 | -0.10 (0.024) | *** | 0.23 (0.032) | *** | |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | -0.777 | 0.09 (0.014) | *** | 0.02 (0.016) | ns | |
| <i>Galerida cristata</i> | -0.813 | -0.49 (0.175) | ** | -0.32 (0.233) | ns | |
| <i>Cuculus canorus</i> | -0.836 | -0.05 (0.019) | ** | 0.04 (0.022) | ns | |
| <i>Turdus philomelos</i> | -0.912 | 0.13 (0.017) | *** | -0.13 (0.02) | *** | |
| <i>Streptopelia turtur</i> | -0.915 | -0.01 (0.028) | ns | 0.22 (0.037) | *** | |
| <i>Picus viridis</i> | -0.957 | 0.17 (0.024) | *** | 0.11 (0.028) | *** | |
| <i>Troglodytes troglodytes</i> | -0.990 | 0.07 (0.014) | *** | 0.05 (0.017) | ** | |
| <i>Parus caeruleus</i> | -1.047 | 0.08 (0.019) | *** | 0.13 (0.022) | *** | |
| <i>Sylvia atricapilla</i> | -1.151 | 0.08 (0.012) | *** | 0.07 (0.014) | *** | |
| <i>Columba palumbus</i> | -1.204 | -0.01 (0.016) | ns | -0.04 (0.02) | ns | |
| <i>Parus major</i> | -1.221 | 0.05 (0.014) | *** | 0.01 (0.016) | ns | |
| <i>Corvus corone</i> | -1.269 | 0.07 (0.020) | *** | -0.04 (0.025) | ns | |
| <i>Fringilla coelebs</i> | -1.303 | 0.02 (0.010) | * | 0.05 (0.012) | *** | |
| <i>Turdus merula</i> | -1.454 | 0.10 (0.010) | *** | -0.01 (0.012) | ns | |

438

440 ^a Species response estimate (\pm SE) to landscape fragmentation and associated *P* values (***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$).

442 ^b Species response estimate (\pm SE) to landscape disturbance and associated *P* values (***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$)

444

En raisonnant sur la distribution spatiale des espèces dans différentes classes d'habitat, nous avons pu mesurer un indice *ad hoc* de *largeur de niche*. Cette mesure a un très grand avantage : elle est indépendante du type d'habitat. En effet, elle quantifie la *propriété* des espèces à être plus ou moins liées à divers habitats, quels qu'ils soient. Autrement dit, des espèces agricoles, forestières ou même urbaines peuvent avoir le même niveau de spécialisation.

D'autre part, cette mesure permet de caractériser de façon très marquée la réponse des espèces à la fragmentation et à la perturbation des paysages. Généralement, c'est l'effet négatif de la fragmentation et de la perturbation des paysages qui est souligné. Ici, en raisonnant sur l'ensemble des espèces et de façon continue, nous avons pu montrer une quasi-dichotomie : la moitié des espèces est affectée négativement (les espèces les plus spécialistes) pendant que l'autre moitié semble bénéficier de la fragmentation et de la perturbation (les espèces les plus généralistes).

Le lien avec la spécialisation était attendu théoriquement mais la concordance des résultats empiriques avec les prédictions est assez frappante compte tenu de la grande variabilité inhérente à ce type de données. Mesurée à l'échelle des paysages, la fragmentation représente, pour les espèces spécialistes, une baisse de la probabilité de trouver leurs habitats de prédilection sur une surface donnée. De même, la perturbation telle que nous l'avons calculée représente de grands changements dans le paysage (de type urbanisation, déprise agricole...). La probabilité qu'une espèce spécialiste puisse s'adapter localement au changement d'habitat qui découle de cette perturbation sera fortement diminuée. Les espèces généralistes ont, quant à elles, la plasticité qui leur permet de tamponner ces variations spatiales et temporelles du paysage.

Notre façon standardisée de quantifier la spécialisation ainsi que la puissance des résultats précédents invitent à l'examen de mécanismes écologiques plus fins. En particulier, les réponses qualitativement bien différenciées entre espèces spécialistes et espèces généralistes suggèrent que la tolérance à la fragmentation et à la perturbation ne se répartit pas aléatoirement dans une *communauté*. Autrement dit, nos précédents résultats concernant les espèces, se généralisent-ils à l'échelle des communautés ? On peut en effet s'attendre à ce que les communautés formées par les espèces généralistes se retrouvent préférentiellement dans les milieux perturbés et que les communautés d'espèces spécialistes se retrouvent dans les milieux non fragmentés et non perturbés. Par conséquent, peut-on supposer que les espèces spécialistes et généralistes *s'excluent* dans l'espace ? C'est ce que nous allons examiner dans l'étude suivante.

a) Mesure du degré de spécialisation des communautés

Pour une espèce donnée (k), l'indice de spécialisation des communautés (CSI) est calculé comme la moyenne de l'indice de spécialisation de tous les individus identifiés dans la communauté. Cet indice, calculé en chaque point STOC (j), est donné par:

$$CSI_j = \frac{\sum_{i=1}^N a_{ij}(SSI_i)}{\sum_{i=1}^N a_{ij}},$$

Où a_{ij} correspond au nombre d'individus de l'espèce i ($i \neq k$), SSI_i à l'indice de spécialisation de cet espèce et N au nombre d'espèces (différentes de l'espèce k) dans cette communauté.

b) Lien entre niveau de spécialisation d'une espèce et la spécialisation de la communauté

Pour l'espèce k , on modélise ensuite l'abondance de l'espèce en fonction du CSI des communautés. Un modèle quadratique est ajusté afin de trouver l'optimum de la relation. Ce modèle, répété pour chaque espèce, permet d'obtenir le résultat suivant :

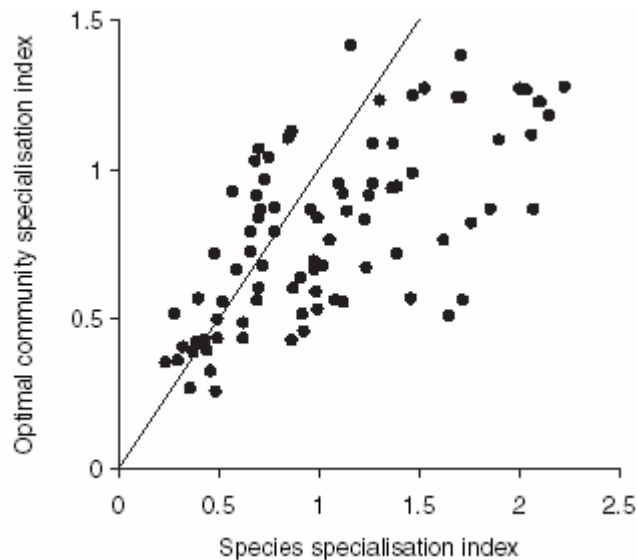


Figure 10. Modélisation de la ségrégation spatiale des espèces spécialistes et généralistes en deux étapes. a) Calcul d'un indice de spécialisation des communautés (CSI) pour toutes les espèces sauf l'espèce testée. b) Calcul de l'optimum de la relation entre abondance de l'espèce et CSI. Ces deux étapes sont répétées pour les 100 espèces les plus détectées par le programme STOC.

2. La ségrégation spatiale des espèces spécialistes et généralistes.

Julliard, R. Clavel, J. Devictor, V. Jiguet, F. Couvet, D. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*. (9) 1237-1244

Le déclin des espèces spécialistes a été beaucoup décrit mais les interactions entre les espèces en fonction de leur degré de spécialisation peu étudiées empiriquement. Ici, nous nous fixons comme premier objectif de préciser si la répartition des espèces dans les communautés en fonction de leur niveau de spécialisation est aléatoire ou, au contraire, correspond à une ségrégation déterministe. Ce travail, dont l'intégralité est présentée dans les pages suivantes, est organisé de la façon suivante :

Hypothèse : Les espèces spécialistes et généralistes ne se répartissent pas aléatoirement dans l'espace, mais les espèces généralistes doivent fréquenter préférentiellement les mêmes sites qui ne sont pas fréquentés par les espèces spécialistes.

Prédiction : Une espèce spécialiste doit avoir une abondance d'autant plus forte que la communauté dans laquelle elle se trouve est composée d'espèces spécialistes.

Méthode : Nous avons utilisé quasiment la même méthodologie que dans l'étude précédente en nous concentrant, non pas sur la perturbation et la fragmentation, mais sur la relation entre une espèce et les espèces contactées au même endroit. L'analyse cléf consiste donc à modéliser l'abondance de chaque espèce en fonction du niveau de spécialisation moyen *de la communauté* dans laquelle l'espèce a été contactée (Figure 10a).

L'examen de diverses relations (linéaire, quadratique, ou celle des modèles additifs généralisés) nous permet de décrire au mieux la significativité mais aussi la forme du lien entre l'abondance de chaque espèce et le degré de spécialisation de la communauté.

Résultats : Les résultats de cette étude montrent que les espèces spécialistes semblent plus abondantes dans les communautés d'espèces spécialistes et, qu'inversement, les espèces généralistes semblent préférer les communautés d'espèces généralistes. Cette relation est encore plus subtile (Figure 10b) : une espèce de niveau de spécialisation donné (SSI) tend à fréquenter préférentiellement une communauté ayant un niveau de spécialisation moyen (CSI) égal à celui de l'espèce (i.e., tel que $SSI=CSI$).

LETTER

Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities

Romain Julliard,* Joanne Clavel,
Vincent Devictor, Frédéric Jiguet
and Denis Couvet

Laboratoire 'Biologie de la
Conservation', Muséum national
d'Histoire naturelle, CRBPO, 55,
rue Buffon, F-75005 Paris,
France

*Correspondence: E-mail:
julliard@mnhn.fr

Abstract

Each species generally has a close relationship with one or more habitats and can therefore be classified as either specialist or generalist. We studied whether specialist and generalist species are spatially distributed independently of each other. Repeating the analysis for 100 of the most frequent terrestrial bird species recorded over the 10 000 sampled sites of the French Breeding Bird survey, we found that specialists were more abundant if the rest of the community was specialized, and that the inverse was also true. This pattern was far subtler than just a simple dichotomy: most species actually presented a maximum abundance at a value of community specialization similar to their own level of specialization. Bird communities appear very well defined along a specialist–generalist gradient. We believe this pattern becomes more apparent with habitat degradation. The consequences on both ecological services and community resilience may well be considerable.

Keywords

Abundance, competition, functional homogenization, GAM modelling, interaction milieu, niche theory.

Ecology Letters (2006) 9: 1237–1244

INTRODUCTION

Ordering species along a generalist/specialist gradient, or in other words, separating species with large ecological niches from those with smaller niches, is both practical and the subject of many theoretical issues. Indeed, the determinants and consequences of niche breadth have been the focus of numerous studies (review in Futuyma & Moreno 1988; Kassen 2002). Ecological theory states that niche-breadth differences among species are the result of an evolutionary trade-off between the ability of species to exploit a range of resources and their capability to use each one (the 'jack-of-all-trades is master of none' hypothesis; McArthur 1972; see also Levins 1962, 1968; Futuyma & Moreno 1988; van Tienderen 1991; Kawecki 1994). Such a trade-off has been associated with several life-history traits: specialist species are supposed to have lower dispersal abilities (Tripet *et al.* 2002; Brouat *et al.* 2004), are more strongly regulated by intra-specific competition (Dall & Cuthill 1997), and are less able to cope with environmental stochasticity (Sol *et al.* 2002) than generalist species. Hence, the way community functions is very likely to be influenced by the relative amount of specialist and generalist species. Despite this,

very little is known about the actual distribution of specialists and generalists in any given space.

Studying the spatial segregation of species according to their niche breadth would normally be addressed by studying spatial organization using, e.g. multivariate analysis, and trying to interpret observed associations according to the degree of specialization of the different species. We have developed an approach that we believe will be more efficient. The basic principle is to study how the abundance of a given species is predicted by the average characteristic of the rest of the community. We quantified the specialization of each species, and calculated (for each species and each study site) the average specialization of other species present at that site. We then studied whether abundance of a given species varied according to average community specialization and whether this trend differed between generalists and specialists. A large-scale data set from the French breeding bird survey was used to explore this question. We studied the spatial variation in abundance over more than 10 000 sampling points for the 100 most common terrestrial bird species in relation to the average specialization of the rest of the community. We paid particular attention to the type of relationship between

species abundance and community specialization. Our results suggest that bird communities are very well defined along a specialist–generalist gradient.

MATERIALS AND METHODS

Data source

Data came from the new Breeding Bird Survey scheme launched in France in spring 2001 (Julliard & Jiguet 2002). Observers were volunteer, skilled ornithologists, who were able to identify most common breeding birds from their song or through visual contact. Birds were counted on fixed plots during 5-min intervals, twice a year (both before and after the 8th of May), with 4–6 weeks between counts. For each species and each year, the maximum value of the two counts was retained. Each observer was asked to evenly distribute 10 such point-counts, carried out the same morning within a 2 by 2 km square plot. Each surveyed square was randomly selected within 10 km of the observer's house (or any location chosen by him or her). Such random selection (*c.* one of 80 possible squares) ensures that widespread habitats such as intensive farmland, ordinary forest, suburbs and cities, were surveyed. Previous analyses have shown that on a national level, the distribution of surveyed habitats closely matched the actual distribution of those habitats (Julliard & Jiguet 2002). Observers were asked to describe land use/habitat within 100 m of each point. A standardized, four-level land-use description was used, based on a similar tool developed by the British Trust for Ornithology (Crick 1992). In this paper, we used the first two levels of description, grouping categories to ensure a minimum coverage (Table 1). All squares surveyed at least once between 2001 and 2004 were considered ($n = 1022$, *i.e.* 10 220 point counts). Yearly counts were averaged for squares that were monitored over several years. We assumed that, for a given species, detection probability did not vary widely across habitats. Hence, counts were assumed to be proportional to density. Given the widespread distribution of observers, France is well covered by the scheme.

Species that only breed in wetlands (*e.g.* herons, gulls, waders, reed-bed passerines, etc.), were excluded from the analysis because they are not suitably monitored by the scheme. In this paper, we considered the 100 most detected (*i.e.* most frequent in the database) terrestrial bird species. This represents slightly more than 50% of the species but 99% of the counted individuals (excluding water birds). All species considered were detected at least 200 times (the total for the 100 selected species is 565 251 counted individuals). According to the French breeding bird Atlas (Yeatman-Berthelot & Jarry 1995), most of these species are widely distributed (96 species are found in more than 25% of the 1091 grid cells covering France, the remaining four are typical Mediterranean species).

Table 1 Habitat categories, and their distribution (number of surveyed points) in the three main biogeographical zones. Habitat categories were pooled so that each category was covered by at least 30 point counts per biogeographical area. The few data points located in the alpine zone were relocated to the nearest of the three main zones.

| Land use/habitat categories | Biogeographical zone | | |
|-----------------------------|----------------------|-------------|---------------|
| | Atlantic | Continental | Mediterranean |
| Deciduous woodland | 579 | 525 | 95 |
| Coniferous woodland | 73 | 115 | 82 |
| Mixed woodland | 178 | 211 | 129 |
| Young forest (< 5 m) | 40 | 30 | 36 |
| Heath, scrub | 84 | 43 | 204 |
| Coppice | 71 | 53 | 34 |
| Dry natural meadow | 49 | 40 | 117 |
| Moorland | 35 | 50 | 55 |
| Marshland | 191 | 65 | 38 |
| Ploughed meadow | 373 | 248 | 42 |
| Unploughed meadow | 426 | 625 | 49 |
| Mixed farmland | 796 | 437 | 57 |
| Openfield | 1034 | 455 | 74 |
| Permanent crop | 164 | 63 | 256 |
| Urban settlement | 293 | 104 | 30 |
| Suburban settlement | 198 | 124 | 66 |
| Rural settlement | 386 | 277 | 71 |
| Near open water | 185 | 125 | 38 |

Species specialization index

Ideally, specialization should be measured as the breadth of the species' ecological niche considering all its dimensions. In practice, the quantification of specialization often depends on the type of species considered (*e.g.* diversity of host plants in butterflies; Warren *et al.* 2001; tongue length in bumblebees; Goulson *et al.* 2004). A more general way of quantifying specialization is to count the number of habitat classes in which a given species is known to be present. This measure allows the ordering of species from specialists (occurring in few habitat classes) to generalists (occurring in many habitat classes). Yet, such an approach usually depends on expert knowledge (an ability to determine which habitat is appropriate for which species; *e.g.* Gregory *et al.* 2005) and ignores potentially large variations in density among habitat classes. Indeed, two species could be considered as generalist according to presence–absence data even if one is present in 10 habitats with similar densities among classes, and the other is also present in 10 habitats but in varying densities (source–sink dynamic may cause such pattern; Pulliam 2000). Therefore, to account for density variation across habitat, we quantified the degree of habitat specialization as the variance of average densities among the 18 habitat classes considered (Fig. 1a). To

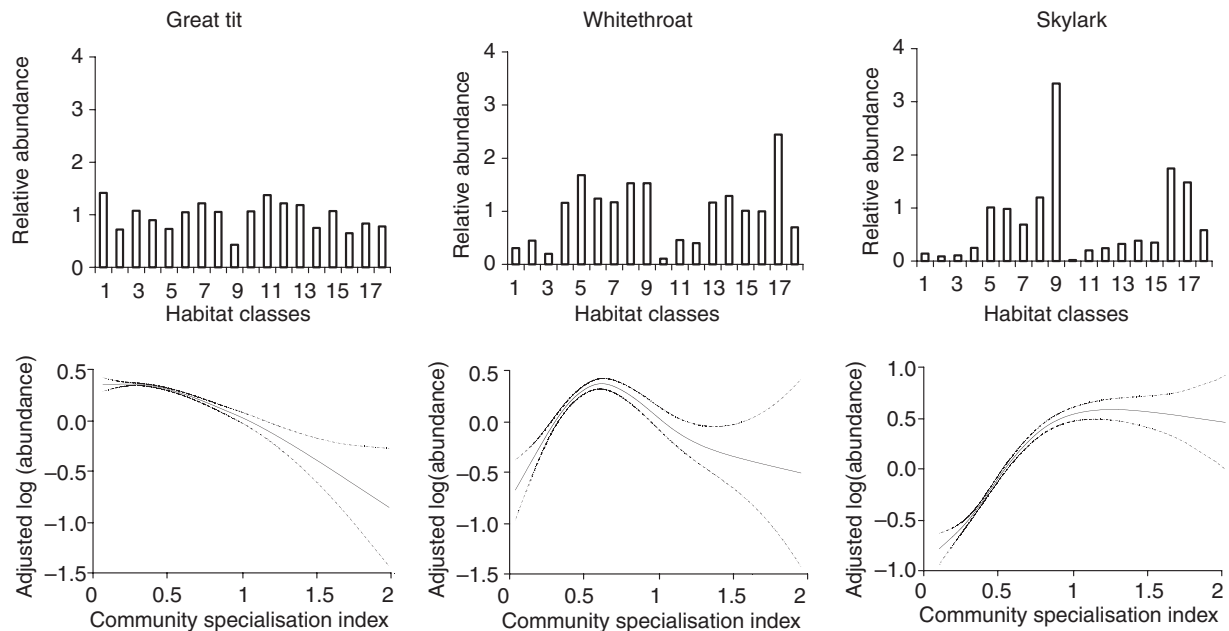


Figure 1 (a) Relative abundance (abundance/mean) variation among the 18 habitat classes for three species. Habitats are ranked as in Table 1. Left, the great tit, *Parus major* L., a generalist species (species specialization index, SSI = 0.29; mean abundance: 0.73 individuals per point count); centre: the whitethroat, *Sylvia communis* L., an intermediate species (SSI = 0.65; mean abundance: 0.23 individuals per point count); right, the skylark *Alauda arvensis* L., a specialist species (SSI = 1.16; mean abundance: 0.61 individuals per point count). (b) The relationship between abundance of the same three species and specialization of the rest of the community (CSI). Fit from a non-parametric spline function with 4 d.f., adjusted to habitat classes and using a log link and a Poisson error; dotted line shows ± 1 SE.

obtain a metric statistically independent of the average species density, we chose the coefficient of variation (standard deviation/average) as a measure of each species specialization index (SSI).

Interestingly, one could also calculate SSI from the number of occupied habitat classes. Assuming equal densities in occupied habitat and null density in others, SSI for a species present in b habitat classes among H possible habitat classes is

$$\text{SSI} = \left(\frac{H}{b} - 1 \right)^{1/2}.$$

Conversely, SSI may be converted into an equivalent proportion of occupied habitat classes:

$$\frac{b}{H} = \frac{1}{(\text{SSI}^2 + 1)}.$$

For example, SSI = 1 corresponds to a species that is present in half of the habitat classes. Hence SSI is closely related to number of occupied habitat classes but does not rely on expert knowledge to decide which habitat is occupied and which is not, and takes into account variation in density among occupied habitats. Among the 100 selected species, SSI ranged from 0.23 (equivalent to present in ≈ 17 of 18 habitat classes) for the blackbird (*Turdus merula* L.) to 2.23

(equivalent to present in ≈ 3 of 18 habitat classes) for the lapwing (*V. vanellus* L.).

Such a measure of specialization may be biased if the density of species and habitat class distribution co-vary spatially (e.g. geographical cline). For example, a generalist species more abundant in the Mediterranean region, will appear more specialized than it actually is on a nationwide scale, because it is relatively more frequent in habitat classes that are over-represented in the Mediterranean and relatively less frequent in habitat classes that are under-represented in the Mediterranean. To overcome this problem, we calculated specialization indices for each species in France's three main biogeographical zones (<http://dataservice.eea.eu.int/dataservice/metadetails.asp?id=308>). A national specialization index was then calculated as the average of the zone-specific specialization indices, weighted by the proportion of the species population found in each zone. The latter was calculated from the average density per point in each zone and the surface area of the different zones. In Appendix 1, we explored how robust SSI is when applied to a small sample size.

Analysis

The aim of the analysis was to study the relationship between the abundance of a species and the degree of

specialization of the bird community. The community specialization index (CSI) was calculated from the average SSI of the individuals counted in that community (i.e. that point count; on average 18 of the 100 species are detected at a given site). In order to avoid dependency between the different variables, we calculated the CSI for each species and for each point (excluding the particular species considered). Then, the variation in abundance of each species (including 0 counts) was modelled using log-linear Poisson regression, the standard for data based on counted individuals (Gregory *et al.* 2005). For most species, few individuals were counted during the 5 min of observation and, within habitat classes, the distribution of counts does not depart from a Poisson distribution (Julliard *et al.* 2004). However, some species may be seen in groups. This causes a departure from the hypothesis of independence between individual detection probability, and could lead to heterogeneity in the data set. To reduce the problem, all counts were levelled to a maximum value of 10.

All considered species show some habitat preference. Clearly, what causes variation in abundance within a species' preferred habitat is likely to differ from that which causes the variation in non-preferred habitat. For example, the causes of skylark (*Alauda arvensis* L.) abundance variation in farmland are certainly different from those for woodland, and the latter is much less meaningful. Hence, for each species, we selected the nine (of 18) densest habitat classes. Despite this selection, even the most generalist species of our data set were likely to exhibit systematic variation in abundance among the different selected habitat classes. We included habitat classes as well as biogeographical zones as explanatory variables in all models of abundance spatial variation. The equation of the model was therefore:

$$E(\text{abundance}_{\text{species}_i}) = \text{factor}(\text{habitat}) \\ + \text{factor}(\text{biogeographic_zone}) + f(\text{CSI})$$

where $f(\text{CSI})$ is a function (see below) of CSI. Hence, only within-habitat classes variation in abundance was modelled as a function of CSI. In the case of over-dispersion (residual deviance > residual d.f.), deviance was divided by an inflation factor (residual deviance)/(residual d.f.).

We paid particular attention to the shape of the relationship between abundance and CSI. We systematically fitted four models with increasing complexity: (i) no effect of CSI, (ii) linear effect, (iii) linear + quadratic effect, and (iv) nonlinear effect fitted using general additive model (GAM) and the default spline function with 4 d.f. [noted $s(\text{CSI})$]. The latter model gives an estimation of the maximum deviance that could be explained with a parametric function with 4 d.f. In order to assess whether the linear and quadratic models were adequately modelling the shape of the relationship between abundance and CSI, we

compared the quantity of deviance explained by these models with the quantity of deviance explained by $s(\text{CSI})$. Given that the linear effect is estimated with 1 d.f., and $s(\text{CSI})$ with 4 d.f., we expected that, by chance only, the linear effect would explain 25% of the deviance explained with $s(\text{CSI})$. Similarly, we expected that the addition of a quadratic effect to a linear effect would explain (by chance only) one-third of the remaining deviance explained by $s(\text{CSI})$ after accounting for the linear effect. Basic statistics on proportions of deviance explained (average and standard error) are calculated after logit transformation, but for clarity, the outcomes are expressed as percentage.

The quadratic model implies that abundance presents an extremum (maximum or minimum) value for a particular value of CSI. Such a value (CSI_{max}) can be estimated from the parameter estimates of the model. If the estimates for a quadratic model are:

$$E(\text{Abundance}) = a_0 + a_1\text{CSI} + a_2\text{CSI}^2$$

then the extremum abundance is obtained for

$$\text{CSI}_{\text{max}} = -\frac{a_1}{2a_2}.$$

The associated variance may be estimated from the variance and covariance of a_1 and a_2 as follows (Ashton 1972):

$$\text{Var}(\text{CSI}_{\text{max}}) \\ = \left(-\frac{a_1}{2a_2}\right)^2 \left[\frac{\text{Var}(a_1)}{a_1^2} + \frac{\text{Var}(a_2)}{a_2^2} - \frac{2\text{Cov}(a_1, a_2)}{a_1 a_2} \right].$$

RESULTS

For most species, abundance was strongly correlated to the CSI (Fig. 1b). An important question is whether we had enough data to detect a relationship for the less abundant species. As expected for a biologically significant effect, the statistical significance of the effect was partly related to sample size [correlation $\log(\text{explained deviance})$, $\log(\text{sample size})$; $r^2 = 0.40$]. However, even among the less extensively monitored species, the test could be highly significant (range χ^2 , d.f. = 4, of $s(\text{CSI})$ among the 10 less abundant species: 7.51–89.99), suggesting a good ability to detect existing relationships.

For 80 of the 100 species, the linear effect of CSI was statistically significant ($P < 0.05$), most of them with a very low associated P -value (average effect of CSI: χ^2 , d.f. = 1: 91.71, SD = 151.70). The coefficient of the slope relating species abundance to the specialization index of the rest of the community was strongly correlated to the SSI (Fig. 2a). The generalist species have a negative slope, indicating that their abundance is higher in the less specialized communities and lower in the more specialized. The inverse is also true

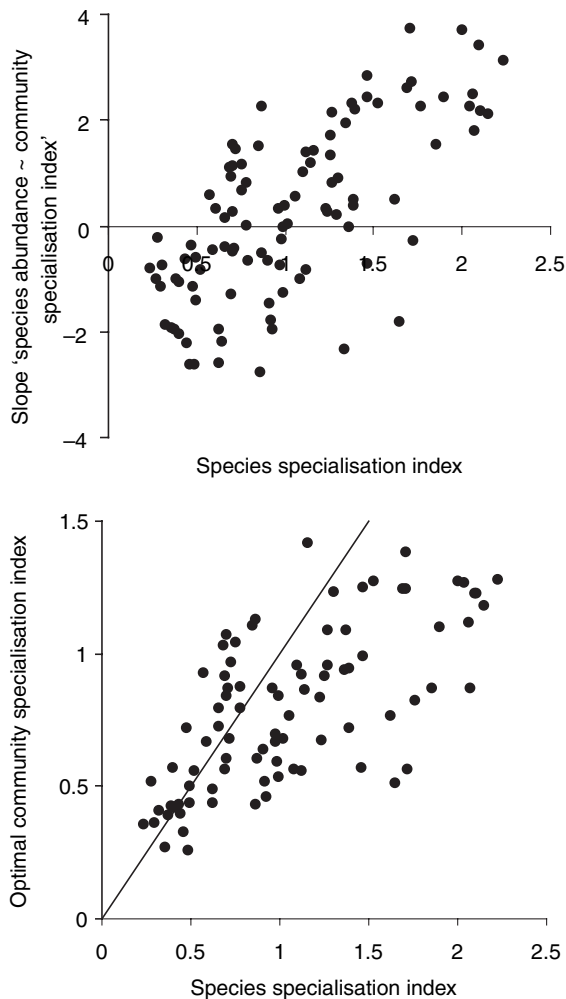


Figure 2 The distribution of specialist and generalist species in specialized and unspecialized community. (a) For each species, a linear model relating species abundance to average specialization of the rest of the community (CSI) was fitted. Generalist species tend to have a negative slope (abundance decreases with increasing CSI) while specialist species tend to have a positive slope (abundance increases with increasing CSI) ($r^2 = 47\%$; $n = 100$; $P < 0.0001$). (b) For each species, a quadratic model relating species abundance to CSI was fitted. For 87 of them, the model predicts an accurate value of CSI for which species abundance reaches an optimum (CSI_{max}) value. This value was close to the species' own specialization index (the line is for equal CSI_{max} and species specialization index) ($r^2 = 46\%$; $n = 87$; $P < 0.0001$).

for specialized species. We then systematically modelled abundance as a function of $CSI + CSI^2$. The results were extraordinarily consistent among species: 96% of species presented a positive coefficient for the linear effect and a negative coefficient for the quadratic effect, that is, evidence that abundance presented a maximum (and not a minimum) for a particular positive value of CSI. Among the four exceptions, one exhibited little relationship at all with CSI

Table 2 Assessing the fit of the relationship between abundance and CSI. The deviance explained by each model was compared with the deviance explained by the non-parametric spline function $s(CSI)$. For a given model, the expected amount of deviance explained was calculated from the number of d.f. and deviance not yet accounted for by the immediate simplest model (see Materials and methods for more details). Figures are an average proportion ± 1 SE of the deviance accounted for by each model, for the 100 species considered. Note that averages were calculated after logit transformation.

| | CSI | CSI + CSI ² | CSI + CSI ² + CSI ³ |
|--|----------------|------------------------|--|
| % of $s(CSI)$ deviance actually explained | 36.0 \pm 5.4 | 91.5 \pm 1.1 | 96.6 \pm 0.5 |
| Expected % of $s(CSI)$ deviance explained by chance only | 25.0 \pm 0.0 | 66.9 \pm 2.0 | 96.0 \pm 0.5 |

(deviance explained by $s(CSI)$: 2.49; i.e. the smallest value), one had both a negative slope for the quadratic and the linear term, that is a predicted optimum for a negative value of CSI. It was only the remaining two that presented a pattern which was opposite to most others, having a negative slope for the linear effect and a positive slope for the quadratic effect.

In order to assess the fit of the linear and quadratic model, we compared the amount of deviance explained by these models to the amount of deviance explained by the non-parametric spline function $s(CSI)$ (Table 2). The proportion of explained variance was compared with the expected proportion of variance explained by chance alone (see Materials and methods). The linear model accounted for $36 \pm 5\%$ of the deviance explained by $s(CSI)$, slightly higher than the expected 25%. The quadratic model accounted for a noticeably high $91 \pm 1\%$, considerably larger than the expected $67 \pm 2\%$. As a further check, we added a cubic effect to the quadratic model. The cubic model accounted for 96.6 ± 0.5 of the explained variance by $s(CSI)$ not differing from the 96.0 ± 0.5 expected by chance alone. Ultimately, we concluded that the relationship between the abundance of a species and CSI is better explained by a quadratic model than by a linear term only, but that there is no evidence that the relationship is more complex than quadratic.

As mentioned, for all species but four, the quadratic model predicted a positive maximum abundance (CSI_{max}). For some of them, CSI_{max} had a large standard error, in particular when the quadratic term was close to 0 (in which case the predicted relationship is almost linear for the observed range of CSI). We considered that CSI_{max} was correctly estimated if the standard error was smaller than the observed standard deviation of CSI in the data set (0.19). This excluded 13 species, including the four species not

presenting a meaningful value of CSI_{max} , which all had a large standard error. The average standard error of CSI_{max} for the remaining 87 species was 0.06. For these species, there was a strong positive correlation between CSI_{max} and the SSI (Fig. 2b). Examining the figure further revealed that for most species (except some of the most specialized ones), CSI_{max} was even close to their own specialization index. Hence, species tend to reach their maximum abundance in sites where the average specialization index of other species tends to be similar to their own: generalist species prefer less specialized communities, specialist species prefer more specialized communities, and intermediate species prefer moderately specialized communities.

DISCUSSION

We quantified the specialization of bird species as the variance of their density among habitat classes. We then characterized species assemblage in a particular site as the average specialization of individuals present at that site. We found that most bird species tended to reach maximum abundance in bird assemblages that presented a CSI close to their own.

Methodological considerations

We first want to emphasize that the results we found are not mere artefacts due to the way SSI and CSI were calculated: (i) for a given species and a given site, CSI was calculated excluding individuals from that species. Hence, SSI of a given species was not used when estimating the slope between abundance and CSI, or when estimating CSI_{max} for that species; (ii) SSI were calculated only from *among* habitat classes variation in abundance, while the relationship between species abundance and CSI was modelled with habitat classes taken into account, that is using only *within* habitat classes variation in abundance; (iii) CSI is not a direct function of species abundance but rather measures the proportion of specialists and generalists in the community.

We quantified specialization as the distribution of abundance among habitat classes. Both in ecological and evolutionary studies, specialization is often defined using narrower ecological traits such as diet breadth. Granted, specialization quantified according to the methods we used only partly correlates with specialization defined using a specific ecological trait. For example, species with a specialized diet are likely to frequent only a few habitat classes, but some species that frequent few habitats may actually have a large diet breadth. In other words, habitat specialization is likely to integrate specialization over a wide variety of traits, but does not supply information on the detailed biology of specialization. On the other hand, such a crude way of calculating specialization allows the application

of this method to virtually any organism for which variation in abundance may be estimated over a range of habitat classes. The method proved to be robust even with fairly small numbers (see Appendix 1). However, for very rare or localized species, using number of occupied habitat classes rather than variation in density may be a more robust method. Fortunately, specialization may be calculated with one or another source of data interchangeably (see Materials and methods).

Community specialization index was calculated as the average SSI of all species (but one) found somewhere, weighted by the number of individuals counted. Strictly speaking, the 100 species considered do not form a meaningful ecological community, as their only common property is to breed in France, and the subset found on a given site is likely to include insectivores, seed-eaters, raptors, migrants, sedentary species, ground-dwellers, aerial-feeders, etc., i.e. a mixture of species with very different ecology. We do not believe that a given species is actually interacting with all the other species present in that place. Rather, the underlying hypothesis is that the relative amount of generalist or specialist species at a given site is meaningful with respect to the biological characteristic of that site. Because specialization is quantified with the same method for all species, it is legitimate to average SSI of very different species.

Biological considerations

We found that the average specialization of the different species within a community tended to vary spatially, and that most species reached a maximum abundance in sites carrying a species assemblage with an average specialization index similar to their own. Taken together, these results indicate that species with a similar specialization index tend to aggregate. Such a pattern was not only highly significant, but explained a surprisingly large quantity of the observed variation. *R*-squares in Fig. 1 reach 46% and 47%, which is rather unusual in ecological studies (Møller & Jennions 2002).

We believe we found such evidence for a strong structure because of the rather unorthodox way we analysed bird assemblage: (i) we focused on species' abundance rather than on species' presence-absence. This is a more powerful method for detecting patterns, and (ii), more importantly, we did not attempt to associate species together but rather, we correlated species' abundance to an average biological trait for the rest of the community. Interestingly, this approach fits well with the recent recommendations by McGill *et al.* (2006) which consist of reconsidering community ecology using functional traits (rather than species identity) and in characterizing biotic interaction through a quantitative description of the rest of biodiversity (rather than consid-

ering a species list), a so-called 'interaction milieu'. We intentionally chose a trait quantifying species' habitat specialization. The concept of specialization is at the heart of niche evolution theory (Futuyma & Moreno 1988), and a central concern in understanding community organization (e.g. Chesson 2000; Gravel *et al.* 2006). Nevertheless, we discovered a pattern from which it is currently difficult to infer process, i.e. the mechanisms leading to such a structure (such as inter-specific competition) have yet to be explored.

Theory predicts that specialization is an expected evolutionarily response to habitat stability (in space or time), and conversely, that generalist strategy is a response to the lack of stability of the environment (Futuyma & Moreno 1988; Wilson & Yoshimura 1994). The pattern we observed may therefore have something to do with the current level of habitat perturbation. We found that within a given habitat category, generalist species tend to aggregate at some sites and specialist species tend to aggregate at others. A possible explanation for such a pattern is that specialists prefer the most stable sites and generalists the more unstable ones. Perhaps the most curious result is that intermediate species prefer intermediate situation rather than one or other of the extremes. Such habitat perturbation may be natural or linked to human activities. Indeed, specialized species of various groups have been found declining throughout the world (plants, Fischer & Stöcklin 1997; Rooney *et al.* 2004; butterflies, Warren *et al.* 2001; carabid beetles, Kotze & Ohara 2003; bumblebees, Goulson *et al.* 2004; coral reef fish, Munday 2004; birds, Julliard *et al.* 2004; marsupials, Fisher *et al.* 2003). This poor success rate for specialists, with communities increasingly comprised of generalists, is part of the global process of biotic homogenization (McKinney & Lockwood 1999; Olden *et al.* 2004), a consistent signature of the consequences of global changes on animal and plant communities. One may hypothesize that the pattern we have discovered is linked to the global alteration of ecosystems: generalist species may have a high success rate in degraded habitats, possibly as a result of the relaxed competition from specialist species who have been badly affected by the degradation.

CONCLUSION

We have shown a strong pattern of spatial organization in bird species assemblages, with local assemblages consisting of a subset of species having similar degrees of specialization. Such a strong pattern contrasts with previous studies which have generally been inconclusive in determining which ecological attributes determine variation in abundance across species (e.g. Hubbell 2001). The reasons behind the success of our approach warrants further consideration. An important question emerges: do ecosystems, which support communities consisting either of specialists or of generalists,

function in the same way? Several systematic differences in life-history traits between specialists and generalists have been predicted. For example, specialists are supposed to have poor dispersal ability compared with generalists (Tripet *et al.* 2002; Brouat *et al.* 2004). This could have consequences on the spatial dynamic of specialized vs. generalist communities. Finally, specialists within a given habitat should have a long history of co-evolution, while generalist communities are possibly a recent consequence of global change. Hence, specialists within a specialized community are likely to show ecological completeness while generalists in a generalist community are likely to be ecologically redundant (Olden *et al.* 2004). Altogether, this may have wide implications on the ecological services and on the long-term resilience of these communities (Loreau 2000).

ACKNOWLEDGEMENTS

The success of such long term, large-scale surveys, rely entirely on the continuous participation of the voluntary observers to whom this paper is dedicated. The national coordination is financially supported by the National Museum of Natural History, the CNRS and the French Environment ministry. Many thanks to Steve Beissinger, Jean Clobert, Thomas Crist, Pierre-Yves Henry, Frances James, Emmanuelle Porcher, Gilles Yoccoz and two anonymous referees, who provided interesting opportunities for discussion at various stage of the MS, and to Grégoire Devictor for kindly editing the English.

REFERENCES

- Ashton, W.D. (1972). *The Logit Transformation*. Hafner, New York, USA.
- Brouat, C., Chevallier, H., Meusnier, S., Noblecourt, T. & Rasplus, J.-Y. (2004). Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist *Carabus* species. *Mol. Ecol.*, 13, 1815–1826.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–366.
- Crick, H.Q.P. (1992). A bird-habitat coding system for use in Britain and Ireland incorporating aspects of land-management and human activity. *Bird Study*, 39, 1–12.
- Dall, S.R.X. & Cuthill, I.C. (1997). The information costs of generalism. *Oikos*, 80, 197–202.
- Fischer, M. & Stöcklin, J. (1997). Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950–1985. *Conserv. Biol.*, 11, 727–737.
- Fisher, D.O., Blomberg, S.P. & Owens, I.P.F. (2003). Extrinsic versus intrinsic factors in the decline and extinction of Australian marsupials. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270, 1801–1808.
- Futuyma, D.J. & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialisation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19, 207–233.
- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B., Ellis, J.S. & Knight, M.E. (2004). Causes of rarity in bumblebees. *Biol. Conserv.*, 122, 1–8.

- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecol. Lett.*, 9, 399–409.
- Gregory, R.D., van Strien, A., Vorisek, P., Gmelig Meyling, A.W., Noble, D.G., Foppen, R.P. *et al.* (2005). Developing indicators for European birds. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 360, 269–288.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Julliard, R. & Jiguet, F. (2002). Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alanda*, 70, 137–147.
- Julliard, R., Jiguet, F. & Couvet, D. (2004). Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biol.*, 10, 148–154.
- Kassen, R. (2002). The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *J. Evol. Biol.*, 15, 173–190.
- Kawecki, T.J. (1994). Accumulation of deleterious mutations and the evolutionary cost of being a generalist. *Am. Nat.*, 144, 833–838.
- Kotze, D.J. & Ohara, R.B. (2003). Species decline – but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 135, 138–148.
- Levins, R. (1962). Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. The fitness set and adaptive function. *Am. Nat.*, 96, 361–373.
- Levins, R. (1968). *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3–17.
- Møller, A.P. & Jennions, M. (2002). How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia*, 132, 492–500.
- McArthur, R.H. (1972). *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York, USA.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178–185.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.*, 14, 450–453.
- Munday, P.L. (2004). Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biol.*, 10, 1642–1647.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.*, 19, 18–24.
- Pulliam, H.R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.*, 3, 349–361.
- Rooney, T.P., Wiegmann, S.M., Rogers, D.A. & Waller, D.M. (2004). Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conserv. Biol.*, 18, 787–798.
- Sol, D., Timmermans, S. & Lefebvre, L. (2002). Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Anim. Behav.*, 63, 495–502.
- van Tienderen, P.H. (1991). Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, 45, 1317–1331.
- Tripet, F., Christe, P. & Møller, A.P. (2002). The importance of host spatial distribution for parasite specialisation and speciation: comparative study of bird leas (Siphonaptera: Ceratophyllidae). *J. Anim. Ecol.*, 71, 735–748.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B. *et al.* (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414, 65–69.
- Wilson, D.S. & Yoshimura, J. (1994). On the coexistence of specialists and generalists. *Am. Nat.*, 144, 692–707.
- Yeatman-Berthelot, D. & Jarry, G. (1995). *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France*. Société Ornithologique de France, Paris.

APPENDIX 1 SSI AND SMALL SAMPLE SIZE

Another problem specific to our data set may occur because densities are estimated from counted individuals. If few individuals have been counted, density in each habitat class will be estimated with low precision. As SSI is calculated from a variance, this will not only cause imprecision but also will positively bias the index. To estimate the importance of such a bias, we calculated the SSI of a perfectly generalist species (equal densities in all habitat classes; expected SSI is 0), for which habitat-specific densities were estimated from a finite number of individuals randomly distributed among 10 220 potential points, themselves distributed into 18 habitat classes to the same proportion as in Table 1. We found that the bias of the estimated SSI was a linear function of the inverse of the squared-root of the number of counted individuals N ($SSI = 4.51N^{-0.5}$). We thus calculated the expected bias for each of the 100 species, according to the number of individuals actually counted: it ranges from +0.024 to +0.310 from the most abundant to the least abundant of the species considered. The raw specialization index calculated from the data appeared far more variable (from 0.234 to 2.228). A corrected specialization index was estimated as the raw index minus the expected bias. The relation between the raw and corrected specialization index was very strong ($r^2 = 0.98$, $n = 100$), i.e. only 2% of the variation in SSI among species is attributable to biases from sample size. We thus concluded that overestimating SSI of poorer sampled species was not important in our data set and was therefore neglected.

Editor, Steve Beissinger

Manuscript received 28 April 2006

First decision made 6 June 2006

Second decision made 1 August 2006

Manuscript accepted 4 September 2006

Le résultat précédent, suggérant l'existence d'une ségrégation spatiale forte entre différentes espèces, est généralement interprété comme le résultat de la compétition. Toutefois, cette conclusion ne peut être directement déduite telle quelle de notre étude. En revanche, nous avons montré dans l'étude précédente que les espèces spécialistes étaient négativement affectées par la fragmentation et la perturbation des paysages. Il est donc probable que le pattern observé dans cette deuxième étude soit le résultat de la réponse des espèces à ces perturbations. Les espèces spécialistes ne tolérant pas les milieux fragmentés et perturbés se trouveront en moyenne positivement reliées aux communautés d'espèces spécialistes. En d'autres termes, ce qui est vrai pour une espèce donnée se répercute sur l'ensemble des espèces qui l'accompagnent et ceci engendre la ségrégation spatiale des espèces spécialistes et généralistes.

Notons que l'on est tenté de penser que les résultats de cette étude sont circulaires et/ou triviaux. En effet, le CSI n'est rien d'autre que la moyenne des SSI et par conséquent la relation positive entre ces deux mesures est attendue. D'autre part le SSI est calculé comme une variation de densité entre habitat. Deux espèces présentant des variations analogues, et rencontrés généralement dans les mêmes habitats, auront à la fois un SSI proche et seront souvent dans les mêmes communautés. On peut donc attendre à trouver des espèces ayant un SSI donné préférentiellement dans des communautés composées d'espèces ayant un SSI analogue, uniquement due au mode de calcul du SSI.

En fait, ces deux problèmes sont explicitement traités dans l'analyse. Pour une espèce donnée (i), la relation entre son abondance et le CSI des communautés qu'elle fréquente est modélisée en utilisant le CSI calculé sur toutes les espèces, hormis l'espèce donnée ($j \neq i$). De plus, cette relation est modélisée en contrôlant les différences entre habitat. Elle exprime donc la relation entre l'abondance d'une espèce ayant un SSI donné avec le CSI des communautés, *au sein* d'un habitat donné. En revanche le SSI est une mesure de variation de densité *entre* habitat. Le mode de calcul du SSI n'a donc pas de raison a priori de conduire au pattern observé.

En étudiant un exemple de réponse *fonctionnelle* des espèces (la réponse des espèces en fonction de leur degré de spécialisation), nous avons montré à deux reprises l'intérêt de ne pas limiter la quantification de la réponse des espèces aux seules réponses *négatives*. La plupart des études en biologie de la conservation ne présentent que les résultats concernant les déclinés et les extinctions. Nous avons en outre montré que l'étude du rapport entre espèces gagnantes et espèces perdantes ainsi que la caractérisation des espèces concernées permettent d'aller plus loin que la seule quantification d'un déclin. Il est en effet possible de construire un indice

de spécialisation pour chaque espèce (SSI), indice dont la sensibilité à la fragmentation et à la perturbation des paysages, est non seulement attendue théoriquement mais vérifiée empiriquement.

En biologie de la conservation, un enjeu majeur actuel consiste à disposer d'indicateurs faciles à calculer, reflétant non pas la vulnérabilité de chaque espèce, ni la simple diversité pour elle-même, mais l'état de conservation d'un *ensemble* d'espèces. Ces outils, qui sont regroupées sous le terme *d'indicateurs de biodiversité*, ont fait l'objet de recherches très importantes, notamment à la suite de la signature de l'objectif 2010 (Balmford *et al.* 2005b).

Un des objectifs de tels indicateurs est de quantifier les *interactions* entre perturbations anthropiques et espèces dans l'espace et dans le temps. Certains indicateurs sont d'ores et déjà largement utilisés dans ce sens. C'est le cas, comme nous l'avons vu dans la première partie, de la tendance démographique des espèces d'oiseaux spécialistes des milieux agricoles. Cependant, cet indicateur souffre précisément de n'être limité qu'au milieu agricole et ne concerne que les quelques espèces spécialistes de ces milieux. Le calcul d'un indice d'homogénéisation biotique fonctionnelle des communautés permettrait de généraliser ce type de mesure en reflétant la proportion d'espèces à la fois gagnantes et perdantes sans être a priori limité à un type d'habitat particulier.

En se basant sur l'indice de spécialisation des espèces (SSI), nous avons précédemment calculé un indice de spécialisation des communautés (CSI), et nous avons pu montrer, dans notre dernier travail, que chaque espèce semblait préférer les communautés ayant un indice de spécialisation déterminé. Cette mesure de la spécialisation étendue à l'échelle des communautés (CSI) est une mesure, qui, lorsqu'elle diminue, reflète de façon synthétique l'homogénéisation fonctionnelle de la communauté. Nous avons par ailleurs montré que la notion de spécialisation est ancrée dans la théorie de la niche écologique et répond empiriquement aux prédictions théoriques. Le CSI semble donc être un bon candidat à l'élaboration d'un indicateur de biodiversité.

Cependant, les indicateurs de biodiversité, pour être pertinents et réellement utilisés, doivent présenter un certain nombre de propriétés. En particulier, un indicateur de biodiversité doit être facile à renseigner et à calculer avec des données pré-existantes, facile à interpréter, puissant et robuste statistiquement. D'autre part, les données disponibles de suivi de la biodiversité sont de qualité diverse. En particulier, les données sont souvent limitées à la présence-absence des espèces. Enfin, si un indice de spécialisation des espèces SSI n'est pas calculable (par exemple si les données sur les habitats ne sont pas disponibles), peut-on malgré tout, calculer un indice d'homogénéisation fonctionnelle ?

Nous proposons d'examiner dans la partie suivante, si le CSI en tant que mesure de l'homogénéisation fonctionnelle des communautés peut être utilisé comme indicateur de biodiversité. Nous allons dans un second temps, examiner le cas extrême où l'on ne dispose pas d'indice de spécialisation de type SSI pour les espèces et où les données sont réduites à des données de présence-absence. Enfin, nous généraliserons l'étude de la performance des mesures calculées à l'échelle des communautés (ayant un sens fonctionnel ou non) en utilisant une approche par modélisation.

C. La mesure de la spécialisation des communautés en tant qu'indicateur de biodiversité

1. La réponse des communautés à la fragmentation et à la perturbation des paysages

Devictor, V. Julliard, R. Clavel, J. Jiguet, F. Lee, A. Slak, M-F. Couvet, D. Measuring the functional homogenisation of communities induced by landscape fragmentation and disturbance. *Ecography*. Submitted

La recherche d'*indicateurs* de biodiversité est une question centrale dans la crise actuelle (Balmford *et al.* 2005a). Les *indices* de biodiversité, visant à quantifier la biodiversité en tant que telle, se sont révélés nécessaires mais non suffisants. Aucun indice ne peut intégrer l'ensemble des variations depuis les gènes jusqu'aux écosystèmes et de tels indices sont souvent une réponse pragmatique à notre ignorance (Purvis & Hector 2000). D'autre part, mesurer l'extinction ne suffit pas. La Nature Ordinaire doit participer à l'évaluation du changement d'état de la biodiversité face aux activités humaines (Balmford *et al.* 2003). Ici, nous proposons de raisonner non pas sur le devenir des espèces prises une à une mais sur un *processus* écologique reflétant le remplacement des espèces spécialistes par les espèces généralistes au sein des communautés. Nous allons donc nous intéresser dans le prochain travail, dont l'intégralité est présentée dans les pages suivantes à la réponse du CSI à la perturbation et à la fragmentation des paysages.

Hypothèse : L'indice de spécialisation des communautés (CSI) répond négativement à la fragmentation spatiale et à la perturbation temporelle des paysages.

Prédiction : Nous avons précédemment montré que les espèces spécialistes répondaient négativement, en termes de répartition spatiale, à la perturbation et à la fragmentation. Le CSI, qui quantifie la spécialisation à *l'échelle des communautés*, doit donc répondre de façon identique. Cette prédiction est ancrée dans la théorie de la niche écologique qui est indépendante de l'habitat. Le CSI doit donc répondre de façon analogue dans divers habitats. De même, le CSI doit pouvoir refléter la réponse des communautés à la dégradation des habitats quelle que soit la zone biogéographique considérée.

Méthode : Nous travaillons sur le CSI calculé en chaque point STOC (n=12010). Nous testons la relation entre le CSI et la perturbation ou la fragmentation des paysages mesurée en chaque carré en contrôlant le modèle statistique par l'habitat du point. Cette analyse est dans un premier temps réalisée sur l'ensemble des carrés. Cette analyse générale est ensuite déclinée dans chaque habitat et dans chaque zone biogéographique. L'autocorrélation spatiale est intégrée dans les modèles statistiques grâce à des modèles mixtes.

Résultats : Le CSI est très fortement lié, négativement, à la perturbation et à la fragmentation des paysages. Cette relation est vraie que l'on considère l'ensemble des carrés STOC (Figure 11a) ou que l'on décline l'analyse dans différents habitats (Figure 11b) ou dans différentes zones biogéographiques (Figure 11c).

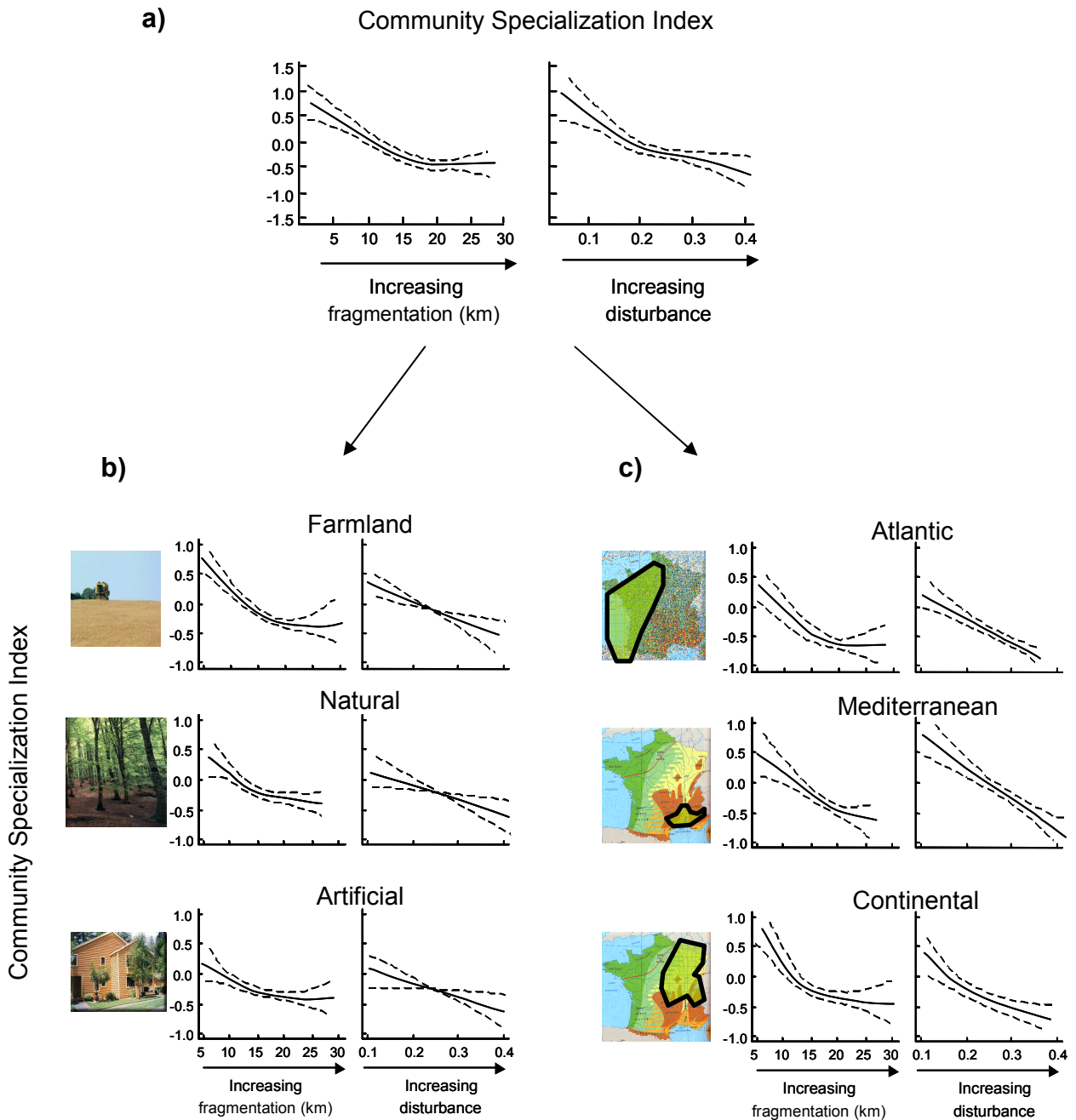


Figure 11. Test de la relation entre indice de spécialisation des communautés (CSI) et fragmentation ou perturbation des paysages. a) A l'échelle nationale, en considérant l'ensemble des carrés STOC b) en déclinant en fonction des grands types d'habitats et c) En déclinant l'analyse dans les trois zones biogéographiques de la France

Connecting functional biotic homogenization and landscape disturbance

Vincent Devictor¹, Romain Julliard¹, Joanne Clavel¹, Frédéric Jiguet¹, Alexandre Lee², Marie-Françoise Slak³ & Denis Couvet¹

¹ CRBPO, UMR-5173 'Conservation des espèces, restauration et suivi des populations', Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

² Laboratoire d'Analyse des Risques et de Gestion de l'Espace, ENITA de Bordeaux, 1 cours du général de Gaulle, CS 40201 - 33175 GRADIGNAN Cedex

³ Direction Générale de l'Enseignement et de la Recherche, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1ter avenue de Lowendal, 75700 Paris 07 SP

Corresponding author: Vincent Devictor (devictor@mnhn.fr)

TEL: (+33)140795723, FAX: (+33)140793835

ABSTRACT

Aim Functional homogenization is now considered one of the most prominent forms of biotic impoverishment worldwide which is induced by present global changes. This process was hardly quantified at large scale through simple indices and the connection between landscape disturbance and functional homogenization hardly established. Here, we test whether changes in land use and landscape fragmentation increases functional homogenization of bird communities at a national scale.

Location France

Methods We estimate functional homogenization of a community from the average specialization level of the species present in that community. We studied the spatial variation of this Community Specialization Index (CSI) using 1,028 replicates from the French Breeding Bird Survey along spatial gradients of landscape fragmentation and recent landscape disturbance, measured independently and accounting for spatial autocorrelation.

Results The CSI was very sensitive to both measures of environmental degradation: on average, 23% of the difference in the CSI values between two sample sites was attributed to the difference in fragmentation and the disturbance between sites. This negative correlation between CSI and sources of landscape degradation was consistent over various habitats and biogeographical zones.

Main conclusions We demonstrate that landscape disturbance and fragmentation strongly increases the functional homogenization of bird communities. We suggest that the CSI is particularly effective for measuring functional homogenization on both local and global scales for any sort of organisms and with abundance or presence-absence data.

Running title: *Functional homogenization and disturbance*

Key-words: Biodiversity Indicator, Bird, Breeding Bird Survey, Biotic Homogenization, Community, Landscape fragmentation, Landscape disturbance, 2010 target, Specialization

INTRODUCTION

Emerging evidence suggests that specialist species are more negatively affected by current global changes than generalist species (Warren et al. 2001; Julliard et al. 2004; Rooney et al. 2004). This pattern is expected to be a major trend in biodiversity loss, and should lead to the functional homogenization of communities (Olden et al., 2004; McKinney & Lockwood, 1999). Yet, driving forces of functional homogenization in natural communities in current global changes were hardly investigated at large scale (but see Devictor et al. 2007).

One difficulty in quantifying biodiversity responses to large scale human pressures is that biodiversity is multifaceted (Purvis 2000). Therefore, most studies have evaluated causes of community changes in space and time in two steps. First a pattern of species assemblage in space and/or time was documented through integrative measures such as species richness or diversity. Second, most likely explanations were forged ahead to explain the observed pattern. This approach is usual in macroecological studies where experimental designs are generally not possible (Blackburn & Gaston 2003).

When studying causes of functional biotic homogenization, these two steps can be usefully inverted. Indeed, strong theoretical responses of specialist versus generalist species to disturbance are expected *a priori*: natural selection induces an evolutionary trade-off between specializing to perform a few activities well, and generalizing to perform many activities fairly (Levins 1968, Kassen 2002), and habitat disturbance should negatively affect specialist species according to niche evolution theory (Futuyma & Moreno 1988; Marvier et al. 2004). Consequently, environmental degradation induced by global changes should not only affect specialist species negatively, but may well benefit generalists (McKinney & Lockwood 1999).

Measuring community functional homogenization through integrative continuous measures should be very useful for both applied and theoretical investigations. Indeed, the fact that functional homogenization is expected to be strongly linked to environmental

degradations confers interesting predictive properties to such measure. Moreover, we crucially miss index reflecting if, and how, human-induced disturbances and biodiversity interact at large scale (Balmford et al. 2005a; Balmford et al. 2005b). Measuring functional homogenization is complicated by the fact that one needs continuous and objective measures of species specialization, which depends on the species, the traits and the resource considered. Species are therefore generally only considered as specialist or not for a given resource, despite an obvious continuum of specialization level across species for several resources (Berenbaum 1996).

Recently, Julliard et al. (2006) have shown that quantifying specialization of species as the coefficient of variation (standard deviation/average) of their densities among habitat classes was straightforward and properly reflected the degree to which species were specialized in particular habitats. Such species specialization index (SSI) should be useful to measure a sensitive (yet simple) index of biotic homogenization at the community level. The latter could, in turn, be used to test the role played by human-induced disturbance on functional biotic homogenization.

In this paper, we measured the Community Specialization Index (CSI) of birds, which estimates functional homogenization based upon the average specialization of the species present at a given site (SSI). We investigated the response of the CSI to the two principal driving forces of anthropic biodiversity loss in terrestrial ecosystems: habitat fragmentation and disturbance (Vitousek et al. 1997). Two independent land-cover surveys were used to quantify these pressures. The sensitivity of the CSI was further tested across habitats and biogeographical zones to confirm the robustness of the relationships. We tested relationships between CSI and disturbance on birds but our approach is flexible enough to be applicable to any organism at any spatial or temporal scale.

METHODS

Bird data

We used data from the French Breeding Bird Survey (BBS), a standardized monitoring program in which skilled volunteer ornithologists identify breeding birds by song or visual contact each spring (Julliard & Jiguet 2002). Each observer provided a locality, and a 2x2 Km plot to be prospected was randomly selected within a 10 km-radius of this location (i.e. among 80 possible plots). Such random selection ensured the survey of varied habitats (including farmland, forest, suburbs and cities) (Fig. 1). Each plot (n=1028), was monitored in two annual visits during spring, one before and one after the 8th of May, with 4-6 weeks between the two visits. To be validated, the count must be repeated on approximately the same date each year (± 7 days from April to mid-June) as well as the same time of day (± 15 min within 1-4h after sunrise). In each plot, the observer carries out 10 evenly distributed point counts, within which each individual from species heard or seen during a five minute period are recorded. Points counts are 300 m apart and sampled in the same order. For a given point count, the maximum counts of the two annual visits was considered and then averaged over four years (2001 to 2004).

For each point count, the surroundings within a fixed 100 m radius were classified by observers as belonging to one of a standardized list of habitats. This list was organized into a standardized 4-levels land use description, inspired from the one developed by the British Trust Ornithologist (Crick 1992). In this paper, we used the two first levels of this habitat description. The first level was a coarse division into 4 main habitat categories: farmland, natural, urban and a last class comprising all other types of habitat, such as wetlands and bare rocks. These main habitat categories were then subdivided into a second level classification of 18 habitat classes grouping categories to ensure a minimum coverage.

Measuring functional homogenization

The measure of specialization of a species for any resource may be described as the position and shape of that species' response in say, abundance, to a resource gradient (Austin et al. 1990). A given species is therefore intuitively more specialized to certain habitat classes if its density there, is higher than elsewhere. Conversely, a species whose density varies little across habitats can be considered as a more generalist species. Julliard et al., (2006) have shown that, for a given species, the coefficient of variation (standard deviation/mean) of the species density across habitats was an interesting measure of habitat specialization for that species. In particular, using SSI, all considered species are ranked from the most to the least habitat dependant, whatever their size, ecology and habitat preference and under any habitat classification. Moreover, SSI can be calculated with presence-absence data and is statistically independent of the average species density (Julliard et al. 2006).

To compute this species' specialization index, we utilized the K=18 habitat classes recorded by observers during point counts. We excluded from the analysis species that only breed in wetlands (such as herons and gulls) because they are not appropriately monitored by this scheme. The SSI was calculated for the 100 most frequently detected terrestrial bird species in the 10280 point counts. These birds represented 99% of the censused individuals (excluding water birds). All species considered were detected at least 200 times.

The Community Specialization Index was calculated for each 2x2 km BBS plot as the average specific specialization index of all individuals detected. CSI in plot j was thus given by:

$$CSI_j = \frac{\sum_{i=1}^N a_{ij}(SSI_i)}{\sum_{i=1}^N a_{ij}},$$

where N was the total number of species recorded, a_{ij} the abundance of individuals of the species in plot j, and SSI_i its specialization index.

Landscape variables

Fragmentation measure

Variables related to landscape fragmentation within each breeding bird survey plot were obtained from the CORINE Land Cover database by using the geographical information system package ArcView 3.2 (ESRI 2000). The former is a national geo-referenced land-cover, based on satellite digital images for the entirety of France. This land-cover was created in 1992 in order to classify, by means of remote sensing, landscape units larger than 25 ha as belonging to one of 44 classes (Bossard et al. 2000). For each BBS plot, we calculated the total contact length of these landscape units (in kilometers) as a measure of landscape fragmentation. This index was highly correlated with the number of units and to the mean unit size.

Disturbance measure

Habitat disturbance affecting landscapes between 1992 and 2002 was provided by TERUTI, an independent landscape survey based upon a systematic grid made of 15500 2x2 km squares. The TERUTI survey was specifically developed to estimate the variation in land-use throughout space and time for all of France (Agreste 2003). In each TERUTI square, 36 fixed sample points were monitored annually and assigned to one of a standard physical classification defined by 81 habitat categories. In each TERUTI square, the rate of change among the 81 habitat categories was calculated between 1992 and 2002 as a measure of landscape disturbance. Each TERUTI square had one disturbance value, which was null in the case of perfect landscape stability. Conversely, this measure increased proportionally with habitat turnover rates. Since the TERUTI and BBS plots were designed independently, they were not always aligned. Therefore the kriging interpolation technique was used to adapt disturbance measures to the BBS plots distribution. This interpolation technique provided the best linear unbiased estimator of disturbance on BBS plot (Cressie 1993; Ashraf et al. 1997).

Note that BBS habitat data, which served to calculate the specialization level of each species (SSI), and CORINE and TERUTI surveys, which served to calculate respectively landscape fragmentation and disturbance, were all collected on the same spatial scale of 4 km², but were entirely independent of each other.

Statistical analysis

We tested the relationships between CSI and landscape variables in three steps. In all following models, the effects of fragmentation and disturbance were tested as adjusted to each other (i.e. by testing in the same model, one term after the other: CSI ~ fragmentation + disturbance).

First, as CSI values were likely to vary across the different habitats in which point counts were conducted, we performed a Generalized Linear Model (GLM) with CSI as dependent variable and BBS habitat as a factor (i. e. using the habitat documented in the field by observers in each point count, among the 18 habitat classifications). This first analysis, called step one, was conducted using the 10,280 point counts (i.e 1,028 BBS plots of 10 point counts). We then used the estimates provided by this first analysis to obtain habitat adjusted CSI values for each BBS plot.

In the second step, as CSI, fragmentation and disturbance were likely to be non-randomly distributed in space, we had to account for potential spatial autocorrelation between samples (Carroll & Pearson 2000; Legendre et al. 2002; Rangel et al. 2006). To do so, we performed GLM models that assumed no spatial structure between errors with habitat adjusted CSI (calculated in step one) as the dependent variable, and disturbance and fragmentation as the explanatory continuous variables. We then used semivariograms of this prior analysis as a tool for investigating spatial autocorrelation structure (Fortin 2002). A semivariogram is a plot of the semivariance between residuals of a non-spatial model according to the distance between samples. This semivariogram analysis provided the spatial autocorrelation

parameters (range and nugget). We then performed a General Linear Mixed Model (GLMM) allowing for spatial dependence in the errors by defining the spatial correlation structure inherited from the semivariogram analysis (Lin & Zhang 1999). To seek out hidden non-linear relationships, we then plotted results of the corresponding General Additive Mixed Model (GAMM), which were analogous to the GLMM, but able to handle non-linear data structures and non-monotonic relationships between the response and predictive variables (Siriwardena et al. 1998; Guisan et al. 2002). Hence, in this latter model, fragmentation and disturbance were considered as smoothed terms and the model plots reflected each effect, adjusted to the other one, accounting for spatial dependence. We reported numerical results of GLMM and plots of GAMM.

A third step was performed to confirm that our results were robust across habitats and biogeographical zones. Robustness across habitats was tested by omitting step one (standardization by habitat) and by running the models (step two) using separately the subset of point counts monitored in natural (n=801), farmland (n=909) or artificial (n=675) habitats. These subsets were obtained using the first level of the BBS habitat classification recorded by observers in the field. Similarly, we wanted to confirm that our results were robust across biogeographical zones. We thus used habitat adjusted CSI values (calculated in step 1) to perform all previous models (step 2) separately for the three subsets of BBS plots monitored in the three biogeographical zones encompassed in France (Atlantic n=517; Mediterranean n=151 and continental n=360; Fig. 3). All analyses were conducted using *nlme* and *mgcv* packages of the R statistical software version 1.9.1 (R Development Core Team 2004).

Results

Among the 100 common species considered in this study, the species' specialization index (SSI) ranged from 0.228, for the most generalized species (*Turdus merula*), to 2.227 for the most specialized species (*Vanellus vanellus*). These 100 species were assigned a range of SSI

values which reflected their various levels of habitat dependence while remaining entirely independent of their ecology and habitat preferences. For instance, the Black Woodpecker (*Dryocopus martius*), a forest specialist, had a SSI value of 1.235, which was closely followed by the House Sparrow (*Passer domesticus*) (1.251), a human specialist species.

At the community level, when considering all monitored plots together, a strong negative relationship between CSI and both spatial fragmentation and temporal disturbance was detected (adjusted fragmentation and disturbance effect: GLMM on 1028 DF: respectively $t = -9.0$, $p < 0.0001$, Fig. 2a; $t = -3.8$, $P < 0.001$, Fig. 2b; $R^2 = 23\%$).

The same pattern was detected when grouping BBS plots according to each major habitat type. Indeed, when the analysis was performed only on point counts defined as farmland by observers, we found strong negative correlations between CSI and both fragmentation and landscape disturbance (GLMM on 909 DF: respectively $t = -9.73$, $p < 0.0001$; $t = -5.32$, $p < 0.0001$; $R^2 = 28\%$; Fig. 3a). Similarly, CSI calculated on point counts located in habitat noted as natural, or urban, were also strongly negatively correlated with landscape fragmentation as well as with landscape disturbance (natural habitat: GLMM on 801 DF: respectively $t = -4.84$, $p < 0.0001$; $t = -2.68$, $p = 0.007$; $R^2 = 8\%$; Fig. 3b and urban habitat: GLMM on 675 DF: respectively $t = -3.14$, $p = 0.0017$; $t = -2.78$, $p = 0.005$; $R^2 = 7\%$; Fig. 3c).

Finally, using habitat adjusted CSI values for the Atlantic biogeographical zone point counts, we found once more that CSI was negatively correlated to landscape fragmentation and disturbance (GLMM on 517 DF: respectively $t = -6.52$, $p < 0.0001$; $t = -3.13$, $p = 0.001$; $R^2 = 26\%$; Fig. 4a). The same pattern was detected in the Mediterranean (GLMM on 151 DF: respectively $t = -3.48$, $p < 0.0001$; $t = -3.51$, $p < 0.001$; $R^2 = 16\%$; Fig. 4b) and continental biogeographical zones (GLMM on 360 DF: respectively $t = -5.76$, $p < 0.0001$; $t = -3.30$, $p = 0.001$; $R^2 = 35\%$; Fig. 4c).

DISCUSSION

Biotic homogenization describes the process by which the genetic, taxonomic or functional similarity of two or more biotas increases over space and/or time (Olden 2006). Here, we sought for a direct measure of functional biotic homogenization which reflects the relative success of specialist versus generalist species in communities. We found strong negative relationships between community specialization index (CSI) and both landscape fragmentation and disturbance. These results reflect ecologically important processes. Since generalists use various habitat types in the landscape matrix, they should be less affected by habitat fragmentation than specialists, which are more dependent on one or few habitat types (Brouat et al. 2004). Specialists are also expected to be negatively affected by landscape disturbance since natural selection has favored their development in stable environments (Futuyma & Moreno 1988; Kithahara et al. 2000). On the contrary, generalist should benefit from competitive relaxation with specialists in disturbed landscapes. Most of these processes were only theoretical and, to our knowledge, the empirical links between community homogenization and disturbance or fragmentation were not previously established at such a large scale.

In macroecological studies, species vulnerability to global change is often related to the geographic distribution of the species, its niche property and/or its thermal tolerance. This species by species approach was shown to be relevant to predict future species distribution (Broennimann et al. 2006) or current dynamics (Julliard et al. 2004; Jiguet et al. *in press*). At the community level, impacts of global changes were mainly investigated through non-functional measures such as species richness (Higgins 2007, Lemoine 2007). Further community attributes were studied in looking to how non-native species tend to homogenize communities (McKinney 2004) or to how human pressure could changes the proportion of common and rare species (La Sorte, 2006). Here, we showed that measuring functional homogenization through the quantification of species specialization is an interesting

complementary approach and provide highly predictive measure of human pressure impacts on community composition.

Considering France as a whole, without distinctions for habitat or biogeographical zone, we found a negative relationship between CSI and both fragmentation and disturbance. The statistical power of these relationships was striking for such data: on average, 23% of the difference in CSI values observed between two point counts was predicted by fragmentation and recent disturbance of the landscape. Moreover, CSI response remained qualitatively unchanged in all habitat types and biogeographical zones. These results emphasise that where the goal is to obtain an understanding of a community's fate in relation to large-scale environmental gradients, measuring the community specialization level through CSI is efficient and robust.

Moreover, measuring the process of functional homogenization surmounts an often inherent compromise in the development of biodiversity indicators: the choice between an indicator which is easily interpretable in any habitat (and on any scale), and an indicator which is applicable to the maximum number of species. It has the great advantage of tackling the fate of both specialists and generalists simultaneously while being, in the same time, sensitive and robust.

To compute the CSI, we used a specialization index which reflected species' habitat demands. However, various other measures could also be used to calculate a CSI: the key idea is to rank all species according to a specific functional trait which can be considered as a measure of niche breadth. For instance, a quantification of species' performance, as derived from the processes of acquiring, allocating and spending energy (which are connected to the physical environment) could also be used as a relevant functional trait to compute a CSI (Mc Gill et al. 2006). This principle can be applied to all kinds of habitats, scales, and organisms, without reliance upon a selected subset of species.

In combination, we showed that CSI revealed a strong community response to large scale habitat fragmentation and landscape disturbance, regardless of the habitat type or biogeographical zone considered. A community composed of many specialists indicates good ecological functioning and integrity is an assumption which is reasonable in most cases. This assumption is connected with niche ecological theory, which renders CSI values easily interpretable and valuable in testing scientific predictions. Most indicators quantifying impacts of human pressure on biodiversity likely to be available in the near future (e.g., for assessment of the 2010 target), will be based upon existing databases and monitoring schemes (Balmford et al. 2003). The CSI is readily adaptable and can already be calculated in many cases from such data sources regularly involved in macroecological investigations.

ACKNOWLEDGEMENTS

We sincerely thank the hundreds of volunteers who took part in the national breeding bird survey to whom this paper is dedicated (STOC EPS program). This work was supported by the Institut Français pour la Biodiversité (IFB), the Institut National de Recherche Agronomique (INRA), and the National Center for Scientific Research (CNRS). The Institut Français de l'Environnement (IFEN) generously provided the Corine Land Cover database for France. We also thank Shannon Tanner for manuscript improvement.

REFERENCES

- Agreste. (2003) Indicateurs paysagers élaborés à partir de l'enquête sur l'utilisation du territoire (TERUTI). *Agreste*, **151**, 1-72.
- Ashraf, M., Loftis, J. C. & Hubbard, K. G. (1997) Application of geostatistics to evaluate partial weather station. *Agriculture and Forest Meteorology*, **84**, 255-271.
- Austin, M. P., Nicholls, A. O. & Margules, C. R. (1990) Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five Eucalyptus species. *Ecological Monograph*, **60**, 161-177.
- Balmford, A., Bennun, L., ten Brink, B., Cooper, D., Côté, I. M., Crane, P., Dobson, A., Dudley, N., Dutton, I., Green, R. E., Gregory, R. D., Harrison, J., Kennedy, E. T., Kremen, C., Leader-Williams, N., Lovejoy, T. E., Mace, G., May, R., Mayaux, P., Morling, P., Philips, J., Redford, K., Ricketts, T. H., Rodriguez, J. P., Sanjayan, M., Schei, P. J., van Jaarsveld, A. S. & Walther, B. A. (2005a) The convention on biological diversity's 2010 target. *Science*, **307**, 212-213.
- Balmford, A., Crane, P., Dobson, A., Green, R.E. & Mace, G.M. (2005b) The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **360**, 221-228.
- Balmford, A., Green, R.E. & Jenkins, M. (2003) Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 326-330.
- Berenbaum, M.R. (1996) Introduction to the symposium: on the evolution of specialization. *The American Naturalist*, **148**, 78-83.

- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2003) *Macroecology: concepts and consequences*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bossard, M., Feranec, J. & Othael, J. (2000) CORINE land cover technical guide-Addendum. 2000. European Environment Agency. Technical report 40. www.eea.eu.int
- Broennimann, L., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G. F., Alkemade, J. M. R., Guisan, A. (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079–1093.
- Brouat, C., H. Chevallier, S. Meusnier, T. Noblecourt and J-Y. Rasplus. (2004) Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist Carabus species. *Molecular Ecology*, **13**, 1815-1826.
- Buckland, S. T., Magurran, A. E., Green, R. E. & Fewster, R. M. (2005) Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **360**, 243-254.
- Carroll, S.S. & Pearson, D. L. (2000) Detecting and modeling spatial and temporal dependence in conservation biology. *Conservation Biology*, **14**, 1893-1897.
- Cressie, N. (1993) *Statistics for spatial data*, revised ed, New York.
- Crick, H.Q.P. (1992) A bird-habitat coding system for use in Britain and Ireland incorporating aspects of land-management and human activity. *Bird Study*, **39**, 1-12.
- ESRI. 2000. ArcView 3.2, Redlands, California.
- Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F. Bini, L. M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 321–327.

- Fortin, M.-J., Dale, M. R. T. & ver Hoef, J. (2002) Spatial analysis in ecology. *Encyclopedia of environmetrics* (ed. by El-Shaarawi & Piegorsh), Vol. 4, pp. 2051-2058, Chischester.
- Futuyma, D. J. & Moreno, G. (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematic*, **19**, 207-233.
- Gorelick, R. (2006) Combining richness and abundance into a single diversity index using matrix analogues of Shannon's and Simpson's indices. *Ecography*, **29**, 525-530.
- Gregory, R.D., van Strien, A., Vorisek, P., Meyling, A. W. G., Noble, D. G. Foppen, R. P. B. & Gibbons, D. W. (2005) Developing indicators for European birds. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **360**, 269-288.
- Guisan, A., Edwards, T.C. & Hastie, J. T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distribution: setting the scene. *Ecological Modeling*, **157**, 89-100.
- Higgins, P. A. T. (2007) Biodiversity loss under existing land use and climate change: an illustration using northern South America *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 197-204.
- Julliard, R. & Jiguet, F. (2002) Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda*, **70**, 137-147.
- Julliard, R., Jiguet, F. & Couvet, D. (2004) Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*, **10**, 148-154.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V. Jiguet, F. & Couvet, D. (2006) Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, **9**, 1237-1244.

- Kassen R. (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 173-190.
- Kithahara, M., Sei, K. & Fujii, K. (2000) Patterns in the structure of grassland butterfly communities along a gradient of human disturbance analysis based on the generalist/specialist concept. *Population Ecology*, **42**, 135-144.
- Koenig, W.D. (1999) Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 22-26.
- Krebs, J.R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B., & Siriwardena, G. M. (1999) The second silent Spring? *Nature*, **400**, 611-612.
- La Sorte, F. A. (2006) Geographical expansion and increased prevalence of common species in avian assemblages: implications for large-scale patterns of species richness. *Journal of Biogeography*, **33**, 1183–1191.
- Lawton, J. H., Bignell, D. E., Bolton, B., Bloemers, G. F., Eggleton, P., Hammond, P. M., Hodda, M., Holt, R. D., Larsen, T. B., Mawdsley, N. A., Stork, N. E., Strivastava, D. S., & Watt, A. D. (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, **391**, 72-76.
- Legendre, P., Dale, M. R. T., Fortin, M-F., Gurevitch, J., Hohn, M. & Myers, D. (2002) *Ecography*, **25**, 601-615.
- Lemoine, N., Schaefer, H-C. & Böhning-Gaese, K. (2007) *Global Ecology and Biogeography* **16**, 55-64
- Levins, R. (1968) *Evolution in changing environments*, Princeton, N. J.

- Lin, X. & Zhang, D. (1999) Inference in generalized additive mixed models by using smoothing splines. *Journal of Royal Statistical Society*, **61**, 381-400.
- Marvier, M., Kareiva P. & Neubert, M. G. (2004) Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis*, **24**, 869-878.
- McGill, B. J., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178-185.
- McKinney, M. L. (2004) Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 47-53.
- McKinney, M.L. and Lockwood, J. L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 450-453.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M. B., Douglas, M. E. & Fausch, K. D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 18-24.
- Olden, J.D., and Rooney, T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113-120.
- Olden, J.D. (2006) Biotic homogenization: A new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027-2039.
- Purvis, A. and Hector, A. (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405**, 212-219.
- R Development Core Team. 2004. R: A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org>.

- Rooney, T.P., Wiegmann, S. M., Roger, D. A. & Waller, D. M. (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology*, **18**, 787-798.
- Siriwardena, G.M., Baillie, S. R., Buckland, S.T., Fewster, R. M., Marchant, J. H. & Wilson, J. D. 1998. Trends in the abundance of farmland birds: a quantitative comparison of smoothed Common Birds Census index. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 24-43.
- Vitousek, P.M., Mooney, H. A., Lubchenko, J. & Melillo, J. M. (1997) Human domination of earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494-499.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D. B., Telfer, M. G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S. G., Greatorex-Davies, J. N., Moss D. & Thomas, C. D. (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, **414**, 65-69.

Fig. 1. Spatial distribution of Breeding Bird Survey plots. Each plot is a 2x2 km square in which 10 point counts are evenly distributed. Each point was monitored between 2001 and 2004 and used to compute a Community Specialization Index.

Fig. 2. Relationships between CSI and landscape fragmentation or disturbance. The relationships between (a) Community Specialization Index (CSI) and fragmentation (in Km) or (b) disturbance are tested adjusted by habitat type, using all monitored point counts (n=10,280). Smoothed are obtained with GAMM models taking spatial dependence between samples into account.

Fig. 3. Relationships between CSI and sources of habitat degradation within each habitat type. Smoothed are obtained with GAMM models taking spatial dependence between samples into account.

Fig. 4. Relationships between CSI and sources of habitat degradation within each biogeographical zone. Smoothed are obtained with GAMM models taking spatial dependence between samples into account.

Figure 1

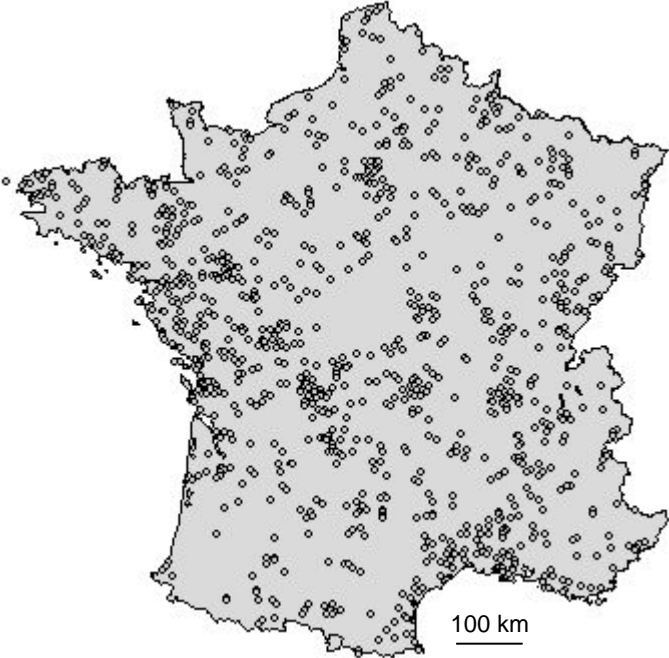


Figure 2

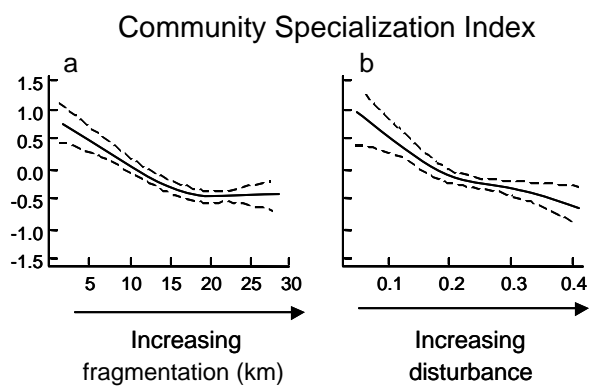


Figure 3

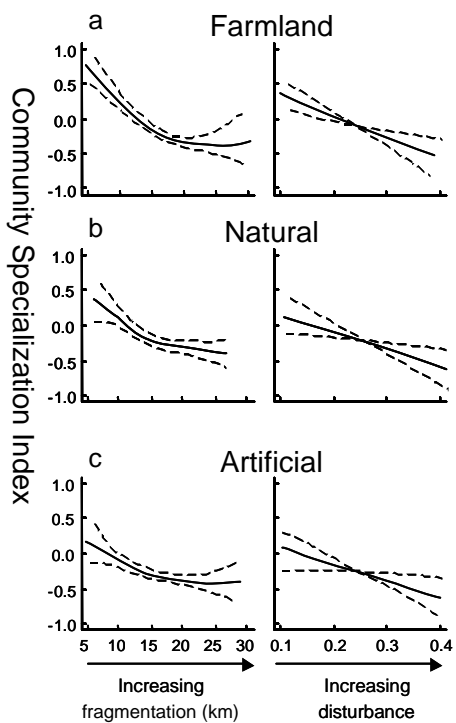
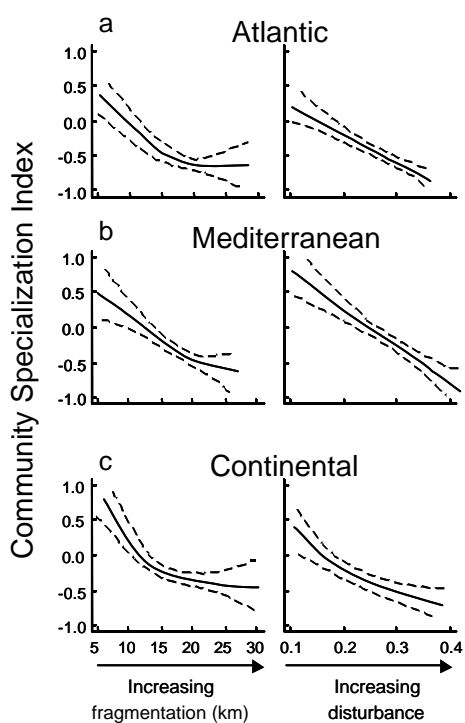


Figure 4



Le choix d'espèces *indicatrices* a révélé beaucoup de contradictions et souffre de l'absence de généralisation (Lawton *et al.* 1998). Ici, c'est l'ensemble des espèces qui est considéré et cet aspect augmente la puissance statistique des relations et intègre les réponses de toutes les espèces considérées. Le résultat majeur de l'étude précédente est que nous montrons une relation forte, négative et singulièrement robuste entre le CSI et la fragmentation et la perturbation des paysages. Cette relation reflète particulièrement bien l'homogénéisation fonctionnelle des communautés dans l'espace, en fonction du niveau de dégradation des paysages. L'originalité de la démarche réside dans la confrontation explicite d'une base de données quantifiant la perturbation du paysage et la réponse des communautés. Ainsi, bien que corrélative, cette approche privilégie l'explicitation du processus d'homogénéisation biotique en vérifiant un pattern attendu.

Il est également intéressant de noter que l'homogénéisation fonctionnelle se passe sous nos yeux, dans l'avifaune ordinaire. Pourtant ce processus a été majoritairement évalué à l'échelle des continents ou du globe et assimilé au résultat du transport des espèces exotiques par l'homme. Nos résultats montrent que ce processus commence localement et ne nécessite ni transport ni espèce exotique. Cette homogénéisation biotique locale témoigne d'une réponse forte de la Nature ordinaire aux changements globaux.

Nous avons montré que la quantification de cette réponse était possible, à l'échelle des communautés, en utilisant le CSI. Cependant, la qualité des données disponibles ne permet généralement pas le calcul d'un indice de spécialisation pour chaque espèce (SSI), ni celui d'un indice de spécialisation des communautés basé sur les abondances de chaque espèce. La plupart des données sont au contraire des données qualitatives sur la spécialisation de chaque espèce et des données de présence-absence sur leur localisation dans l'espace et le temps. D'autre part, la perturbation précédemment calculée, si elle a le mérite de refléter tout type de changement d'habitat dans le paysage, souffre de ne pas refléter des conversions plus spécifiques.

Je vais donc, dans l'étude suivante, me placer dans le cas extrême où les espèces sont simplement qualifiées de spécialistes ou de non spécialistes (autrement dit en supposant que le SSI est codé en 0/1) et travailler seulement sur la présence-absence des espèces. Bien que cette méthode semble se priver de beaucoup d'informations, nous verrons qu'elle a l'avantage de permettre l'utilisation des techniques d'étude des communautés déjà utilisées dans la première partie, permettant de tenir compte de la différence de détectabilité des espèces.

2. Impact de l'urbanisation sur une mesure simplifiée d'homogénéisation biotique

Devictor, V. Julliard, R. Couvet, Lee, A. Jiguet, F. The functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*. *In press*

L'urbanisation est une des causes majeures d'extinction. Pourquoi ? Une raison assez évidente est que l'altération des habitats causée par l'urbanisation possède deux caractéristiques qui lui sont propres et qui sont très négatives pour les populations naturelles : l'urbanisation est généralement synonyme de perte nette d'habitat et ses effets se répercutent sur de vastes étendues (Vitousek *et al.* 1997). Quelles sont les conséquences de cette perturbation sur la composition des communautés d'espèces communes ? Une conséquence majeure identifiée est l'importation d'espèces non natives qui remplacent les espèces natives. Ce processus peut conduire à l'homogénéisation taxonomique des communautés (McKinney 2006). Mais les communautés locales répondent-elles en plus à cette perturbation par une homogénéisation *fonctionnelle* ? Nous proposons d'examiner cette question dans le travail suivant, dont l'intégralité est proposée dans les pages suivantes, en utilisant une mesure simplifiée d'homogénéisation et des données de présence-absence d'espèces

Hypothèse : Les espèces spécialistes subissent négativement l'impact de la perturbation. Les espèces généralistes, au contraire, profitent de l'urbanisation.

Prédiction : La richesse et la dynamique relative des espèces spécialistes et non-spécialistes au sein d'un même site sont fortement influencées par l'intensité du niveau d'urbanisation du paysage. En particulier, la proportion d'espèces généralistes dans une communauté augmente en fonction de l'urbanisation. Les espèces spécialistes sont également plus instables dans les paysages où l'urbanisation récente a été forte.

Méthode : J'utilise une liste d'espèces classifiant chaque espèce a priori comme appartenant au groupe spécialiste ou non-spécialiste. Cette liste sert de référence pour calculer la richesse relative et la stabilité des deux groupes, en tenant compte de la différence de probabilité de détection entre espèces (Technique 2, p. 69). Je vérifie dans un premier temps que ce regroupement n'induit pas d'autocorrélation taxonomique (Technique 4, p. 71). Les carrés STOC utilisés ont été suivis au moins deux ans pendant la période 2001-2005. La stabilité relative des communautés est mesurée en estimant les taux d'extinction et de turnover locaux des deux groupes d'espèces (spécialistes et non-spécialistes). L'urbanisation étant une perturbation typiquement autocorrélée dans l'espace, l'autocorrélation spatiale est prise en compte dans les analyses (modèles mixtes, Technique 3, p. 70).

Résultats : L'urbanisation a augmenté en France de 27 % entre 1992 et 2002 et concerne tout le territoire (Figure 12a). La composition des communautés et la stabilité des espèces groupées en spécialistes et non-spécialistes sont fortement reliées à cette perturbation. En particulier, la proportion d'espèces généralistes augmente avec l'urbanisation (Figure 12b). De même, la stabilité relative des espèces spécialistes diminue là où l'urbanisation a été plus forte (Figure 12cd).

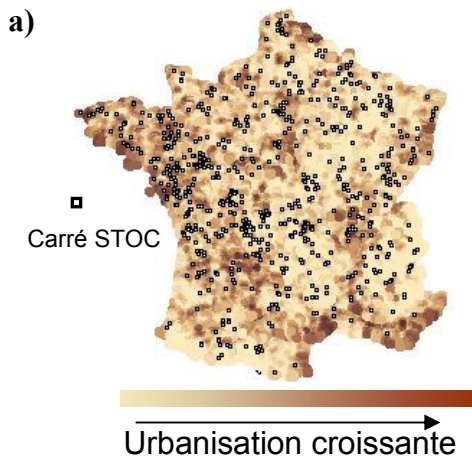
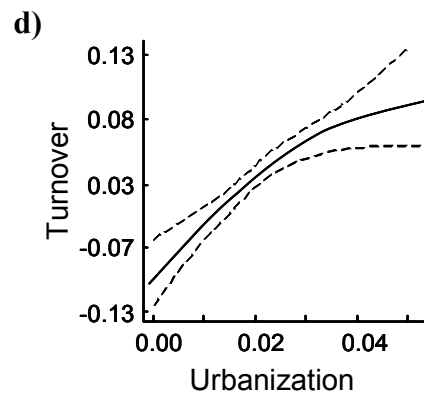
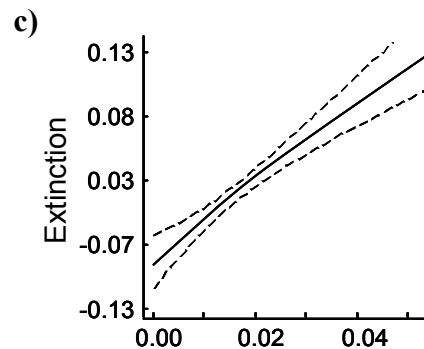
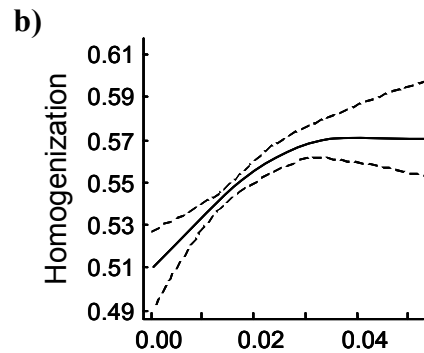


Figure 12. Étude de la réponse des communautés d'espèces spécialistes et généralistes en fonction de l'urbanisation. La carte a) représente le résultat de l'interpolation spatiale de l'urbanisation, quantifiée par la base TERUTI entre 1992 et 2002. Chaque carré STOC ($n=657$) représenté a été suivi au moins deux ans durant la période 2001-2005. Sur chaque carré un indice d'homogénéisation b) est calculé comme la proportion d'espèces généralistes dans la communauté, en corrigeant par la détectabilité des espèces.

La stabilité de chaque communauté est estimée grâce c) au taux d'extinction locale entre années et d) au turnover local. L'effet de l'urbanisation est testé sur la différence de ces taux entre les deux groupes (taux du groupe spécialiste moins taux du groupe généraliste)



Functional Homogenization Effect of Urbanization on Bird Communities

VINCENT DEVICTOR,*‡ ROMAIN JULLIARD,* DENIS COUVET,* ALEXANDRE LEE,†
AND FRÉDÉRIC JIGUET*

*CRBPO, UMR-5173-Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

†Laboratoire d'Analyse des Risques et de Gestion de l'Espace, ENITA de Bordeaux, 1 cours du général de Gaulle, CS 40201 - 33175, Gradignan, France

Abstract: *We studied the community richness and dynamics of birds in landscapes recently affected by urbanization to test the prediction that biotic communities living in degraded landscapes are increasingly composed of generalist species. We analyzed bird communities in 657 plots monitored by the French Breeding Bird Survey from 2001 to 2005, accounting for the probability of species detection and spatial autocorrelation. We used an independent land-cover program to assess urbanization intensity in each FBBS plot, from 1992 to 2002. We found that urbanization induced community homogenization and that populations of specialist species became increasingly unstable with increasing urbanization of the landscape. Our results emphasize that urbanization has a substantial impact on the spatial component of communities and highlight the destabilizing effect of urbanization on communities over time. These results illustrate that urbanization may be a strong driving force in functional community composition and that measuring community homogenization is a powerful tool in the assessment of the effects of landscape changes and thus aides sustainable urban planning.*

Keywords: breeding bird survey, community dynamics, community homogenization, habitat disturbance, probability of detection, species specialization, urbanization

Efecto de la Homogeneización Funcional de la Urbanización sobre Comunidades de Aves

Resumen: *Estudiamos la riqueza y dinámica de la comunidad de aves en paisajes afectados recientemente por la urbanización para probar la predicción de que las comunidades bióticas que viven en paisajes degradados están compuestas cada vez más por especies generalistas. Analizamos las comunidades de aves en 657 cuadrantes monitoreados por el Monitoreo de Aves Residentes de Francia (MARF) de 2001 a 2005, considerando la probabilidad de detección de las especies y la autocorrelación espacial. Utilizamos un programa independiente de cobertura de suelo para evaluar la intensidad de la urbanización en cada cuadrante MARF, de 1992 a 2005. Encontramos que la urbanización indujo la homogeneización de la comunidad y que las poblaciones de especies especialistas fueron más inestables a medida que incrementó la urbanización del paisaje. Nuestros resultados enfatizan que la urbanización tiene un impacto sustancial sobre los componentes espaciales de las comunidades y resaltan el efecto desestabilizador de la urbanización sobre las comunidades a largo plazo. Estos resultados ilustran que la urbanización puede ser una importante fuerza en la determinación de la composición de la comunidad funcional y que la medición de la homogeneización de la comunidad es una herramienta poderosa para la evaluación de los efectos de los cambios en el paisaje y, por lo tanto, ayuda a la planificación urbana sustentable.*

Palabras Clave: dinámica de la comunidad, especialización de especies, homogeneización de la comunidad, monitoreo de aves residentes, perturbación del hábitat, urbanización

‡email devictor@mnhn.fr

Paper submitted May 3, 2006; revised manuscript accepted November 29, 2006.

Introduction

Measuring whether and how communities differ in or shift among species composition and diversity is crucial for predicting the consequences of habitat loss and environmental degradation. Nevertheless, the effects of disturbance on species may differ strongly according to the particular disturbance measured, its intensity in space and time, as well as the species considered (Newmark 2006). Human-generated environmental disturbances are often considered only in terms of the species that are affected negatively, yet any given perturbation will likely benefit at least some species (McKinney & Lockwood 1999). In this respect the specialist-generalist concept is relevant in assessing how and which species are affected in communities subjected to human disturbance (Kithahara et al. 2000). Indeed, habitat specialist species are theoretically expected to be highly sensitive to habitat loss or perturbation, whereas generalist species should be less affected or could even benefit from the local disappearance of specialists (Owens & Bennett 2000; Marvier et al. 2004; Julliard et al. 2006). Therefore, in considering the comprehensive ensemble of species, several authors have recently focused on the process leading to the replacement of many specialist species by a few generalist species. This phenomenon, so-called functional homogenization, is generally quantified as a spatial increase in community similarity over time (Olden & Poff 2004; Olden 2006).

Among the large-scale perturbations that may profoundly influence communities' fates, urbanization is considered the most severe and is occurring unchecked worldwide (Vitousek et al. 1997; Pauchard et al. 2006). Urbanization is generally accompanied by many activities and settlements that dramatically affect the abundance and diversity of species (Chace & Walsh 2006). Urbanization includes the replacement of any habitat with built-up features and the development of human-related infrastructures (e.g., roads, railways, gardens). This process is complex and scale-dependent (Blair 2004), rendering the generalization of particular findings difficult (Clergeau et al. 2006). That urbanization is a major cause of biotic homogenization has been highlighted recently (McKinney 2006; Smart et al. 2006). Nevertheless, most of the ecological mechanisms involved in natural communities facing such large-scale perturbations remain unclear.

In particular, communities' fates in human-degraded environments have generally been investigated using static variables, such as the size of residual fragments after habitat destruction and fragmentation (Crooks et al. 2004), whereas explicit consideration of the dynamic processes associated with large-scale perturbations has been rare. Yet local landscape change can only be comprehended when it is considered in its general geographical context and with all its related dynamics. Patterns of change are different for the countryside near major

cities, metropolitan villages, and remote rural villages; thus, communities are not affected with the same rapidity (Antrop 2004).

Similarly, as habitats undergo human-induced fragmentation, it is important to investigate associated changes in species diversity and community similarity, not only in space, but also over time (Boulinier et al. 1998a; Tworek 2003; Marzluff 2005; Newmark 2006). For instance, changes in landscape structure, such as an increase in urban patches, alter the ability of some organisms to disperse. This leads to the prediction that communities composed of species with specific habitat requirements should have higher local extinction and turnover rates, whereas widespread and broadly tolerant species should, on the contrary, benefit from landscape disturbance and demonstrate higher stability (Dall & Cuthill 1997; Krauss et al. 2003). To our knowledge, these predictions have not been supported empirically in communities facing urbanization.

To examine these predictions, data from large-scale monitoring programs may be useful as long as the sampling process allows one to account for potential biases. In particular, two shortcomings of monitoring design have been discussed (Yoccoz et al. 2001; Newmark 2006), but are often ignored. First, comparisons across species are often invalid because different species have different detection probabilities (Thompson 2002; Buckland et al. 2005). This bias is well addressed by the capture-recapture framework through the use of appropriate estimators that account for heterogeneity in species detectability for both animal (Boulinier et al. 1998b; Nichols et al. 1998a, b; Hines et al. 1999) and plant surveys (Kéry 2004). Second, large-scale data sets generally have a clear spatial structure that induces spatial autocorrelation in ecological variables (Carroll & Pearson 2000; Selmi & Boulinier 2001). In these cases species richness and composition measured in each community may be influenced by distance between samples so that the monitored plots are not independent replicates (Selmi et al. 2002). This spatial structure can mask or enhance relationships among biological responses and explanatory variables and may, as a result, lead to identification of false relationships (Liebhold & Gurevitch 2002). In disturbed or built-up landscapes, spatial structure may be particularly important because the composition and richness of a given community are often related to its distance from human infrastructure and the fact that urbanization is generally not randomly distributed.

We tested the hypothesis that strong habitat perturbation induced by urbanization increases homogenization of communities and temporal instability of specialist species. We tested these two predictions on data from the French Breeding Bird Survey (FBBS), which accounts for detection probability and spatial dependence among the plots. The use of bird data is particularly useful because

birds are one of the best-studied classes of organisms and exhibit a diverse range of ecological functions (Seker-cioglu 2006).

Methods

Data Collection

The FBBS, initiated in France in 2001, is conducted by skilled volunteer ornithologists who count birds under the same protocol. The survey consists of a standardized survey of more than 1000 2×2 km plots selected from a national grid of 136,501 possible plots. A given plot is randomly selected within a fixed 10-km-radius circle of a locality proposed by the observer (i.e., 1 plot is randomly selected among 80 possible plots). Such random selection ensures that varied habitats are surveyed (including farmland, forest, suburbs, and cities).

The data for a given point count are validated if the plot is monitored by the same observer twice in the spring, once before and once after 8 May, with 4–6 weeks between sampling events. These counts are repeated on approximately the same date (± 7 days) each year. This double sampling is carried out to detect both early and late-breeding species. Each observer conducts 10-point counts within the 2×2 km plot and records every individual seen or heard within 5 minutes exactly. The survey must start at the same time of the day (± 15 minutes within 1–4 hours after sunrise). In addition, the 10-point counts must be fixed, monitored in the same order, be at least 300 m apart, and be distributed evenly across habitats by the observer.

Each plot is therefore randomly selected, but the 10-point counts are chosen by the observer according to the relative landscape composition within the 2×2 km plot and to each plot's accessibility. The same observer monitors the same points following this protocol each year.

Species Selection

Each of the species detected in the FBBS was classified as either a specialist or nonspecialist (Table 1). We based this classification on the species classification by Gregory et al. (2005), which was built to calculate Pan-European common bird indicators. This European classification categorizes 48 species as specialists or nonspecialists and was based on the *European Breeding Bird Atlas* (Hagemeijer & Blair 1997), *Birds in Europe* (Tucker & Heath 1994), and national BBS coordinators' assessments of the proportion of each species' national population breeding in a given habitat type (farmland, woodland, park and garden). Among the 48 species, 22 and 28 species were, respectively, classified as nonspecialist and specialist species at the European level.

To establish a similar list in France, we excluded 2 species among the 22 classified as nonspecialist at the European level because they were too rare to be reliably monitored by the FBBS (*Anthene noctua*, *Emberiza schoeniclus*). We then selected 20 specialist species to ensure that the specialist and nonspecialist species group included the same number of species. We determined the proportion of each specialist species' population that occurs in farmland, woodland, or park and garden in France.

A species was considered a specialist for a given habitat type if its relative density was higher in this habitat than in others. We ranked species according to the difference in their relative density for a given habitat and other habitats and excluded the six species for which this difference was the lowest. In doing so, we excluded, among the 26 species classified as specialist at the European level, the 6 species that had the lowest preference for a given habitat type (*Muscicapa striata*, *Streptopelia turtur*, *Sturnus vulgaris*, *Sylvia atricapilla*, *Sylvia communis*, *Troglodytes troglodytes*).

Community Richness and Dynamic Estimates

To estimate species richness and community dynamic parameters while taking species-detection probability into account, we considered the 10 FBBS point counts within each plot as local sampling replicates of the community within the geographical unit (i.e., the 4 km² FBBS plot). The matrix of presence and absence of detected species over the 10 sampling units was processed from the combination of the two sampling events (a species was considered present if detected on at least one sampling event) for each of the 20 specialist species and 20 nonspecialist species. Estimation of community-dynamic parameters followed the methods for estimation of temporal variation in species richness, local turnover, and extinction rates when not all species are detected (Nichols et al. 1998a). These estimations, based on capture–recapture models, were made in the program COMDYN (Hines et al. 1999). This program was specifically built to compute species richness and parameters of community dynamics and thus to account for heterogeneity in species' detectability (model Mh and the associated jackknife estimator). This model was the most frequently selected for estimation of bird-community species' richness (Boulinier et al. 1998b) and the most relevant for use with the FBBS under heterogeneous sampling conditions (Jiguet et al. 2005). In FBBS plots where few species were recorded, probability of detection was poorly estimated and led to unreliable estimates of richness and dynamic parameters. Thus, to make the capture–recapture model perform adequately, we retained FBBS plots monitored for at least 2 years during 2001–2005 and in which at least six species of each community were detected each year. We analyzed the 657 BBS plots that fulfilled these conditions (Fig. 1).

Table 1. Specialization and major natural-history traits for the 40 bird species examined in this study of the homogenization effects of urbanization.*

| Common name | Scientific name | Specialization category | Diet | Nesting place | Migration status | Breeding habitat |
|--------------------------|--------------------------------|-------------------------|------|---------------|------------------|------------------|
| Long-tailed Tit | <i>Aegithalos caudatus</i> | S | I | C | 1 | W |
| Skylark | <i>Alauda arvensis</i> | S | O | G | 1 | F |
| Tree Pipit | <i>Anthus trivialis</i> | S | I | G | 2 | W |
| Linnet | <i>Carduelis cannabina</i> | S | G | G | 1 | F |
| Goldfinch | <i>Carduelis carduelis</i> | S | G | C | 1 | F |
| Quail | <i>Coturnix coturnix</i> | S | O | G | 2 | F |
| Yellowhammer | <i>Emberiza citrinella</i> | S | O | G | 1 | F |
| Jay | <i>Garrulus glandarius</i> | S | O | C | 1 | W |
| Red-backed Shrike | <i>Lanius collurio</i> | S | I | C | 2 | F |
| Corn Bunting | <i>Emberiza calandra</i> | S | O | G | 1 | F |
| Coal Tit | <i>Parus ater</i> | S | O | C | 1 | W |
| Tree Sparrow | <i>Passer montanus</i> | S | O | C | 1 | F |
| Common Redstart | <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | S | I | C | 2 | W |
| Chiffchaff | <i>Phylloscopus collybita</i> | S | I | G | 2 | W |
| Dunnock | <i>Prunella modularis</i> | S | I | G | 1 | W |
| Goldcrest | <i>Regulus regulus</i> | S | I | C | 1 | W |
| Whinchat | <i>Saxicola rubetra</i> | S | I | G | 2 | F |
| Song Thrush | <i>Turdus philomelos</i> | S | O | C | 1 | W |
| Mistle Thrush | <i>Turdus viscivorus</i> | S | O | C | 1 | W |
| Lapwing | <i>Vanellus vanellus</i> | S | I | C | 1 | F |
| Sparrowhawk | <i>Accipiter nisus</i> | NS | R | C | 1 | W |
| Buzzard | <i>Buteo buteo</i> | NS | R | C | 1 | W |
| Greenfinch | <i>Carduelis chloris</i> | NS | G | C | 1 | W |
| Woodpigeon | <i>Columba palumbus</i> | NS | G | C | 1 | F |
| Carrion Crow | <i>Corvus corone</i> | NS | O | C | 1 | F |
| Jackdaw | <i>Corvus monedula</i> | NS | O | C | 1 | F |
| Great-spotted Woodpecker | <i>Dendrocopos major</i> | NS | O | C | 1 | W |
| Robin | <i>Erithacus rubecula</i> | NS | I | G | 1 | W |
| Hobby | <i>Falco subbuteo</i> | NS | R | C | 2 | F |
| Kestrel | <i>Falco tinnunculus</i> | NS | R | C | 1 | F |
| Chaffinch | <i>Fringilla coelebs</i> | NS | O | C | 1 | W |
| Swallow | <i>Hirundo rustica</i> | NS | I | C | 2 | F |
| Wryneck | <i>Jynx torquilla</i> | NS | I | C | 2 | W |
| Yellow Wagtail | <i>Motacilla flava</i> | NS | I | G | 1 | F |
| Blue Tit | <i>Parus caeruleus</i> | NS | O | C | 1 | W |
| Great Tit | <i>Parus major</i> | NS | O | C | 1 | W |
| Willow Warbler | <i>Phylloscopus trochilus</i> | NS | I | G | 2 | W |
| Magpie | <i>Pica pica</i> | NS | O | C | 1 | F |
| Garden Warbler | <i>Sylvia borin</i> | NS | O | C | 2 | W |
| Blackbird | <i>Turdus merula</i> | NS | O | C | 1 | W |

*Key: S, specialist species; NS, nonspecialist species; I, insectivore; G, granivore; O, omnivore; R, raptor; C, canopy nester; G, ground nester; 1, short-distance migrant or resident; 2, long-distance migrant; W, woodland, park, or garden breeder; F, farmland breeder.

Community dynamics were characterized by two estimators that addressed changes in year-to-year community composition: the rate of local extinction and the rate of local turnover. The rate of local extinction between time t and $t + 1$ was computed as one minus the survival rate of local species, which was the proportion of species, among those detected at time t , that were estimated to still be present at time $t + 1$ (Nichols et al. 1998a; Boulinier et al. 2001). Similarly, the rate of local turnover was computed as the proportion of species at $t + 1$ estimated to be locally new since time t (Nichols et al. 1998a; Boulinier et al. 2001). Because this turnover rate was conditioned on the species still present at time $t + 1$, it was a function of both local extinction and colonization and reflected dis-

similarity between communities at t and $t + 1$. The measures used to describe community dynamics and richness were not independent; rather, they each focused on different but complementary aspects of the community.

Measuring Local Homogenization and Relative Community Stability

Biotic homogenization is multifaceted and can cause misleading interpretation if not clearly defined (Olden 2006). For instance, one widely used method of quantifying homogenization between communities is to calculate similarity indices (e.g., Jacard index) between communities (Kühn & Klotz 2006). Nevertheless, such indices have

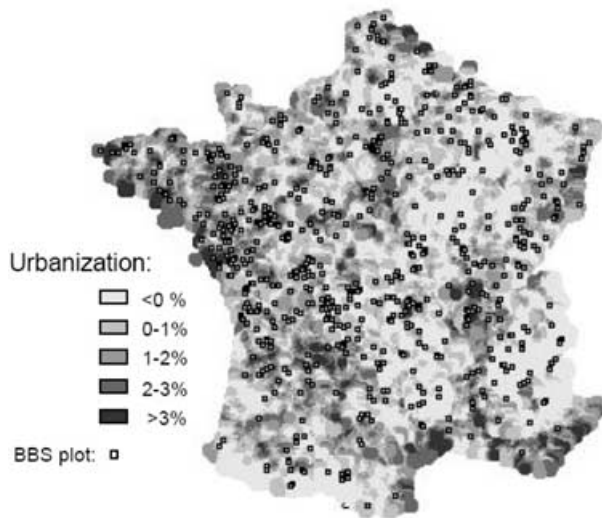


Figure 1. Spatial distribution of urbanization from 1992 to 2002 across France. Each dot represents a plot monitored at least 2 years between 2001 and 2005 by participants in the French Breeding Bird Survey ($n = 657$).

no explicit link with the identity or the ecological traits of species. We built a measure of the homogenization process with two explicit constraints. First, we sought an index of community homogenization that would measure the replacement of specialist species by generalist species. This homogenization index is a special case of functional homogenization (Olden 2006) and is expected to increase when urban-sensitive species are replaced by species better adapted to human environments. Second, we wanted a measure that would be easy to employ in monitoring programs. Estimates of richness obtained for generalist and specialist communities for a given year in a given FBBS plot were considered as paired observations (Doherty et al. 2003). Thus, we computed the homogenization index (\hat{H}) in each FBBS plot each year as the proportion of generalist species (g):

$$\hat{H} = \frac{\hat{S}_g}{\hat{S}_g + \hat{S}_s}, \quad (1)$$

where \hat{S}_g and \hat{S}_s were respectively estimates of specialists and generalists species richness (provided by COM-DYN). This calculation accounted for variation in species detectability.

The relative stability (\hat{E}) of specialist species within each community was computed each year as the difference in local extinction rates between specialist and generalist communities for each FBBS plot:

$$\hat{E} = \hat{E}_s - \hat{E}_g, \quad (2)$$

where \hat{E}_s and \hat{E}_g were respectively estimates of local extinction rates of specialist and generalist species. Finally,

we computed the difference in local turnover rate estimates, \hat{T} between specialists and generalists. We then averaged each parameter (\hat{H} , \hat{E} , and \hat{T}) for each plot over the study period.

Indicators of Landscape Dynamics

France has developed TERUTI, a program specifically designed to estimate the change in land-use through space and time. TERUTI is a systematic survey of the entire country (including Corsica) that has 15,500 cells of 2×2 km squares. In each cell 36 sample points are regularly distributed 300 m from each other. Each point has been surveyed and characterized according to its physical characteristics among a standardized list. All urban features (e.g., parking area, cemetery, railway, highway) are grouped in one urban category. All other categories that contain all nonurban features are grouped in one nonurban category (Agreste 2003). Using this binary classification (urban and nonurban), we calculated the proportion of urban points in each TERUTI cell, both in 1992 and 2002 (in the 14,892 cells monitored in metropolitan France, i.e., excluding Corsica). We then calculated an urbanization index for each cell as the difference in the proportion of points classified as urban between 1992 and 2002. Negative urbanization could occur in a given cell if human settlements were removed between 1992 and 2002. This land-cover survey offered an excellent opportunity to examine variation in the fate of biodiversity because it incorporated quantitative estimates of large-scale landscape dynamics, rather than limiting analyses to a static gradient of urban density.

To assign an urbanization index to each FBBS plot, we used a kriging spatial interpolation model. Kriging modeled the spatial autocorrelation, which was then used to obtain unbiased predictions, thus providing the optimal variable interpolation at unsampled sites (Cressie 1993; Ashraf et al. 1997).

Farmland, forest, and urban settlements were likely to be affected by urbanization in different ways. For instance, we expected that urbanized habitats would contain more generalist species (McKinney 2006). Therefore, to control statistical analysis of the principal habitat type in each FBBS plot in 1992, we used CORINE land cover, which is a national georeferenced database that represents the entire country by means of contiguous polygons classified into four different land-cover categories (urban, farmland, forest, and wetland). We overlaid each FBBS square on this land-cover database and computed the sum of CORINE polygon areas. For each plot we considered the habitat category with the highest area score the principal habitat type for the plot. Each FBBS plot was thus classified as urban, farmland, forest, or wetland. The FBBS, CORINE, and TERUTI surveys were independent but had the same spatial resolution.

Data Analysis

We searched for potential relatedness among species induced by our species selection. This analysis was conducted to establish whether our homogenization measure was driven by particular traits shared by specific species. We used Moran's I statistic for each taxonomic level (genus, family, order) to test whether closely related taxa were more likely to be similarly classified as specialists (Lockwood et al. 2002). Then we compared the proportion of birds belonging to the specialist and nonspecialist groups sharing the same nesting preference (ground or canopy nesters), diet (predator, insectivorous, granivorous, and omnivorous), migration strategy (resident or short- or long-distance migrants), or the most usual breeding area (woodland, park and garden, or farmland area). We used a chi-square test and correction for continuity to make the latter comparisons.

We sought to determine whether community parameters (i.e., homogenization, difference in bird species turnover, and difference in extinction rate) were related to urbanization, controlling for habitat type (i.e., urbanization effect was tested but was adjusted for habitat as a factor), and accounting for spatial autocorrelation. We used generalized least-square (GLS) models that accommodated spatial dependence between FBBS plots. A GLS model is a linear-mixed model that allows specification of spatial dependence in the error associated with each sample estimate as a random effect and thus computation of appropriate least-square regression coefficients (Pinheiro & Douglas 2000). We conducted these GLS analyses in three steps. First, we used linear models that assumed no spatial structure between errors (we transformed homogenization to arc-sine square root so that homogenization in all analyses would meet assumptions of the parametric tests).

We used semivariograms of the standardized residuals of this previous analysis to investigate spatial autocorrelation structure. The semivariogram is a plot of the semivariance between residuals according to the distance between samples (Fortin et al. 2002). We selected the best-fitting semivariogram and the corresponding parameters (range and nugget) to model the spatial structure in a complete GLS model, with spatial structure as a random effect, habitat as a factor, and community parameter as a dependant variable.

To detect potential nonlinear relationships, we plotted previous regression models with global additive mixed model (GAMM), which is analogous to the GLMM, but can handle nonlinear data structures and nonmonotonic relationships between the response and explanatory variables (Guisan et al. 2002). In these plots urbanization was considered a smoothed term. Taxonomic autocorrelation, GLS and GAMM were completed respectively in the *ape*, *nlme*, and *mgcv* package of R statistical software (version 1.9.1., R Development Core Team 2004).

Results

Specialization was not autocorrelated at the family (Moran's $I = 0.06$, $p = 0.63$) or genus level ($I = -0.04$, $p = 0.95$). In other words, our specialization classification was not clustered according to these taxonomic levels. Taxonomic autocorrelation was positive at the order level ($I = 0.15$, $p = 0.01$), but this pattern was weakened by the highly skewed proportion of species belonging to the Passeriform order (31 species among 40). The proportion of raptors, insectivores, graminivores, and omnivores did not differ between specialist and nonspecialist species ($\chi^2 = 5.14$, 3 df, $p = 0.16$). The proportion of resident and long-distance migrant species did not differ among the two groups of species ($\chi^2 = 0$, 1 df, $p = 1$). Similarly, no strong difference occurred between the proportion of specialist and nonspecialist species that were ground or canopy nesters ($\chi^2 = 2.97$, 1 df, $p = 0.08$) or among species mostly breeding in farmland (or in nearby farm structures), woodland, or park and gardens ($\chi^2 = 0$, 1 df, $p = 1$). Thus, the generalist and specialist communities were similar with respect to a number of natural-history traits.

Urbanization throughout the country increased significantly between 1992 and 2002, with a mean difference of 0.0176 in the number of TERUTI sample points per cell that were classified as urban (95% CI 0.016–0.018). This difference represented a 25% increase in the surface of urban CORINE polygons across the entire country.

This increase in urbanization was not randomly distributed over a large spatial scale. A coarse gradient of positive urbanization from east to west was detected (Fig. 1). At a regional scale, urbanization mostly affected the areas around major cities and the Mediterranean coast.

As predicted, the habitat-controlled model that tested the relationship between homogenization and urbanization showed that more-homogenized communities were associated with more-urbanized landscapes (spatial model: $t_{653} = 3.74$, $p < 0.001$; Fig. 2a). The smoothed plot of this relationship was bounded: the proportion of generalist species increased with the intensity of urbanization but remained constant at the highest disturbance level.

The estimated richness of generalist species was on average 14.6 (0.35 SE) for a survey plot, whereas the estimated richness of specialist species was on average 12.5 (0.75 SE). On average, specialist species had a 54% higher annual extinction rate per survey plot (0.090, 0.003 SE) than generalist species (0.058, 0.002 SE), with a mean difference, specialist minus generalist, of 0.031. As predicted this difference increased with the intensity of urbanization ($t_{653} = 8.91$; $p < 0.0001$; Fig. 2b). Similarly, specialist species had on average a 63% higher local turnover rate per survey plot (0.085, 0.003 SE) than generalist species (0.052, 0.002 SE), with a mean difference, specialist minus generalist, of 0.033, and this difference also increased

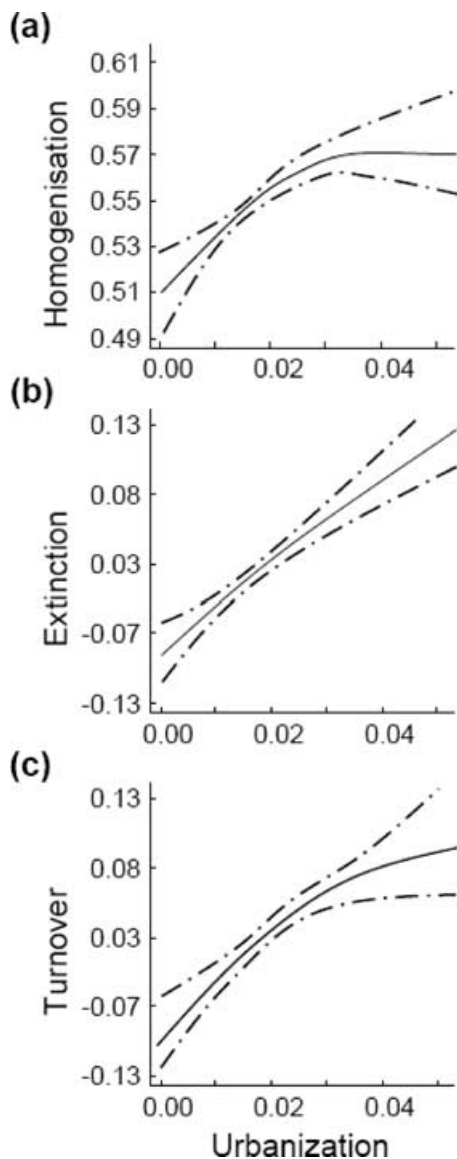


Figure 2. Smoothed relationships between bird community parameters and urbanization. (a) Relationship between homogenization (proportion of generalist species) computed on each FBBS plot from 2001 to 2005 and recent disturbance induced by urbanization, measured between 1992 and 2002 (with standard error limits in dashed lines). The same relationship is plotted for (b) mean local extinction rate difference (specialist minus generalist) and (c) mean local turnover rate difference (specialist minus generalist). All plots were drawn with global additive mixed models.

with the intensity of urbanization ($t_{653} = 8.14$; $p < 0.001$; Fig. 2c).

The estimated probability of detecting species (detectability) was higher for generalist species than for specialist species (respectively 0.85 ± 0.004 SE and $0.80 \pm$

0.005 SE; paired t test: $t_{656} = 7.88$; $p < 0.0001$). Generalist species occurred in higher proportions than specialists. On average, bird communities were comprised of 56% generalist and 44% specialist species ($t_{657} = 147.3$ $p < 0.0001$).

Discussion

Urbanization significantly increased (+1.7%) in France between 1992 and 2002. If this increase seems relatively small in terms of metropolitan France's total land surface, because about 7% of the area of France (38,014 km² out of 549 192 km²) was composed of urban settlements in 1992, it represents in fact a 28% increase in terms of urbanized habitats. Moreover, our results showed that urbanization was widespread throughout the country. In fact, even if urbanization used to be typically restricted to the surroundings of cities, it now also affects rural settings (Antrop 2004).

Such perturbation was expected to affect communities differently according to the species considered because environments with higher variability are expected to favor generalist species, whereas specialist species should be favored in relatively constant environments (Futuyma & Moreno 1988; Jonsen & Fahrig 1997; Marvier et al. 2004). Accordingly, we found that functional homogenization was positively linked with community urbanization. This relationship was bounded, suggesting that the highest urbanization level communities were mainly composed of ubiquitous generalist species and that, at this stage, the relative specialist-generalist composition remained constant. Furthermore, specialist species had lower detection probability than generalist species. This result underlines the need to account for the fact that probability of detection could vary among species when examining the impact of landscape disturbance on communities (Newmark 2006). If our species classification had resulted in the grouping of species sharing the same specific trait, other confounding factors could have led to such patterns. Nevertheless, we found no evidence of a strong relatedness among species either induced by taxonomic autocorrelation or by major natural-history traits. We are confident therefore that our homogenization measure reflected species sensitivity to urbanization based on their ability or inability to thrive in degraded landscapes.

Specialist species had significantly higher local extinction and turnover rates than generalist species, suggesting that specialist species were more inclined to local extinction followed by recolonization. This pattern could be expected if, for example, the designation of specialist and nonspecialist species were only a function of apparent general abundance patterns and no further consideration had been paid to detectability issues. Indeed, species with lower densities are expected to experience higher levels of local extinction (Hanski, 1999). Thus, we stress that the

dynamic estimates accounted for variation in detectability among species and thus accounted for such difference among communities.

Yet, the extinction-rate estimator was based on the number of species detected at time $t + 1$ that were already detected previously. If these species were more detectable at time t (e.g., because individuals within those species were more abundant), these species are likely to be more detectable the following year (Nichols et al. 1998a). This could induce an additional hidden bias in extinction rates, leading toward lower values, despite the use of the capture-recapture model. In our particular case this bias could be a problem if, for instance, generalist species were systematically more abundant than specialist species, which could induce a systematic underestimation of extinction rates for generalist species. This bias was recently studied empirically (Alpizar-Jara et al. 2004) and with simulation models (Jenouvrier & Boulinier 2006). Results from these studies showed that this bias was very weak and that the capture-recapture methodology designed to account for heterogeneity in species-detection probability was performing well, even in cases of covariance between species detectability and probability of local extinction.

Contrasts in dynamic parameters between specialist and nonspecialist species are thus likely to be based on ecological response of communities to environmental disturbance. In a constant environment one may expect that specialist species will have higher fitness in their specific habitats. Therefore, a specialist species present in a habitat a given year, on average, should have a higher probability of being detected in the same habitat the following year. This high probability of detection means that change in dynamic parameters should be low for specialist species at the community level. Nevertheless, our results showed that the environment was not constant and was strongly affected by urbanization. Therefore, we believe our results regarding changing environmental parameters support the hypothesis that, in the context of current global changes, specialist species are more at risk than generalist species (Julliard et al. 2004). The positive relationship we found between local extinction and turnover rates of specialist species and increasing urbanization supports this conclusion. These results also support the idea that because generalist species use various habitat types in the landscape matrix, they are less at risk than species that are more dependent on one or a few habitat types (Brouat et al. 2004).

We assessed community homogenization and the relative temporal stability of specialist versus nonspecialist species over a short time span (2001–2005). This time span did not match our measure of landscape urbanization (1992–2002). Although the impact of ecological perturbations is usually detectable over longer time periods (Newmark 2006), urbanization dramatically modifies

landscapes in ways that often greatly exceed forest disturbance or changes in farmland practices. Land modifications induced by urbanization are long term and intensify with time so that there is generally no opportunity for successional recovery (McKinney 2006; Marzluff & Ewing 2001). Therefore, it is likely that the immediate effect of urbanization on communities is strong but that the full effects of this disturbance can be subjected to time lags of several years. Our classification of species as specialist or nonspecialist illustrated the effects of urbanization, even in short time lags.

Variables other than specialization, such as body mass, are good predictors of potential responses to human disturbance across species (Blumstein et al. 2005), and different species are vulnerable to different risks (Owens & Bennett 2000). For instance, predators are generally more vulnerable to perturbation than herbivores. McGill et al. (2006) emphasize the relevance of using functional trait measures in community ecology. We suggest that grouping species a priori according to a specific trait that is expected to be sensitive to environmental disturbance could provide valuable community metrics to test scientific predictions.

Our results showed that dynamic parameters reflecting community stability are worth considering and that urbanization likely leads to both a larger spatial distribution of generalist communities and an increase in specialist instability over time. The homogenization measure we used has the great advantage of being calculable with presence-absence data and therefore being available for existing monitoring programs. A more quantitative measure of species' specialization, based on species density across habitats, was recently proposed (Julliard et al. 2006). Such a quantitative measure was shown to be highly valuable in quantifying the spatial segregation of bird species and could enable refinement of the quantitative link between homogenization and urbanization.

Finally, because urbanization was not randomly distributed in space, we suggest that the use of spatial models may be crucial in community-pattern investigations (Legendre 1993; Selmi et al. 2002; Heikkinen et al. 2004). Indeed, when considering ecological processes in which landscape disturbance is likely to be correlated spatially and where dispersal processes are expected to explain some of the observed pattern, accounting for spatial autocorrelation may be more statistically appropriate and ecologically meaningful (Selmi & Boulinier 2001).

Management Implications

Decision makers need clear information about the driving forces shaping community composition in space and time (Balmford et al. 2005). Our results support the hypothesis that urbanization leads to the replacement of specialist species by more generalist species within communities

(McKinney 2006) and a relative decrease in specialists' temporal stability. McKinney and Lockwood (1999) stress the importance of identifying present-day patterns of biotic homogenization for establishing proactive conservation planning. Our results suggest that using presence-absence data from large-scale monitoring programs could be a useful tool with which to derive trends of biotic homogenization and to provide a simple quantification of how biodiversity and human activities interact. Moreover, to be effective, conservation planning must be based on information derived from well-designed studies along the entire spectrum of land uses, from wilderness to the places where people live and work (Miller & Hobbes 2002). Similar assessments of functional homogenization are already possible at a wide array of scales in many countries, where such data sources are now available for animal and for plant species (Smart et al. 2006).

Homogenization is one of the most prominent forms of biotic impoverishment worldwide and is likely to cause negative genetic, functional, and evolutionary impacts on communities (Olden et al. 2004). Our results showed that this symptom of biodiversity loss is perceptible when considering common species. Landscape and urban planning should therefore encompass the protection of mainstream specialist species and not be limited to rare and endangered native species. The concept, vision, values, and utility of rural land is nowadays largely defined by people living and working in the city (Antrop 2004). Considering how urban-sprawl effects vary across species in future urban planning could help in the development of simple guidelines for more-sustainable urban development. In particular, specialist species are expected to have higher fitness than generalists in stable environments. The simple protection of nonurban areas within the urbanized landscapes should counterbalance the colonization of human-altered landscapes by generalist species. Moreover because specialist species are expected to be more limited by dispersal abilities than generalists (Krauss et al. 2003; Marvier et al. 2004), connection among nonurban patches within the urbanized matrix should also help prevent local extinction of specialist species.

Management of landscape changes, including the new complex and urbanized ones, is urgently needed, and conservation planning must specifically address the issue of human settlement to underline the value of unprotected lands for nature conservation (Miller & Hobbes 2002). Assessing whether the protection of several aspects of traditional landscapes (e.g., in regional nature parks in France) where human pressure is high is effective in limiting community homogenization should be a promising step forward. Because human infrastructures are threatening biodiversity worldwide and will increase in the future, conservation biologists should enlarge the scope of their investigations to nature in the areas where people live.

Acknowledgments

We are grateful to E. Main, three anonymous referees, and S. Tainer for comments and suggestions that greatly improved the manuscript. We greatly thank the hundreds of volunteers who took part in the national breeding bird survey to whom this paper is dedicated (STOC EPS program). This work was supported by the Institut Français pour la Biodiversité (IFB), the Institut National de Recherche Agronomique (INRA), and the National Center for Scientific Research (CNRS). The Institut Français de l'Environnement (IFEN) generously provided the Corine Land Cover database for France.

Literature Cited

- Agreste. 2003. Indicateurs paysagers élaborés à partir de l'enquête sur l'utilisation du territoire (TERUTI). Technical report N-151. SCEES, Paris.
- Alpizar-Jara, R., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. R. Sauer, K. H. Pollock, and C. S. Rosenberry. 2004. The relationship between species detection probability and local extinction probability. *Oecologia* **141**:652-660.
- Antrop, M. 2004. Landscape change and the urbanization process in Europe. *Landscape and Urban Planning* **67**:9.
- Ashraf, M., J. C. Loftis, and K. G. Hubbard. 1997. Application of geostatistics to evaluate partial weather station. *Agriculture and Forest Meteorology* **84**:255-271.
- Balmford, A., P. Crane, A. Dobson, R. E. Green, and G. M. Mace. 2005. The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **360**:221-228.
- Blair, R. 2004. The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and Society* **9**: Available from <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss5/art2/>.
- Blumstein, D. T., E. Fernandez-Juricic, P. A. Zollner, and S. C. Garity. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* **42**:943-953.
- Boulinier, T., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. R. Sauer, C. H. Flather, and K. H. Pollock. 1998a. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science* **95**:7497-7501.
- Boulinier, T., J. D. Nichols, J. R. Sauer, J. E. Hines, and K. H. Pollock. 1998b. Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* **79**:1018-1028.
- Boulinier, T., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. R. Sauer, C. H. Flather, and K. H. Pollock. 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* **82**:1159-1169.
- Brouat, C., H. Chevallier, S. Meusnier, T. Noblecourt, and J.-Y. Rasplus. 2004. Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist *Carabus* species. *Molecular Ecology* **13**:1815-1826.
- Buckland, S. T., A. E. Magurran, R. E. Green, and R. M. Fewster. 2005. Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **360**:243-254.
- Carroll, S. S., and D. L. Pearson. 2000. Detecting and modeling spatial and temporal dependence in conservation biology. *Conservation Biology* **14**:1893-1897.
- Chace, J. F., and J. J. Walsh. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* **74**:46-49.
- Clergeau, P., S. Croci, J. Jokimäki, K.-J. Marja-Liisa, and M. Dinettic. 2006.

- Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation* **127**:336–344.
- Cressie, N. 1993. *Statistics for spatial data*. Revised edition. John Wiley & Sons, New York.
- Crooks, K. R., A. V. Suarez, and D. T. Bolger. 2004. Avian assemblage along a gradient of urbanization in a highly fragmented landscape. *Biological Conservation* **115**:451–462.
- Dall, S. R. X., and I. C. Cuthill. 1997. The information costs of generalism. *Oikos* **80**:197–202.
- Doherty, P. F. J., G. Sorci, J. A. Royle, E. J. Hines, J. D. Nichols, and T. Boulinier. 2003. Sexual selection affects local extinction and turnover in bird communities. *Proceeding National Academy of Science* **100**:5858–5862.
- Fortin, M.-J., M. R. T. Dale, and J. ver Hoef. 2002. Spatial analysis in ecology. Pages 2051–2058 in A. H. El-Shaarawi and W. W. Piegorsch, editors. *Encyclopedia of environmetrics*. Chichester, United Kingdom.
- Futuyma, D. J., and G. Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematic* **19**:207–233.
- Gregory, R. D., A. van Strien, P. Vorisek, A. W. G. Meyling, D. G. Noble, R. P. B. Foppen, and D. W. Gibbons. 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **360**:269–288.
- Guisan, A., T. C. Edwards, and J. T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distribution: setting the scene. *Ecological Modelling* **157**:89–100.
- Hagemeijer, E. J., and J. M. Blair. 1997. *The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance*. Poyser, London.
- Hanski, I. K. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, R. Virkkala, and K. Rainio. 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology* **41**:824–835.
- Hines, J. E., T. Boulinier, J. D. Nichols, J. R. Sauer, and K. H. Pollock. 1999. COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study* **46**:209–217.
- Jenouvrier, S. and T. Boulinier. 2006. Estimation of local extinction rates when species detectability covaries with extinction probability: is it a problem? *Oikos* **113**:132–138.
- Jiguet, F., O. Renault, and A. Petiau. 2005. Estimating species richness with capture-recapture models in heterogeneous conditions: choice of model when sampling in heterogeneous conditions. *Bird Study* **52**:180–187.
- Jonsen, I. D., and L. Fahrig. 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* **12**:185–197.
- Julliard, R., F. Jiguet, and D. Couvet. 2004. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* **10**:148–154.
- Julliard, R., J. Clavel, V. Devictor, F. Jiguet, and D. Couvet. 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* **9**:1237–1244.
- Kéry, M. 2004. Extinction rate estimates for plant populations in re-visit studies: importance of detectability. *Conservation Biology* **18**:570–574.
- Kithahara, M., K. Sei, and K. Fujii. 2000. Patterns in the structure of grassland butterfly communities along a gradient of human disturbance analysis based on the generalist/specialist concept. *Population Ecology* **42**:135–144.
- Krauss, J., I. Steffan-Dewenter, and T. Tschardtke. 2003. Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia* **44**:591–602.
- Kühn, I., and S. Klotz. 2006. Urbanization and homogenization—comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* **127**:292–300.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**:1659–1673.
- Liebold, A. M., and J. Gurevitch. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* **25**:553–557.
- Lockwood, J. L., G. J. Russel, J. L. Gittleman, C. C. Daehler, M. L. McKinney, and A. Purvis. 2002. A metric for analysing taxonomic patterns of extinction risk. *Conservation Biology* **16**:1137–1142.
- McGill, B. J., B. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:178–185.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* **127**:247–260.
- McKinney, M. L., and J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:450–453.
- Marvier, M., P. Kareiva, and M. G. Neubert. 2004. Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis* **24**:869–878.
- Marzluff, J. M. 2005. Island biogeography for an urbanizing world: how extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes. *Urban Ecosystems* **8**:157–177.
- Marzluff, J. M., K. Ewing, 2001. Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restoration Ecology* **9**:280–292.
- Miller, J. R., and R. J. Hobbs. 2002. Conservation where people live and work. *Conservation Biology* **16**:330–337.
- Newmark, W. 2006. A 16-year study of forest disturbance and understory bird community structure and composition in Tanzania. *Conservation Biology* **20**:112–134.
- Nichols, J. D., T. Boulinier, J. E. Hines, K. H. Pollock, and J. R. Sauer. 1998a. Estimating rates of local species extinction, colonization, and turnover in animal communities. *Ecological Applications* **8**:1213–1225.
- Nichols, J. D., T. Boulinier, J. E. Hines, K. H. Pollock, and J. R. Sauer. 1998b. Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conservation Biology* **12**:1390–1398.
- Olden, J. D. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* **15**:113–120.
- Olden, J. D., and N. L. Poff. 2004. Clarifying biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:282–283.
- Olden, J. D., N. L. Poff, M. B. Douglas, M. E. Douglas, and K. D. Fausch. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:18–24.
- Owens, I. P. F., and P. M. Bennett. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceeding of the National Academy of Science* **97**:12144–12148.
- Pauchard, A., M. Aguayo, E. Peña, and R. Urrutia. 2006. Multiple effects of urbanization on the biodiversity of developing countries: the case of a fast-growing metropolitan area (Concepción, Chile). *Biological Conservation* **127**:272–281.
- Pinhero, J. C., and M. B. Douglas. 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer, New York.
- R Development Core Team. 2004. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available from <http://www.R-project.org> (accessed September 2006).
- Sekercioglu, Ç. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:464–471.
- Selmi, S., and T. Boulinier. 2001. Ecological biogeography of Southern Ocean islands: the importance of considering spatial issues. *The American Naturalist* **158**:426–437.
- Selmi, S., T. Boulinier, and R. Barbault. 2002. Richness and composition of oasis bird communities: spatial issues and species-area relationships. *The Auk* **119**:533–539.

- Smart, S. M., K. Thompson, R. H. Marrs, M. G. Le Duc, L. C. Maskell, and L. G. Firbank. 2006. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **273**:2659–2665.
- Thompson, W. L. 2002. Towards reliable bird surveys: accounting for individuals present but not detected. *The Auk* **119**:18–25.
- Tucker, G. M., and M. H. Heath. 1994. *Birds in Europe: their conservation status*. Birdlife International, Cambridge, United Kingdom.
- Tworek, S. 2003. Local extinction, colonisation and turnover rates of breeding birds in fragmented landscapes: differences between migratory guilds. *Ornis Fennica* **80**:49–62.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenko, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* **277**:494–499.
- Yoccoz, N. G., J. D. Nichols, and T. Boulinier. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:446–453.

J'ai pu montrer dans l'étude précédente qu'une simple dichotomie entre espèces spécialistes et non-spécialistes et l'utilisation de données de présence-absence permettait de caractériser de façon nette une réponse fonctionnelle des communautés à l'urbanisation. Dans ce processus, la perturbation était auto corrélée spatialement et la probabilité de détection était significativement différente entre les groupes.

L'urbanisation est l'une des activités les plus susceptibles de conduire à l'homogénéisation biotique. Une des raisons de ce fait tient dans son extrême uniformité : les villes sont des habitats très standardisés et sont construits pour répondre aux besoins de l'homme seulement. Ceci entraîne une similitude physique des villes à travers le monde : routes, gratte-ciels, résidences, banlieues sont devenus quasiment identiques. Les villes s'accroissent typiquement par accréation et leur effet d'homogénéisation s'étend de plus en plus (McKinney 2006).

La réponse des communautés envisagée dans l'étude précédente a été examinée en construisant deux groupes *a priori* sensibles à l'urbanisation. Chaque espèce était pour cela classée comme étant spécialiste ou non spécialiste. Cette approche permettait de travailler sur des groupes d'espèces, ce qui facilitait l'utilisation des méthodes de capture-recapture pour l'estimation des paramètres. L'information de présence-absence des espèces suffisait à réaliser cette étude. Le CSI que nous avons précédemment annoncé comme bon indicateur de biodiversité et qui utilisait un degré de spécialisation continu (SSI) et des données d'abondance apparaît donc comme simplifiable.

Mais les mesures d'homogénéisation fonctionnelle des communautés apportent-elles des informations différentes des autres mesures très largement utilisées comme la richesse ou la diversité ? Etonnamment, la sensibilité et la signification écologique des mesures réalisées à l'échelle des communautés ont été peu étudiées. Nous allons tenter dans l'étude suivante de tester le comportement de diverses mesures réalisées à l'échelle des communautés. Pour examiner ce problème, nous avons opté pour la flexibilité d'une approche par modélisation.

3. Généralisation : tester les mesures de réponse des communautés à la perturbation des paysages

Devictor, V. Robert, A. Disturbance impact on community richness, diversity and functional composition: a modelling approach. *Ecology Letters*. *Submitted*

Peu de travaux font état d'un *test de l'efficacité* des mesures écologiques ou d'une réflexion sur leur sens biologique. Pourtant, selon le problème posé, l'échelle spatiale considérée et ce qui est mesuré réellement, diverses quantités (qu'elles aient valeur d'indicateur ou d'indice) sont susceptibles d'être plus ou moins performantes. Par exemple, le temps de réponse des mesures de diversité est, dans certains cas, trop décalé par rapport aux perturbations du système (Helm *et al.* 2006). A l'échelle des communautés, nous avons mis en évidence l'intérêt d'utiliser d'autres mesures que la simple notion de *diversité*, en particulier, en considérant que les espèces ne sont pas équivalentes selon leur niveau de spécialisation. Dans le cas présent, nous avons donc cherché, avec un modèle très simple, à tester la sensibilité et la robustesse des indices de diversité classiques (richesse, indice de Shannon) relativement à des indices reflétant le degré de spécialisation des communautés (notamment le CSI). L'intégralité de cette approche est proposée dans les pages suivantes

Hypothèse : la sensibilité des mesures de diversité diffère en fonction du scénario de perturbation, de la probabilité de détection et de la qualité des données

Prédiction : Les indicateurs ne manifestent pas la même rapidité de réponse à la suite d'une perturbation. En particulier, la richesse spécifique est en retard par rapport à des indices basés sur l'abondance. L'augmentation de la variance inter-communautés dans le niveau de perturbation, permet la coexistence d'espèces spécialistes et généralistes dans la méta-communauté.

Méthode : Nous avons construit un modèle de métacommunauté espèce-centré. Le modèle mime un programme de suivi de biodiversité (de type STOC). Autrement dit, chaque communauté représente un réplikat d'une surface sur laquelle la biodiversité est suivie mais non explicitement modélisée (la France par exemple). Chaque espèce possède un caractère propre, assimilé à la spécialisation. Nous supposons également que les espèces ne sont pas également détectables. L'hypothèse forte du modèle est que le taux de croissance des espèces dans chaque communauté dépend de la perturbation et du niveau de spécialisation des espèces (Figure 13a). Plus précisément, les espèces spécialistes ont un taux de croissance négativement affecté par la perturbation. Nous testons dans un second temps la robustesse de la réponse du CSI à des qualités de données diverses.

Résultat : Les indicateurs non fonctionnels semblent moins sensibles à la perturbation et sont biaisés par l'hétérogénéité de la probabilité de détection (Figure 13b). Une augmentation de la variance inter-communautés a pour effet de permettre le maintien d'espèces spécialistes engendrant une augmentation du CSI alors que les indices de diversité diminuent. Un CSI peut être calculé avec différents types de données tout en restant sensible. Dans le cas où les données sont de type présence-absence et la spécialisation est un trait qualitatif, la probabilité de détection biaise la réponse du CSI vers des faibles valeurs.

Assessing how community indices perform following landscape disturbance: a meta-community modelling approach

Vincent Devictor, Alexandre Robert

UMR 5173 MNHN-CNRS-P6 'Conservation des espèces, restauration et suivi des populations',
Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

Running title: Community indices

Corresponding author: Alexandre Robert. arobert@mnhn.fr UMR 5173 MNHN-CNRS-P6
'Conservation des espèces, restauration et suivi des populations', Muséum National d'Histoire
Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France. Tel. +33-1-40795723

Word count: 7266

Summary

1. Many ecological indices are commonly used at the community level (e.g. species richness, diversity, or functional indices) to reflect the state of biodiversity but their sensitivity and robustness are actually rarely tested.
2. We developed a meta-community simulation model to assess how currently widely used community measures are able to reflect community changes following landscape disturbance. We examined how species richness, Shannon index, trends of particular subset of species or functional-trait indices based on each species specialization level, are influenced by different disturbance scenarios. We also focused on realistic field constraints by testing each index's robustness to heterogeneity in species detection and to different data quality (presence-absence or abundance).
3. We demonstrate that widely used indices such as species richness can show confusing trends and even provide misleading messages of communities' fate. We show that in many situations, a functional-trait approach is more robust and powerful in measuring communities' fate facing global changes.
4. Synthesis and applications: We show that variation in a community specialization index should reflect more rational and easily interpretable trends in the response of species to human-degraded landscapes. We set a flexible meta-community framework to assess community response to various types of disturbance. This approach is particularly suitable to handle monitoring data of any organism survey program.

Key words: Meta-community, biodiversity index, disturbance, 2010 target, stochastic modelling

Introduction

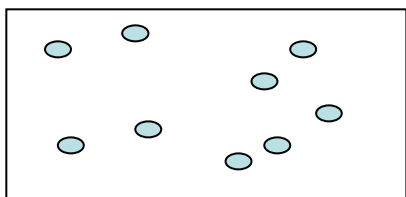
Measuring whether and how communities differ in or shift among species composition and diversity is crucial for predicting the consequences of habitat loss and environmental degradation. This issue was largely addressed by the current strong call to develop appropriate indices of biological diversity, particularly motivated by the recent commitment to achieve, by 2010, a significant reduction of the current biodiversity loss, which was endorsed by 190 countries (Balmford *et al.* 2005a). To date, the framework for assessing 2010 target progress is already drawn, and important scientific developments have brought essential insights about available indicators (Balmford *et al.* 2005b). However, while numerous recent empirical studies have focused on data availability and indicators computation, theoretical aspects of indicator reliability and validity have yet to be explored.

Obviously, biodiversity cannot be captured by a single number and no single index can encompass the sum of all biotic variation from the level of genes to ecosystem (Purvis & Hector 2000). Nevertheless, whatever does the indicator aim to indicate, its ability to link biodiversity loss and its causes is highly valuable and confers an interesting predictive power to the indicator. However, this property of biodiversity indicators is generally assumed but not tested.

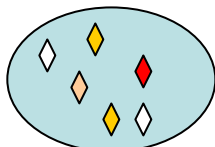
One way to develop indicators reflecting drivers of biodiversity loss is to explicitly account for ecological processes. For instance, the Marine Trophic Index is related to the food web, and provides interpretable trends by summarizing fisheries' impact on marine ecosystems (Pauly & Watson 2005). Concerning terrestrial organisms, the most promising of such biodiversity indicators so far is the abundance of particular subsets of species (e. g. farmland specialist bird species), inherited from common species monitoring programs (Gregory *et al.* 2005). Such species selection follows the logic that, as these species are more dependent to one or few habitat types, they should have a reduced fitness if these specific habitats are degraded. Consequently, the habitat degradation should *a priori* negatively influence the measured trends for these species. The farmland-bird indicator is, in this respect, particularly relevant because the negative

a)

Métacommunauté



Communauté (j)



Est caractérisée par un niveau de perturbation $D_{j(t)}$

◆ Espèce (i)

- Le nombre de migrants de l'espèce (IMM) dans chaque communauté dépend de la représentativité de l'espèce dans les autres communautés

- Chaque espèce est caractérisée par un niveau de spécialisation (SSI) et une probabilité de détection spécifique

- A un taux de croissance défini par: $r_{ij(t)} = r_{i0} \exp(-SSI_i \times D_{j(t)})$

- A une abondance locale définie par: $N_{ij(t+1)} = r_{ij(t)}(N_{ij(t)} + IMM_{ij(t)})$

b)

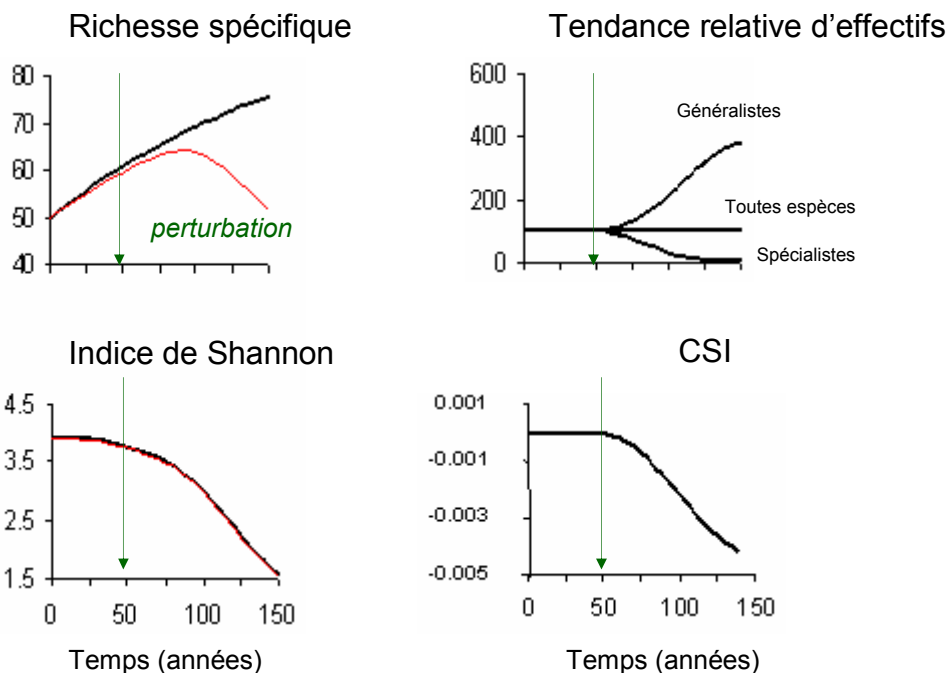


Figure 13. Réponse des communautés à une perturbation : approche par modélisation. Le modèle a) est de type île-continent et mime un échantillonnage de type STOC. b) Sensibilité des différents indices à la suite d'une perturbation déclenchée à $t=50$ ans. La courbe rouge correspond aux résultats obtenus en utilisant les données détectées et la courbe noire les données réelles. Ces courbes sont confondues dans le cas des indices faisant intervenir la spécialisation.

impacts of agriculture intensification on biodiversity have been supported by numerous empirical investigations (Krebs *et al.* 1999).

However, many other widely used indicators are not related to explicit ecological process and only reflect diversity at a given level of interest. At the community level, numerous ecological studies use species richness as a relevant variable of community state. However, predictions about how species richness is expected to increase or decrease following fragmentation and disturbance often differ according to the time-scale and the habitat considered (Lawton *et al.* 1998; Gonzales 2000; Helm, Hanski & Pärtel 2006). Other measures of diversity such as Shannon's diversity index are widely used although they are not inherited from ecological theory (Gorelick 2006). Because such diversity measures actually implicitly assume all species to be equally different and ignore the functional contribution of each species (Petchey, Hector & Gaston 2004), their meaning and sensitivity is somehow hypothetical.

More functional community measures should be more appropriate to shed light on ecological processes across scales and habitat types. To develop such a metric (which should not be dependent to particular species or habitat), the use of the specialist-generalist concept seems promising. Indeed, the global decline of specialist species now occurs worldwide (Olden *et al.* 2004) and results in functionally homogenized communities that are increasingly composed of generalist species (McKinney & Lockwood 1999). Moreover, the fact that specialist species are negatively affected by habitat disturbance is predicted by niche evolution theory (Futuyma & Moreno 1988; Marvier, Kareiva & Neubert 2004). Natural selection faces species with an evolutionary trade-off between specializing to perform a few activities well or generalizing to perform many fairly (Levins 1968). Functional biotic homogenization (i.e., the replacement of many specialized species with a diversity of specific traits by few generalist species sharing the same traits) is now perceived as a major symptom of biodiversity loss (Diaz 2006, Smart 2006). However, practical measures of this process are still hardly used in practice (Devictor *et al.* in

press) and empirical evidences linking anthropogenic processes and community composition and richness are still missing at large scale (but see La Sorte 2006).

Beyond the considerations of what and how species should be considered when building a specific community index, a necessary step is the examination of its robustness to realistic field constraints. For instance, an important methodological problem has been emphasized when using field data of animal or plant surveys, the so-called heterogeneity of species detection, which encompasses two aspects: (i) surveys generally do not allow detecting all individuals of a given species, which may lead to an underestimation of abundance or even species richness, (Royle & Nichols 2003); (ii) the fact that individuals are almost always not equally detectable across species, time or habitat. This latter effect on detection can induce biases in parameter estimations either at population (Kéry 2004; Royle 2004; Kéry 2005; Royle, Nichols & Kéry 2005), or at community level (Boulinier *et al.* 1998; Nichols *et al.* 1998a, b). Similarly, data quality is often much contrasted according to the biodiversity monitoring scheme or the population survey. In particular, presence-absence data is often the only available information. To our knowledge, how data quality and detection probability could impair the performance of various community indices has not yet been studied.

In this paper, we develop a meta-community model to test simple predictions linking community indices (richness, Shannon index, multi-species trends and functional homogenisation) to different levels and patterns of habitat disturbance. Second, we investigated to what extent community changes are accurately described by these indices when species detectability varies among species and when only presence-absence data are available. We further focused on the potential misleading representation of biodiversity's fate induced by the lack of these indices to properly reflect biodiversity changes.

Methods

Model structure

We developed a stochastic species-based model including three levels: population, community and meta-community. Each community was considered as a discrete patch occupied by individuals of different species from a limited regional pool made of 100 potential species. Each patch faced a given disturbance level (e.g. a forest fragmentation or an urban sprawl).

As most realistic community indices likely to be available in the near future will be based on existing databases and monitoring schemes (Balmford *et al.* 2005b), we paid particular attention to practical and field constraints during model development and implementation. Large scale monitoring programs are generally based on permanent discrete spatial sample points, where state variables of interest such as species richness, species diversity, biomass and population sizes are recorded each year (Yoccoz, Nichols & Boulinier 2001). To mimic real monitoring schemes, the model embodied 100 discrete patches that represented random samplings of biodiversity in a region of interest. These patches were supposed to be surrounded by an external matrix of habitat, which was not explicitly modelled. In doing so, each discrete patch represented a very small proportion of the overall habitat of the region. Hence, we assumed that patches were not directly connected by dispersal from each other. Instead, colonization events occurred in each patch according to the composition of the whole community (island continent type model). In other words, the colonization rate of a given species in a given community was assumed to be proportional to its abundance in the whole meta-community.

The model was basically implemented with a list of 100 distinct species distributed in the 100 discrete patches. Each species i was characterized by three variables (which were constant in time): First, each species was characterized by an intrinsic basic replacement rate r_{i0} , which was defined by $N_{i(t+1)} = r_{i0}N_{i(t)}$, in the absence of disturbance. We assumed that this rate was independent of the community location. Second, a specific functional trait I_i was attributed to

each species. As we wanted to build an index reflecting specialists and generalists' response to disturbance, we considered that this trait was a measure of species' specialization for a given resource (this measure can thus also be seen as a measure of niche width). Finally, each species had an intrinsic individual probability of detection u_i . These three variables were assumed independent from each other.

Each community j was characterised by two variables: its carrying capacity K_j (constant through time), and a parameter reflecting environmental disturbance $D_{j(t)}$ of the patch, which could vary through time. The global meta-community dynamics were described by a matrix $M_{ij(t)}$ giving the abundance of each species i in each community j at time t . Transition from t to $t+1$ was determined by the following processes (in order of occurrence): disturbance in each community, (re)colonisation of communities through dispersal, local growth of species in each community, and local community regulation. Full description of these processes is provided below.

Parameter initialization

At the species level, the intrinsic basic replacement rate r_{i0} was initialized for each species by drawing r_{i0} from a Normal distribution of mean r_0 and standard deviation sd_{r_0} . Similarly, the specialization level I_i species i was initialized by drawing I_i from a Normal distribution $N(I, sd_I)$. At the community level, we considered that species were not equally detectable. The individual probability of detection u_i of species i (which was treated as an intrinsic characteristic of the species, independent of abundance and location) was therefore drawn from a Beta distribution with expectation u and standard deviation sd_u . This parameter corresponded to the probability of detecting an individual of species i in a particular site given that this individual was present at that site.

The level of disturbance $D_{j(t)}$ of patch j was defined as a real number (negative or positive); At time zero, $D_{j(0)}$ in each patch j was thus stochastically drawn from a Normal distribution $N(0,$

0.01). The carrying capacity K_j of each patch j was initially drawn from a Poisson distribution of expectation K . In each community, on average, 50 species out of 100 were initially present (random Binomial draw). The initial population size $N_{ij(0)}$ of each species i initially present in a given community j was then drawn from a Poisson distribution of expectation N_0 .

Model implementation

At the community level, disturbance level in each community was assumed to increase linearly with time. Two parameters were used to define the temporal pattern of disturbance distributed in each community across the whole meta-community. ΔD represented the average level of increase (slope of linear increase), and $sd_{\Delta D}$ quantified the heterogeneity of disturbance level among communities. At time zero, for each community, ΔD_j was drawn from a Normal distribution $N(\Delta D, sd_{\Delta D})$. Then, the disturbance level of community j was computed in each time t such that $D_{j(t)} = \Delta D_j \cdot t + D_{j(0)}$.

At the species level, colonisation events reflected the arrival of individuals from the external matrix of habitat. The probability of local colonisation of a given species was assumed to be proportional to its representation in the whole meta-community. The probability of colonisation of species i to patch j at time t was thus given by $C_{ij(t)} = C[p_{i(t)}/p_{(t)}]$, where C was a fixed average annual colonisation probability, $p_{i(t)}$ was the rate of local presence of species i in the meta-community at time t (i.e., the proportion of communities where species i was present), and $p_{(t)}$ was the average rate of local presence of all species in the meta-community at time t . For each species, a colonisation event occurred or not, according to this probability $C_{ij(t)}$ (Bernoulli trial). If colonisation occurred, the number of immigrant individuals of each locally arriving species to each patch $IMM_{ij(t)}$ was determined by a Poisson drawing of expectation N_{col} (fixed to 10 in all presented results).

We assumed that disturbance negatively affected species growth rate and that the strength of this relationship was proportional to the specialization index of the species. In doing so, we

assumed that specialist species should be more influenced by disturbance than generalist species. This assumption is directly derived from niche ecological theory: more variable environments are expected to favour generalist species, whereas specialist species should be found in relatively constant environments (Futuyma & Moreno 1988; Kassen 2002; Marvier, Kareiva & Neubert 2004). Such link between disturbance and specialization was explicitly modelled through the effective annual replacement rate of each species i within a community j at time t . This rate was defined by: $r_{ij}(t) = r_{i0} \exp(-I_i D_{j(t)})$. Therefore, a value of null disturbance, corresponded to a situation in which the realized growth rate of each species was independent from its level of specialization.

The expectation of the local abundance of a given species (before regulation) was computed as: $N_{ij(t+1)} = r_{ij}(t) (N_{ij(t)} + IMM_{ij(t)})$. The local abundance was then given by a Poisson drawing of parameter $N_{ij(t+1)}$.

Finally, in each community j , the overall number of individuals (biomass) was limited by the local carrying capacity of the patch K_j . To do so, individuals were randomly drawn (independently of their species) and eliminated until the total number of individuals of the community equalled K_j .

Model outputs

We produced several outputs by running the meta-community model. We selected indices that were gradually more linked with functional traits of species within communities. We first considered species richness, or the number of species in a given community, and the Shannon-Wiener index (W), which measures how well abundance is distributed among species within a community. This index (W) was computed at the community level as:

$$W_j = - \sum_{i=1}^{Q_j} p_i \ln(p_i) ,$$

where p_i was the proportional abundance of species i and Q_j the species richness of the community j (Krebs 1989). Shannon's index and species richness measures are two (among

many) of biodiversity's facets, and are widely used directly or combined in more elaborated indices (Buckland 2005).

Second, we used an index based on multi-species population temporal trend. Such approach is currently used in many national indicators as well as at supra-national level (Gregory *et al.* 2005). The traditional approach is to extract species population trends of particular selected species (e.g., farmland birds) from monitoring schemes. The values of such trends are calculated assuming a reference value of 100 at time $t=0$. The purpose of such indicators is to summarize a temporal trend of indicator species during a monitored period. We computed such index based on each species' abundance in each community each year:

$$T_{ij}(t) = \frac{N_{ij}(t)}{N_{ij}(0)} * 100$$

We further focused either on the trend of all species T, the 25 more specialist (Ts) or the 25 more generalist (Tg) species.

Third, we sought for an index that properly reflects each species specialization within communities. To do so, we averaged specialization indices I_i of all individuals within each community. The Community Specialization Index was given by:

$$CSI_j = \frac{\sum_i^{Q_j} N_i I_i}{\sum_i^{Q_j} N_i},$$

This latter index was therefore directly linked to each specialization index (I_i) within the community.

Testing community indices robustness

We first sought if each community indices was affected by imperfect detectability. Indeed, individuals of a given species are likely to be not equally detected across habitats and time (Thompson 2002). However, the most important factor affecting the local detectability of a given species is its abundance, N , which induces heterogeneity in site-specific detection probabilities (Royle & Nichols 2003). For a given species i in a community j , we thus considered that the detected abundance A_{ij} was only dependent on the actual abundance N_{ij} , and on the individual probability detection of the species u_i . The value of $A_{ij(t)}$ was given by a Binomial drawing of parameters $N_{ij(t)}$ and u_i . This approach assumes that all individuals of the species i have identical detection probabilities. To test whether each community index was affected by species detectability, all model outputs were computed using the real local species abundances (N_{ij}) as well as the detected abundances $A_{ij(t)}$. In cases where $A_{ij(t)}=0$ despite that $N_{ij(t)}>0$, the model assumed that species i was not detected in community j at time t .

Changes in meta-community dynamics and community indices were investigated by using Monte Carlo simulations in which 5000 meta-community trajectories were drawn. Simulations were run over a fixed time horizon (100 years). In most cases we used these indices averaged over all communities.

Results

Indices sensitivity following disturbance

Variation in functional indices following an increase of disturbance (i. e., variation in CSI and standardized abundance of respectively specialists and generalists, T_s and T_g) is an obvious corollary of model assumptions. However, comparison of the magnitude and speed of each of these responses is likely to be informative. To test these indices properties, we examined their response to a simulated disturbance equally affecting all communities. The model was thus initialised at time zero assuming a zero degree of disturbance in each community (i.e., the relative intrinsic growth of species was normally distributed and independent of their degree of specialisation). After 50 years, we simulated an equal linear temporal increase of disturbance level in each community.

In this simple context, we found that community indices showed much contrasted responses. In particular, non-functional indexes based on species count only (such as species richness, fig. 1a) showed a delayed response following disturbance. This delay was due to the time necessary for disturbance to provoke local species extinction. Additionally, the response was buffered by local colonisation events of more tolerant-species (less specialized species).

Moreover, assuming a less than 100% detectability of species led to a strong underestimation of species richness. The magnitude of the underestimation depended on the presence or absence of disturbance. More specifically, the bias increased in time, due to the higher number of locally rare species. Interestingly, richness sensitivity was higher (species richness decreased faster following disturbance) when average species detectability was less than one. This pattern emerged because rare species were not detected in this latter case, which resulted in a spurious decrease of species richness.

Non functional indexes based on species distribution variance (Shannon index, W) were more sensitive (fig. 1b). However, as for species richness, we observed a delay of the response: the acceleration of the decrease in W was observed only 50 years after the disturbance input.

In contrast, immediate responses were observed when considering functional indexes such as the standardised abundance of specialist/generalist species (respectively T_s and T_g , fig. 1c) and the CSI (fig. 1d). Interestingly, the effect of detectability was negligible for functional indices. This is directly linked with indicator computation. Since T_s is computed assuming a reference value of 100 for the first year, the trend is not affected by underestimation of species abundance, simply because the bias is constant in time. As CSI is computed using the specialization index of species, weighted by their local abundance, imperfect or heterogeneous species detectability can induce higher estimation errors, but does not induce any bias.

The rapidity of indicator responses obviously depended on the strength of disturbance and on whether or not the disturbance was variable across communities. However, the qualitative results mentioned above remained true whatever the magnitude of disturbance and their heterogeneity (a sensitivity assessment of indicator responses to disturbance magnitude and variation is presented in supplementary material 1 & 2). Similarly, the analysis did not reveal any qualitative difference between punctual or progressive (linear) disturbance (not shown).

Indicator responses with increasing disturbance variance across communities

In a second set of simulation, we tested community indices robustness and sensitivity assuming the more realistic hypothesis of heterogeneous disturbance level among communities. The effect of disturbance heterogeneity on community indices is illustrated in figure 2 for a fixed average level of disturbance of the meta-community. When considering a given positive average slope of disturbance, an increasing variation of this slope between communities rapidly engendered a meta-community made of communities with extreme levels of disturbance (either very strong or negative disturbance). This led to a higher variance of abundance among species across

communities. The fact that some species were strongly negatively affected by disturbance caused rapid extinction of these species, resulting in a rapid decrease of both specific richness and Shannon index (fig. 2ab). But interestingly, the pattern was different when considering indices based on functional traits. Indeed, increasing the variance of disturbance level across communities also produced communities with very low values of disturbance, which positively selected more specialist species. This led to both higher standardised abundance of specialist species (T_s) and higher CSI with increasing disturbance variance (fig. 2cd).

Therefore, the simple hypothesis relaxation of homogeneous disturbance across communities leads to an opposite qualitative result between functional and non-functional indices. Indeed in this simple context, functional (right panel of fig. 2) and non-functional (left panel) indices respectively decrease and increase with increasing variance of disturbance level. Moreover, very high levels of disturbance variance lead to an apparent increase of specialist species (i.e., mean standardized abundance of specialist species >100) despite an increase of disturbance, on average, that affect the whole meta-community. This result is linked with the criteria used to select specialist species when calculating such temporal trend index and is more specifically addressed in subsequent results. Finally, as for the simpler scenario, detectability still produced a bias in species richness and Shannon-Wiener'index, while functional indices were not affected.

Functional indices robustness to data quality and to the functional trait criteria

In its original form, the community specialization index (CSI) combines two quantitative estimates, namely each species' abundance and specialization index. However, in many cases, only binary data are available for species abundance (i.e., presence-absence data) or degree of specialization (i.e., specialist versus generalist species). We tested the consequences of using such qualitative data on the response of CSI to disturbance (fig. 3). As in our first set of simulations (fig. 1), all communities were initialized assuming a zero degree of disturbance at time zero until 50 years. After 50 years, an increase of disturbance equally affected each

community. The use of binary variables to define specialization did not cause any substantial reduction in CSI sensitivity (compare Fig. 3b with fig. 3a). However, the use of presence-absence data substantially delayed the CSI response (fig. 3cd), making this indicator less powerful to detect moderate levels of disturbance.

We further assessed the robustness of selecting only the more specialized species to compute the index based on the temporal trend of a particular subset of species. To compute this index, specialist species were previously defined as the 25% most specialized species (fig. 1c, fig. 2c). However, changing the threshold above which a species is considered as “specialist” may affect trends of variation of abundance following disturbance. We therefore tested the effect of considering a small or large subset of species as specialist. We found that when the disturbance increase is relatively homogenous in all communities (black curve, fig. 4), the observed decline of specialist species is stronger if only extreme specialists are considered as “specialist species”. This trend is the obvious consequence of negative impact of disturbance on that most specialized species. However, this pattern is inverted when considering heterogeneity in disturbance level across communities (fig. 4, grey curve). In this latter case, the result is due to the fact that a larger number of communities with extreme levels of disturbance is produced, including some very low disturbance. The presence of communities with low disturbance leads to an increase of very specialized species. As a result, although the abundance of specialist species is reduced on average, extreme specialists may increase in number (the distribution of the relative standardized abundance of species as a function of their degree of specialisation is presented on suppl mat#3).

Discussion

The need for testing community indices

We first showed that community indices likely to be calculated from realistic datasets may have much contrasted responses even under similar disturbance assumption. The four different indices' tested in our analysis showed indeed very strong variation in the speed and magnitude of their response to a given disturbance (fig. 1). A substantive change in the functional homogenisation of communities (i. e. the replacement of specialist species by generalists) although may occur, whereas no change in species richness is visible.

More surprisingly, we showed that these community indices can show opposite responses to some disturbance characteristics (fig. 2). The fact that an increase in disturbance heterogeneity among communities leads to high abundances of species with extreme specialization strategies (either extreme specialists or extreme generalists), and to a reduction of “intermediate” species is not a priori obvious.

In this latter set of simulation, the patterns observed are derived from ecological hypothesis and are not induced by an artefact resulting from model assumptions. Indeed, we used “disturbance” as a generic concept encompassing a number of disturbance categories (forest fragmentation, tourist disturbance, urbanization...). Further, with the aim of generality, “disturbance” was defined as a relative index of habitat change (i.e., a measure of the evolution of habitat quality compared with average habitat quality at time zero). The model therefore included the possibility of “negative disturbance” occurring at particular places (i.e., a local improvement of habitat quality with time, Young 2000). In this context, even if a global increase of disturbance is observed at large scale on average, increasing the spatial variance of disturbance leads to more favourable habitats at particular places, which can allow species with more extreme strategies to thrive in non-disturbed landscapes (Dobson *et al.* 1997; Young 2000; Bruner *et al.*

2001). The possibility of very low and very high disturbance level reflects phenomena occurring in real landscapes, especially in developed countries.

A first obvious limitation of our approach is the lack of precise quantitative estimates of the actual impact of human-induced disturbance on the growth rate of species with different degrees of specialization. But although some of the results presented here may be quantitatively imprecise or exacerbated by modelling constraints and assumptions, our sensitivity analyses showed that all qualitative conclusions are actually robust. Moreover, bias associated with the use of integrative community indices in case of heterogeneity in species detection is well known (Boulinier *et al.* 1998), as well as the poor sensitivity of species richness to habitat loss and fragmentation (Helm, Hanski & Pärtel 2006).

We also showed that even indices based on abundances may fail in detecting disturbances when averaged without respect to functional traits. For instance, the relative abundance variation of all species (T) is not sensitive to disturbances, because the abundances of declining (specialist) species and increasing (generalist) species compensate each other (fig. 1c). Therefore, our results reinforce previous findings that relying biodiversity assessment only on species number or abundances with no further considerations in finer changes in community composition can lead to an underestimation of the disturbance effects on communities (Petchey, Hector & Gaston 2004).

Finally, we showed that looking to a subset of species only can lead to complete inversion of the temporal trend according to the actual subset of species considered. Indeed, in a context of high heterogeneity in disturbance level across communities, the standardized abundance was highly related to the choice criteria to characterize a species as specialist or not (fig. 4). The comparison of relative abundance variation of species has been recommended as a practical tool for identifying declining species (Balmford *et al.* 2005b). We suggest that the meaning of such comparison must bear in mind which species are compared in such assessment and that using the

specialist-generalist approach is helpful to prevent confusion between losers and winners following landscape disturbance (McKinney 1999).

Using specialization indices in biodiversity assessment

Seeking for community indices that highlight how biodiversity and human activities interact is a current scientific challenge (Balmford *et al.* 2005a). Our model approach follows McGill *et al.*'s (2006) proposal to rebuild community ecology from functional traits. The need to account for functional aspects of diversity was also specifically highlighted in ecosystem process investigations (Diaz & Cabido 2001). We showed that the functional-trait approach is also highly applicable when seeking for relevant community indices that aim to quantify a process more than a simple statu-quo. In particular, integrating specialization of species more explicitly in the quantification of community response to external disturbance seems straightforward.

Our model does not simulate specialization in a mechanistic fashion by considering the distribution of each species' performance along one or several gradients of habitat characteristics. We rather considered an initial equilibrium situation, in which generalist and specialist species can coexist (hence, no trade-off between maximum growth and specialization is considered at the species level), and we examined the impact of disturbance assuming that specialist species are more negatively affected. This assumption is supported by the niche evolution theory (Futuyma & Moreno 1988; Marvier, Kareiva & Neubert 2004), and has recently received much empirical support (McKinney 1999; Olden 2004; Smart 2006). Yet, more explicit modelling of how specialist species distributed themselves across communities should enable to refine our findings. For instance, for the purpose of simplification, we did not consider any difference in the strategies of patch selection among more or less specialized species, although it is likely that specialist and generalist species do not select their habitat in the same manner (Dall & Cuthill 1997).

More generally, the examination of dynamic aspects of meta-community properties uncovers complex variations. In a realistic context, in which both species and landscapes are functionally heterogeneous, a global disturbance will cause the declines of local abundances for some species, followed by the colonization of other species, and finally the local extinctions of declining species. These events will engender complex and non monotonous temporal changes in species richness and other non functional indexes, which may be difficult to interpret. Further, these temporal variations may be accompanied by contradictory variations of different indices (especially among functional and non-functional indexes, see fig. 2). Thus, even if our model obviously suffers from strong assumptions and too simplistic considerations, we think that the importance of quantifying functional indices in addition to simple measures of diversity to assess disturbance effects is justified by our model.

In practice, to build a specialization index at the community level, the shape of the species ecological niche along a given gradient can be used. This gradient can be a very specific resource whenever very detailed quantitative investigation of the disturbance effect on species dynamics is wanted. Alternatively, the gradient can be a broad set of habitat types in which species are more or less abundant. In this case, specialization can be used extensively as an integrative factor (i.e. the result of species dependence to their habitats). A relevant measure of an objective specialization level of each species by the means of a continuous metric was recently proposed (Julliard *et al.* 2006). In this context, the consideration of specialization as a functional ecological species trait may allow to develop functional community indices. We think that such community indices should be more sensitive to environmental changes, and more robust to different conditions (such as heterogeneity in disturbance) than simple diversity indices. Moreover, variation in a community specialization index should be rational and easily interpretable in terms of ecological mechanisms in examining the response of species to human-degraded landscapes.

Many authors have stressed the idea that we need to develop tools, analyses, and indicators that do not only provide a dichotomic black-box diagnostic about biodiversity (i.e., the situation

is good/bad), but rather indices that can be readily interpreted in terms of biological processes (Balmford *et al.* 2005a). Our aim was not to test all possible community indices but rather to stress how measures of diversity or simple functional metrics (especially based on species' specialization) qualitatively perform in reflecting landscape disturbance. To achieve this goal, quantifying processes at the meta-community level seems particularly appropriate as species richness and composition of a given community are likely related to the relative success of each species within the community, and to the composition and richness of surrounding communities as well (Olden & Poff 2003; Leibold *et al.* 2004).

Surprisingly, although community and meta-community modeling has been widely used in previous theoretical work (Mouquet *et al.* 2001; Chave 2004; Leibold *et al.* 2004), it was never used in more applied contexts. On the contrary, at the population level, the use of models to project trends of specific metrics is common and has many practical applications, especially for assessing the relative viability of populations under different scenarios (e.g., Population Viability Analysis, Beissinger & McCullough 2002). Here, we underlined that a very basic modeling approach is a valuable tool to test how community indices perform. As we explicitly built our model in order to handle data usually collected in the field by real monitoring programs, we think that this approach is particularly suitable to provide a framework for assessing realistic biodiversity measures in the future (Pereira & Cooper 2005).

References

Balmford A., Bennun L., ten Brink B., Cooper D., Côté I.M., Crane P., Dobson A., Dudley N., Dutton I., Green R.E., Gregory R.D., Harrison J., Kennedy E.T., Kremen C., Leader-Williams N., Lovejoy T.E., Mace G., May R., Mayaux P., Morling P., Philips J., Redford K., Ricketts T.H., Rodriguez J.P., Sanjayan M., Schei P.J., van Jaarsveld A.S. & Walther B.A. (2005a) The convention on biological diversity's 2010 target. *Science*, **307**, 212-213

- Balmford A., Crane P., Dobson A., Green R.E. & Mace G.M. (2005b) The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **360**, 221-228
- Beissinger, S. R., and D. R. McCullough (2002) *Population viability analysis*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Boulinier T., Nichols J.D., Sauer J.R., Hines J.E. & Pollock K.H. (1998) Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, **79**, 1018-1028
- Bruner, A. G., R. E. Gullison, R. E. Rice, G. A. B. Fonseca (2001) Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*, **291**, 125-128
- Buckland, S. T., A. E. Magurran, R. E. Green, and R. M. Fewster. 2005. Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **360**, 243-254.
- Chave J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology letters*, **7**, 241-253
- Dall, S.R.X. & Cuthill, I.C. (1997) The information costs of generalism. *Oikos*, **80**, 197–202.
- Devictor, V., Romain Julliard, Denis Couvet, Alexandre Lee, & Frédéric Jiguet (2006) Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*. *In press*
- Diaz S. & Cabido M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 646-655
- Diaz S., Fargione J., Chapin III F.S. & Tilman D. (2006) Biodiversity loss- threatens human well-being. *PLoS Biology*, **4**, 1300-1305
- Dobson, A. P., J. P. Rodriguez, W. M. Roberts, D. S. Wilcove (1997) Geographic distribution of endangered species in the United States. *Science*, **275**, 550-553
- Futuyma, D. J. and G. Moreno (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 207–233.
- Gorelick, R. 2006. Combining richness and abundance into a single diversity index using matrix analogues of Shannon's and Simpson's indices. *Ecography*, **29**, 525-530.

- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzales A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613
- Levins R. (1968) *Evolution in changing environments*, Princeton, N. J.
- Marvier M., Kareiva P. & Neubert M.G. (2004) Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis*, **24**, 869-878
- McGill B.J., Enquist B., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178-185
- McKinney M.L. & Lockwood J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 450-453
- Mouquet N., Mulder G.S.E.E., Jansen V.A.A. & Loreau M. (2001) The properties of competitive communities with coupled local and regional dynamics. In: *Dispersal* (eds. Clobert J, Danchin E, Dhoudt AA & Nichols JD). Oxford University Press
- Nichols J.D., Boulinier T., Hines J.E., Pollock K.H. & Sauer J.R. (1998a) Estimating rates of local species extinction, colonization, and turnover in animal communities. *Ecological Applications*, **8**, 1213-1225
- Nichols J.D., Boulinier T., Hines J.E., Pollock K.H. & Sauer J.R. (1998b) Inference Methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conservation Biology*, **12**, 1390-1398
- Olden J.D. & Poff N.L. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, **162**, 442-460
- Olden J.D., Poff N.L., Douglas M.B., Douglas M.E. & Fausch K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 18-24

- Pauly D. & Watson R. (2005) Background and interpretation of the 'Marine Trophic Index' as a measure of Biodiversity. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **360**, 415-423
- Pereira H. & Cooper H.D. (2005) Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology & Evolution*, in press
- Petchey O.L., Hector A. & Gaston K.J. (2004) How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, **85**, 847-857
- Purvis A. & Hector A. (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405**, 212-219
- Royle J.A. (2004) Modeling abundance index data from anuran calling surveys. *Conservation Biology*, **18**, 1378-1385
- Royle J.A. & Nichols J.D. (2003) Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, **84**, 777-790
- Royle J.A., Nichols J.D. & Kéry M. (2005) Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos*, **110**, 353-359
- Smart S.M., Thompson K., Marrs R.H., Le Duc M.G., Maskell L.C. & Firbank L.G. (2006) Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **273**, 2659-2665
- Thompson W.L. (2002) Towards reliable bird surveys: accounting for individuals present but not detected. *The Auk*, **119**, 18-25
- Yoccoz N.G., Nichols J.D. & Boulinier T. (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 446-453
- Young, T.P. (2000) Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation*, **92**, 73-83

- Gonzales, A. 2000. Community relaxation in fragmented landscapes: the relation between species richness, area and age. *Ecology letters*, **3**, 441-448.
- Gregory R.D., van Strien A., Vorisek P., Meyling A.W.G., Noble D.G., Foppen R.P.B. & Gibbons D.W. (2005) Developing indicators for European birds. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **360**, 269-288
- Helm A., Hanski I.K. & Pärtel M. (2006) Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology letters*, **9**, 72-77
- Julliard R., Clavel J., Devictor V., Jiguet F. & Couvet D. (2006) Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology letters*, **9**, 1237-1244
- Kassen R. (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 173-190
- Kéry M. (2004) Extinction rate estimates for plant populations in revisitation studies: Importance of detectability. *Conservation Biology*, **18**, 570-574
- Kéry M. (2005) Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications*, **15**, 1450-1461
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*, Harper Collins Publishers, New York.
- Krebs J.R., Wilson J.D., Bradbury R.B. & Siriwardena G.M. (1999) The second silent Spring? *Nature*, **400**, 611-612
- La Sorte, F.A. (2006) Geographical expansion and increased prevalence of common species in avian assemblages: implications for large-scale patterns of species richness. *Journal of Biogeography*, **33**, 1183–1191.
- Lawton J.H., Bignell D.E., Bolton B., Bloemers G.F., Eggleton P., Hammond P.M., Hodda M., Holt R.D., Larsen T.B., Mawdsley N.A., Stork N.E., Strivastava D.S. & Watt A.D. (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, **391**, 72-76

Figure 1

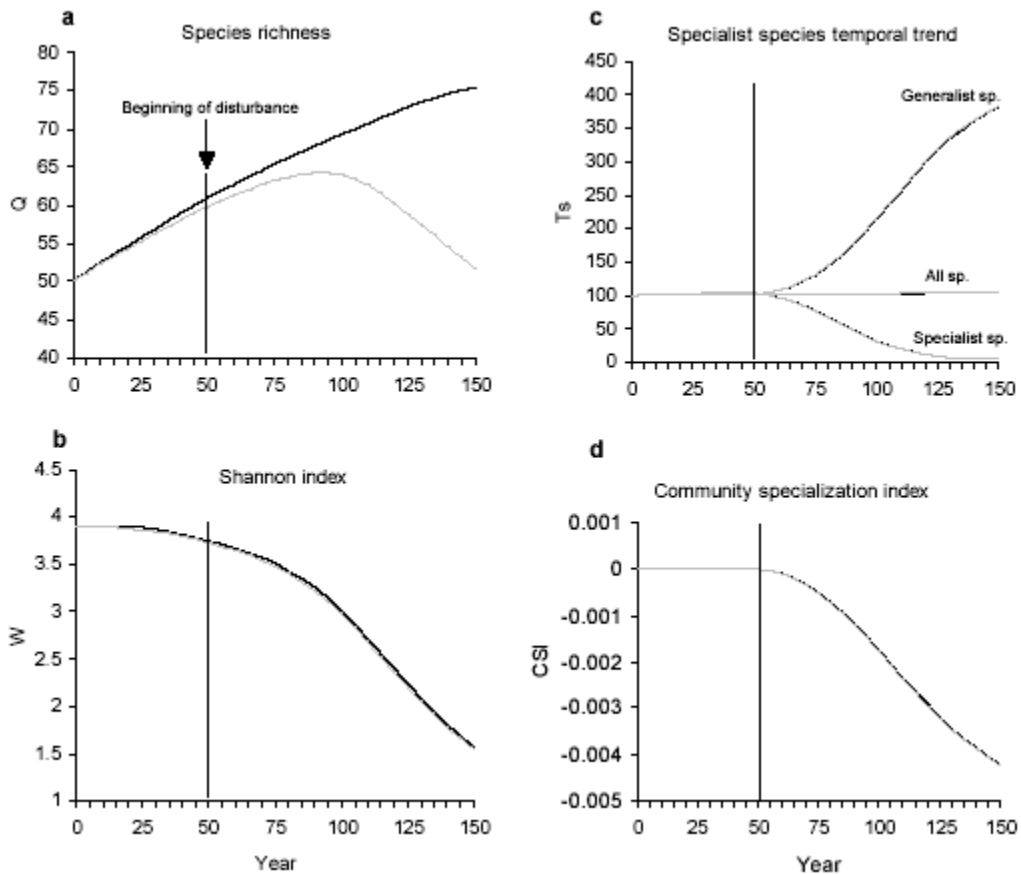


Figure 1. Sensitivity of functional and non-functional indices following disturbance. The model was initialized at time zero assuming a zero degree of disturbance in each community and an equal linear temporal increase of disturbance level in each community (starting after 50 years of simulation; $\Delta D=0.0025$). Each indicator was calculated assuming a 100% detection of all species (black line curve) or an heterogeneous species detectability (grey curve; $u=0.25$; $sdu=0.022$). $l=0.0$; $sdl=0.25$; $r0=1.05$; $sdr0=0.015$; $C=0.005$; $Ncol=10$; $N0=100$; $K=5000$. Indices were subdivided into two non-functional indices a) species richness and b) Shannon's Indices; and two functional indices c) Trend of the 25 most generalist or specialist species, or of all species and finally d) community specialization index.

Figure 2

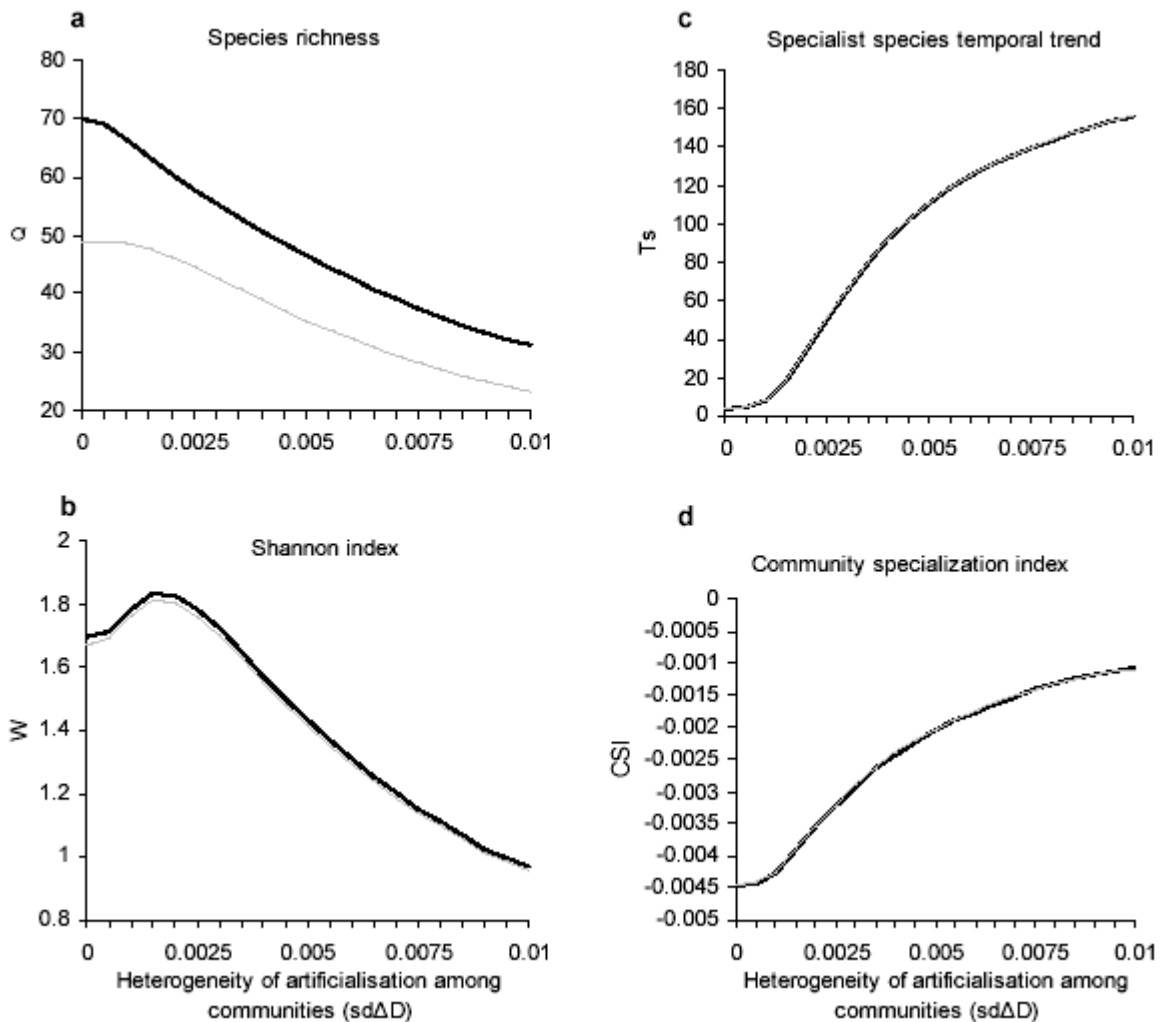


Figure 2. Difference in indicator responses with increasing variance in disturbance among communities. Results are presented after 100 years, assuming a fixed average slope of linear increase of disturbance level in communities starting at time $t=0$ ($\Delta D=0.0025$) and an increasing heterogeneity among communities $sd\Delta D$. Each indicator was calculated assuming a 100% detection of all species (black curve) or an heterogeneous species detectability (grey curve; $u=0.25$; $sdu=0.022$). $l=0.0$; $sdl=0.25$; $r0=1.05$; $sdr0=0.015$; $C=0.005$; $Ncol=10$; $N0=100$; $K=5000$. Indices showed in the different panels are the same as in figure 1.

Figure 3

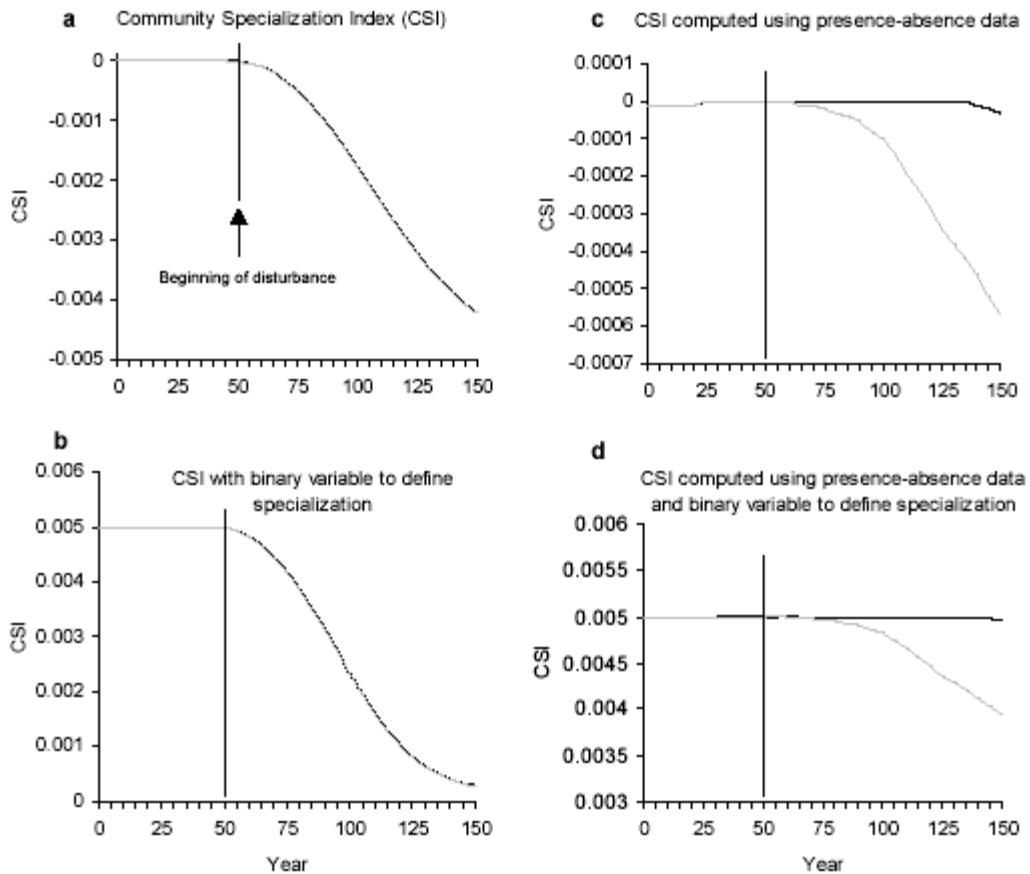


Figure 3. Functional indices robustness to different data quality. The model was initialized at time zero assuming a zero degree of disturbance in each community and an equal linear temporal increase of disturbance level in each community (starting after 50 years of simulation; $\Delta D=0.0025$). Each indicator was calculated assuming a 100% detection of all species (black curve) or an heterogeneous species detectability (grey curve; $u=0.25$; $sdu=0.022$). $l=0.0$; $sdl=0.25$; $r0=1.05$; $sdr0=0.015$; $C=0.005$; $Ncol=10$; $N0=100$; $K=5000$. The community specialization index was then calculated assuming a) abundance and continuous measure of specialization; b) abundance measures but only a dichotomous classification between specialist and generalist (median cut); c) presence absence data and a continuous measure of specialization and d) presence absence data and a dichotomous classification between specialist and generalist.

Figure 4

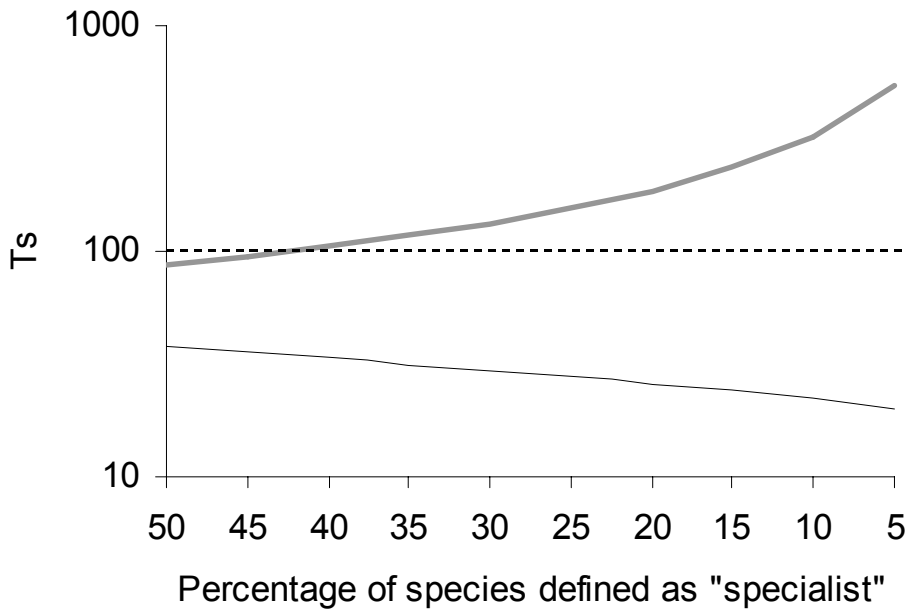
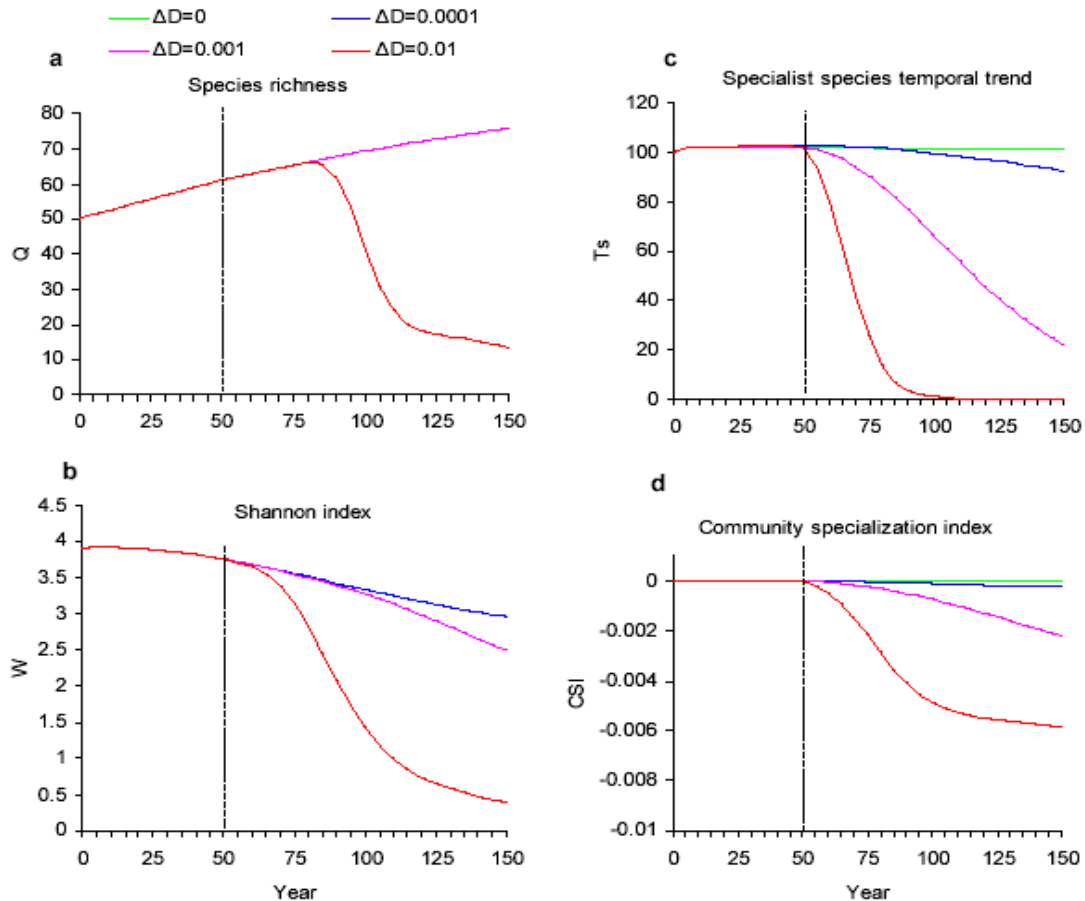


Figure 4. Effect of the definition of “specialist” species on observed average trends of specialist species (T_s). The values of T_s are calculated assuming a reference value of 100 at time $t=0$. Results are presented after 100 years, assuming a fixed average slope of linear increase of disturbance level in communities starting at time $t=0$ ($\Delta D=0.001$) and either a low heterogeneity of disturbance among communities (black curve, $sd\Delta D=0.0005$) or a high heterogeneity (grey curve, $sd\Delta D=0.005$). $l=0.0$; $sdl=0.25$; $r0=1.05$; $sdr0=0.015$; $C=0.005$; $Ncol=10$; $N0=100$; $K=5000$.

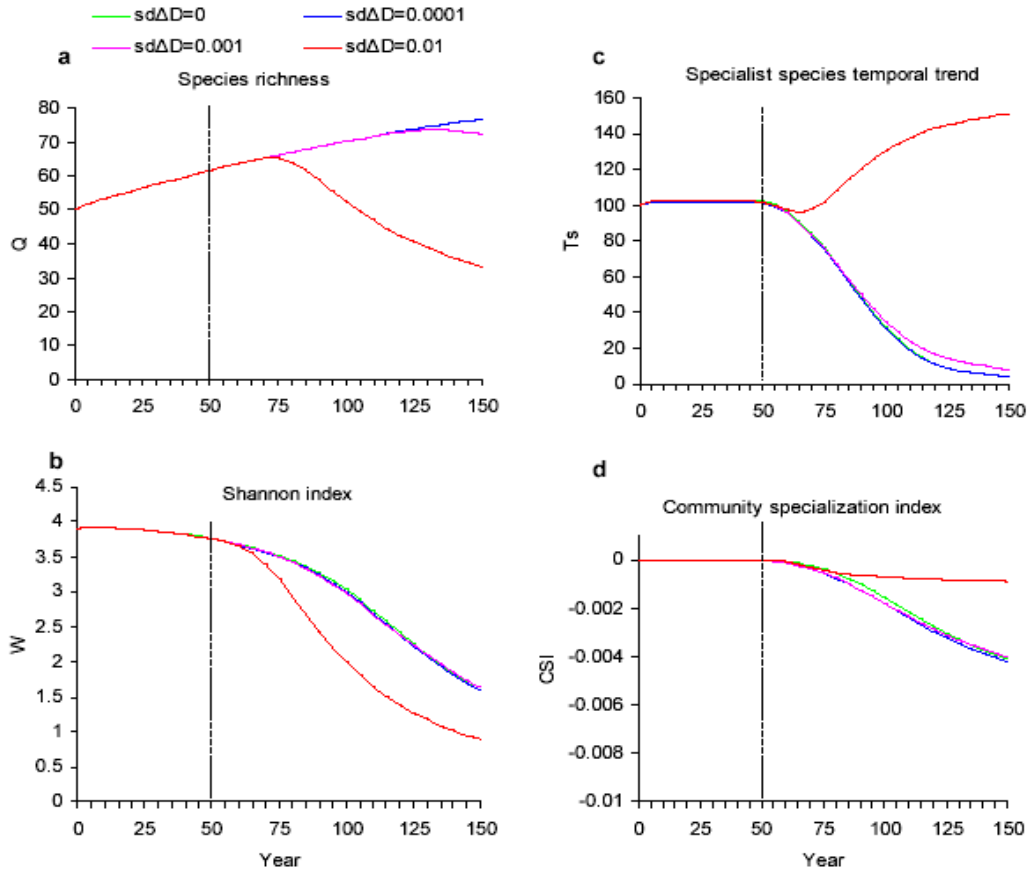
Supplementary figures

Supplementary figure 1.



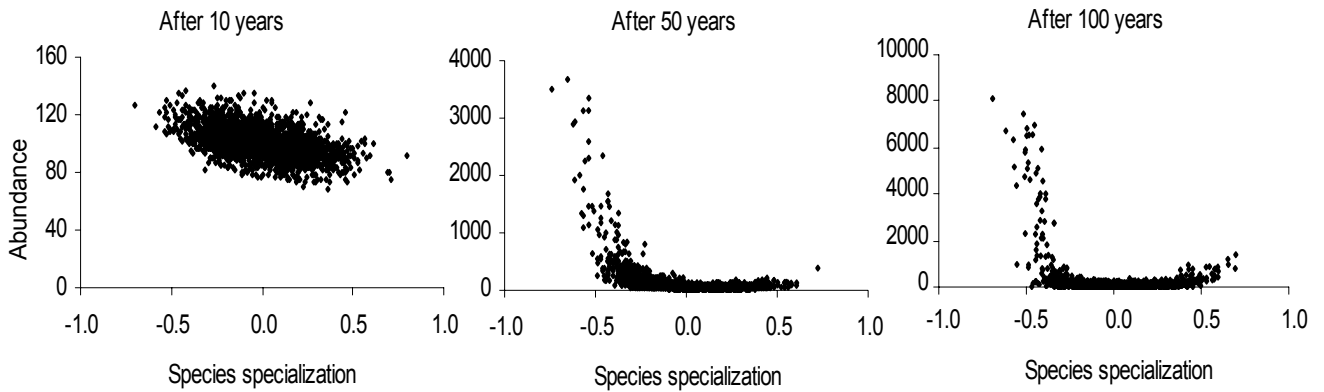
Supplementary figure 1. Sensitivity of functional and non-functional indices to different disturbance magnitudes. The model was initialized at time zero assuming a zero degree of disturbance in each community and an equal linear temporal increase of disturbance level in each community (starting after 50 years of simulation). Four different slopes of temporal increase are compared: $\Delta D=0.0$ (green); $\Delta D=0.0001$ (blue); $\Delta D=0.001$ (violet); $\Delta D=0.01$ (red). Each indicator was calculated assuming a 100% detection of all species. $l=0.0$; $sdI=0.25$; $r0=1.05$; $sd r0=0.015$; $C=0.005$; $Ncol=10$; $NO=100$; $K=5000$. Indices were subdivided into two non-functional indices: a) species richness and b) Shannon's Indices; and two functional indices: c) Trend of the 25 most specialist species and d) community specialization index.

Supplementary figure 2.



Supplementary figure 2. Sensitivity of functional and non-functional indices to different disturbance heterogeneities. The model was initialized at time zero assuming a zero degree of disturbance in each community and a linear temporal increase of disturbance level in each community (starting after 50 years of simulation; $\Delta D=0.0025$). Four different level of heterogeneity among communities are compared: $sd\Delta D=0.0$ (green); $sd\Delta D=0.0001$ (blue); $sd\Delta D=0.001$ (violet); $sd\Delta D=0.01$ (red). Each indicator was calculated assuming a 100% detection of all species. $l=0.0$; $sdl=0.25$; $r0=1.05$; $sdr0=0.015$; $C=0.005$; $Ncol=10$; $N0=100$; $K=5000$. Indices were subdivided into two non-functional indices: a) species richness and b) Shannon's Indices; and two functional indices: c) Trend of the 25 most specialist species and d) community specialization index.

Supplementary figure 3.



Supplementary figure 3. Variation of the distribution of specialization following heterogeneous disturbance. 3000 non extinct species out of 5000 meta-community trajectories were randomly drawn after 10, 50 or 100 years. The total abundance of each species is plotted against its specialization index. The model assumes a linear increase of disturbance level in communities starting at time $t=0$ with some heterogeneity among communities ($\Delta D=0.005$; $sdu=0.005$). Species abundances were calculated assuming a 100% detection of all species. $l=0.0$; $sdl=0.25$; $r0=1.05$; $sdr0=0.015$; $C=0.01$; $Ncol=10$; $N0=100$; $K=5000$.

Cette approche par simulation fournit des informations complémentaires intéressantes. Elle nous a permis de montrer que la réponse fonctionnelle des communautés était plus sensible à une perturbation que les simples mesures de diversité. Dans le cas d'une augmentation de la variance de la perturbation entre communautés, les indicateurs fonctionnels (CSI ou tendance des spécialistes) pouvaient même avoir des réponses qualitativement opposées aux indices de diversité. Les indices de diversité étaient plus exposés au biais induit par l'hétérogénéité dans la probabilité de détection. Finalement, nous avons pu vérifier la robustesse du CSI à divers types de données et de critères de spécialisation. Cette étude, si elle repose sur un modèle très simple et produit des résultats largement dépendants des hypothèses du modèle, souligne néanmoins l'intérêt de *tester* les mesures réalisées sur les communautés.

La diversité des indicateurs de biodiversité peut laisser place au scepticisme et engendrer la dilution du message qu'ils cherchent à transmettre. Par exemple, pour l'objectif 2010, une sélection des 18 indicateurs supposés être les plus pertinents a été officiellement proposée. Aucun indice ne fait l'unanimité, ce qui n'est pas nécessairement grave, mais aucun n'est réellement utilisé par le politique et le public comme il le devrait. En ce sens, certains écologues ont proposé de s'inspirer des économistes pour chercher les clés du succès d'indicateurs de biodiversité (Balmford *et al.* 2005a). Il est en effet surprenant que certains indicateurs économiques soient largement utilisés malgré leurs défauts connus.

Nous avons mis en avant l'intérêt de tester empiriquement ou par modélisation les indicateurs. Notre approche par modélisation n'est pas basée sur l'exploitation d'équations différentielles décrivant de façon mécaniste le devenir des populations. En revanche, ce type de modèle de métacommunauté a des points communs avec l'analyse de type PVA couramment réalisée à l'échelle des populations. L'extension de la notion de communauté à celle de méta-communauté est très prometteuse (Leibold *et al.* 2004) et le modèle simple que nous avons proposé permettra de tester facilement d'autres scénarios. La modélisation des métacommunautés permet en effet le réinvestissement des apports théoriques de la théorie des métapopulations et de la génétique des populations. Beaucoup de points communs existent quant à la manière de poser les problèmes dans ces domaines, ce qui facilite grandement la formalisation des modèles étudiés. Ce type de modèle autorise en outre le calibrage des transitions avec des données réelles de type STOC et la comparaison des prédictions avec des données observées.

En conclusion de cette deuxième partie, le déclin des espèces spécialistes est une réponse attendue et vérifiée des espèces aux changements globaux. Empiriquement, étudier les mécanismes écologiques participant à ce déclin n'est pas trivial et suppose de pouvoir étudier, ensemble, le devenir des espèces spécialistes et généralistes et les changements globaux. Nous avons montré dans cette deuxième partie que l'étude des espèces communes sur de larges échelles spatiales permettait de franchir un cap. Le nombre élevé d'espèces suivies, la diversité d'habitats représentés, la quantité et la standardisation des données nous ont tout d'abord permis de proposer un indice de spécialisation continu et objectif pour chaque espèce. L'emploi d'une base de données indépendante quantifiant la fragmentation et le changement des paysages nous a permis de tester directement les prédictions relatives à la réponse des espèces spécialistes à la dégradation des habitats.

A l'échelle des communautés, la quantification de l'homogénéisation biotique fonctionnelle révèle, sans exclure aucune espèce a priori de l'analyse, une réponse forte aux changements globaux. Travailler sur ce processus est possible avec des données de différentes qualités, en particulier avec une approche qualitative de la spécialisation et des données de présence-absence. L'utilisation des méthodes de capture-recapture est dans ce cas très utile. La notion de spécialisation appliquée à une base de données d'espèces communes fréquentant des paysages différents, permet de réinvestir le concept de niche écologique de façon dynamique et appliquée à des cas concrets. Et alors ? Est-ce suffisant ? Autrement dit, comment utiliser nos résultats concrètement en biologie de la conservation ?

En fait, la réponse des espèces aux changements globaux est également une question d'échelle. La perte globale ou régionale de diversité peut ainsi paradoxalement se manifester par une augmentation locale de diversité (Sax & Gaines 2003). L'homogénéisation biotique en est le meilleur reflet : les espèces généralistes peuvent augmenter localement la diversité, mais si ce sont toujours les mêmes espèces qui participent à cette augmentation, il y a perte de diversité engendrée par la disparition des espèces spécialistes à l'échelle régionale. Que peut-on en tirer concrètement en terme de conservation ? Nous n'avons pas abordé les conséquences fonctionnelles de l'homogénéisation biotique en termes de *fonctionnement des écosystèmes*, qui se situent pourtant dans la suite logique de nos travaux, laissant beaucoup de questions sans réponse (Olden *et al.* 2004). Cependant, une autre manière, plus appliquée, d'utiliser nos résultats est d'examiner la question suivante : peut-on espérer freiner le déclin de certaines espèces communes, et par quels moyens ?

Plus généralement, l'observatoire de la Nature Ordinaire peut-il fournir des outils capables de diagnostiquer un bon ou un mauvais état de la biodiversité ? Voire, peut-on espérer aller plus loin en étudiant des mesures de gestion sur le fonctionnement des communautés ? Nous proposons d'examiner cette question dans la troisième partie.

La conservation de *la Nature* est historiquement indissociable de la notion d'aires protégées. La délimitation d'aires protégées est le premier réflexe intuitif qui suit l'identification d'une menace. Mais, alors que le climat se réchauffe, que la biodiversité continue à décliner globalement, la stratégie des aires protégées est-elle devenue obsolète ? Ou simplement n'est-elle pas assez ambitieuse ? Ces questions ont fait l'objet de nombreux travaux cherchant à quantifier l'*efficacité* des aires protégées. Pourtant, c'est généralement l'approche espèce-centrée qui a été privilégiée et les données sur la Nature Ordinaire n'ont jamais été utilisées pour étudier les aires protégées. Nous allons donc tester, dans un premier temps, si l'observatoire de la Nature Ordinaire peut être facilement utilisé pour mesurer l'adéquation de la distribution spatiale de certaines espèces au réseau français d'aires protégées. Nous testerons ensuite, plus précisément, le rôle potentiel des aires protégées sur les espèces communes, en particulier celles supposées être les plus vulnérables, telles que les espèces spécialistes, pour discuter enfin du devenir probable de ces espèces et de leurs implications en terme de conservation.

Troisième partie

Destin de la Nature Ordinaire dans un monde qui change

A. Quelle stratégie de conservation à large échelle ?

Le monde change, la Nature Ordinaire change aussi. Certaines espèces déclinent fortement, d'autres, au contraire, semblent bénéficier de la crise actuelle de biodiversité. Que faire ?

Une idée intuitive à tout problème de conservation est celle de la protection. D'ailleurs, face à la crise globale de la biodiversité, de nombreuses organisations de protection de la Nature ont proposé d'atteindre, à l'échelle planétaire, une surface en aires protégées de 10 à 12%. En fait, ce raisonnement, s'il est particulièrement efficace pour certaines espèces, s'avère peu convaincant lorsqu'on pose le problème de perte *générale* de biodiversité (Rodrigues *et al.* 2004). La raison principale est que l'on ne conserve pas la Nature en la mettant dans une boîte, car la Nature est partout et qu'elle bouge (Thomas & Lennon 1999).

Il est donc plus probable que la protection de la Nature au sens large passe par une gamme de mesures flexibles, incluant la prise en compte de surfaces où les activités humaines sont très présentes (Soulé & Sanjayan 1998). Ce problème de la nécessité de repenser les aires protégées comme devant s'adapter aux changements globaux a été explicitement identifié par le concept de *systematic conservation planning* (Margules & Pressey 2000). Celui-ci propose de définir des surfaces dans lesquelles les mesures de protection permettent les activités humaines de façon flexible, et rompt avec la traditionnelle assimilation de *la réserve* à celle d'un îlot de Nature vierge.

Mais un point critique a été soulevé lors des débats sur les aires protégées : l'absence d'évaluation de leur efficacité. Dès lors, avant de savoir si ces espaces (qui sont multiples), sont inutiles ou simplement trop peu nombreux, l'évaluation des différents types d'aires protégées s'impose comme une étape incontournable. Cette approche a d'ores et déjà été appliquée à quelques cas concrets. Par exemple, le Grizzly et le Loup ont des effectifs sous-représentés dans certaines réserves américaines qui sont constituées de fragments isolés et faiblement connectés (Carroll *et al.* 2004). Au contraire, d'autres études ont évalué directement la capacité des aires protégées à accueillir un maximum d'espèces, sans autre but clairement défini (Dunk *et al.* 2006). Mais, pour examiner ce problème, l'utilisation explicite de la Nature Ordinaire n'a jamais été entreprise.

B. Une évaluation d'un effet des aires protégées sur la Nature Ordinaire à l'échelle de la France

1. Une évaluation de la représentativité spatiale

Godet, Devictor & Jiguet. 2006. Estimating population size included within protected areas. *Biodiversity and Conservation. In press.*

Ce que doit être une *bonne* aire protégée est un débat majeur en biologie de la conservation. La multiplicité des approches reflète que cette question dépend largement de la réponse à trois autres questions : que doit on maximiser dans une aire protégée ? Le réseau existant est-il suffisant ? Dans le cas contraire, comment augmenter ce réseau efficacement ? La spatialisation et la standardisation du protocole STOC place cette base de données comme bon candidat à l'évaluation du recouvrement spatial des aires protégées et des populations d'oiseaux. Nous proposons une méthodologie pour réaliser cette évaluation, appliquée aux zones de protections spéciales en France (ZPS). L'intégralité de ce travail est disponible dans les pages suivantes.

Hypothèse : Les données STOC permettent une évaluation de la couverture spatiale des ZPS pour certaines espèces en termes d'effectifs protégés, et, dans le cas d'une extension nécessaire, il est possible d'identifier des zones de fortes abondances à inclure en priorité dans le réseau.

Prédictions : Le recouvrement dépend de l'espèce considérée : certaines espèces localisées sont bien représentées dans les ZPS existantes tandis que d'autres sont majoritairement représentées dans la matrice non protégée.

Méthode : Les données STOC sont utilisées ici afin de modéliser la répartition spatiale de quelques espèces d'intérêt de conservation. Le réseau de ZPS est ensuite superposé à cette répartition grâce à l'emploi d'un Système d'Information Géographique (SIG). La proportion relative de l'espèce *dans* et *à l'extérieur* du réseau de ZPS est évaluée. Une règle de décision est modélisée afin de proposer la localisation des sites à protéger en priorité pour améliorer la représentation de l'espèce dans le réseau.

Résultat : Les résultats de cette étude montrent que le réseau de ZPS n'est pas suffisant pour représenter les espèces les plus largement réparties (Figure 14a, exemple du Pouillot siffleur). En revanche, dans le cas d'espèces plus localisées (Figure 14b, exemple du Pipit rousseline), le réseau assure une bonne représentation de l'abondance relative de l'espèce. Cette étude a également permis d'identifier les sites à inclure en ZPS afin d'augmenter la représentativité d'une espèce donnée dans le réseau (Figure 14c).

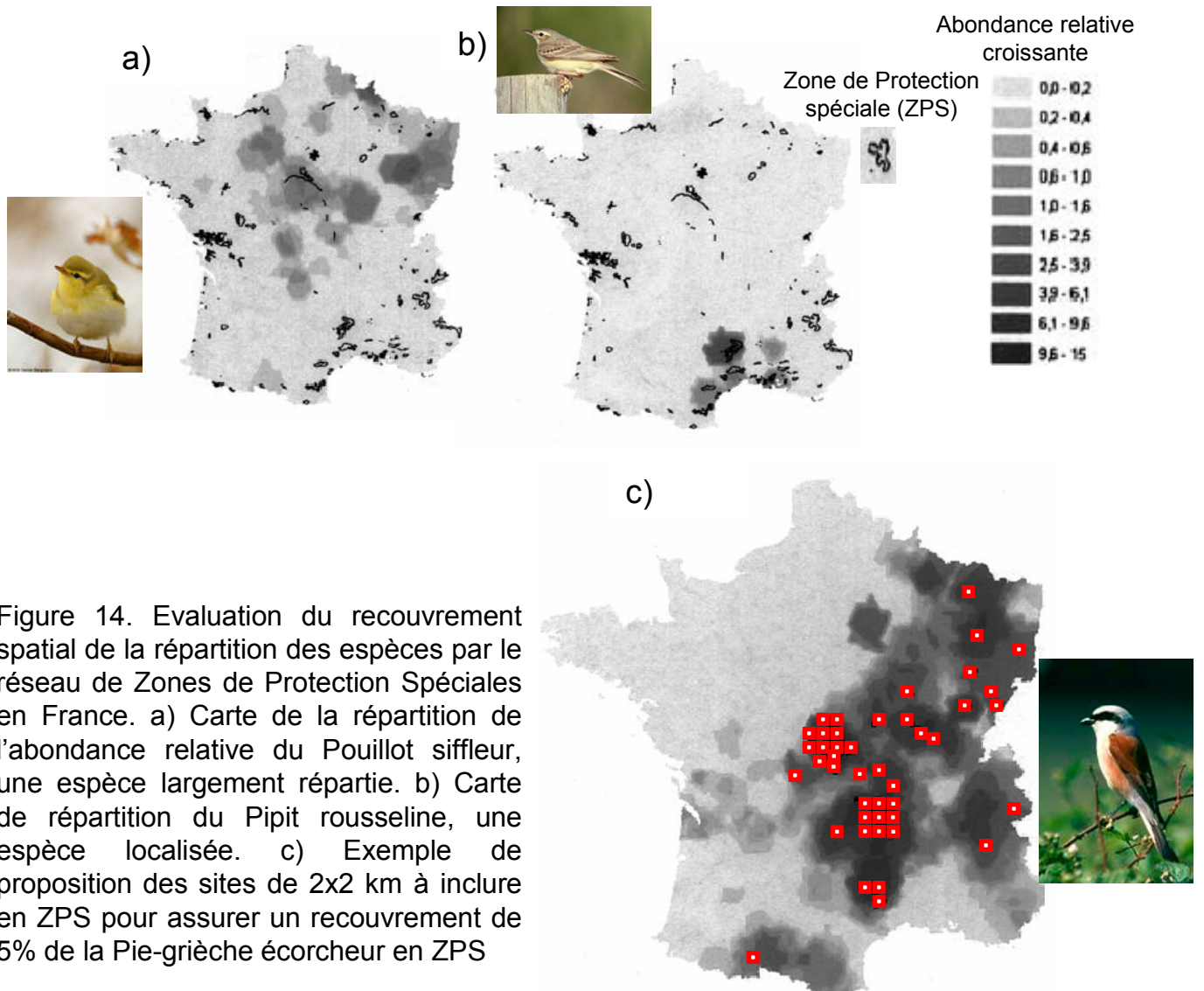


Figure 14. Evaluation du recouvrement spatial de la répartition des espèces par le réseau de Zones de Protection Spéciales en France. a) Carte de la répartition de l'abondance relative du Pouillot siffleur, une espèce largement répartie. b) Carte de répartition du Pipit rousseline, une espèce localisée. c) Exemple de proposition des sites de 2x2 km à inclure en ZPS pour assurer un recouvrement de 5% de la Pie-grièche écorcheur en ZPS

- Zone de 2 x 2 km non protégée identifiée comme à *inclure* en priorité dans le réseau de ZPS pour atteindre le recouvrement de 5% de l'effectif National dans le réseau

Estimating relative population size included within protected areas

Laurent Godet · Vincent Devictor · Frédéric Jiguet

Received: 16 August 2005 / Accepted: 27 February 2006
© Springer Science+Business Media B.V. 2006

Abstract We propose and test a method to determine the proportion of specific animal national populations included in a network of protected areas. The proposed method further allows identifying the best potential new sites to be included in the network, to reach target population sizes and so to test whether a network extension is realistic or not. We used data from the French Breeding Bird Survey (BBS) and spatial interpolation models known as kriging to predict the relative abundance of species at a national scale. We applied the proposed methodology to Special Protection Areas (SPAs) and a sample of 20 bird species concerned by the Directive of the Council of the European Community on the Conservation of Wild Birds. We estimated which relative part of the national population is included within the boundaries of all national SPAs. Our results suggest that the current SPA network is probably not efficient to ensure favorable national conservation status for the most widespread species, but allows reaching a 5% target value for more localized ones. Consequently, we discuss the limit of such a protected area network to ensure the global conservation of widespread species, and therefore the need for other large-scale conservation measures.

Keywords Breeding Bird Survey · Kriging · Population size · Protected area assessment · Spatial interpolation · Special Protection Areas

Introduction

Defining and testing methods to identify or evaluate protected area networks are major issues in conservation biology (Warmw et al. 2004). The main raised questions concern the location and number of protected areas (Hector et al. 2000; Hannon and Schmiegelow

L. Godet · V. Devictor · F. Jiguet (✉)
Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux,
UMR 5173, 'Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations',
Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France
e-mail: fjiguet@mnhn.fr

2002; Thiollay 2002), their shape, size and composition (Kunin 1997; Hooker et al. 1999; Wielgus 2002; Halpern 2003; Donnelly and Marzluff 2004), but also the ways to maximize species abundance or richness in the network (Church et al. 2000; Polasky et al. 2000). Evaluating the effectiveness of protected areas is generally a neglected issue (Lü et al. 2003), and several authors noticed that numerous evaluation methods are largely descriptive and conceptual (Hockings 1998). Moreover, the few empirical studies conducted mainly focused on a limited number of sites (e.g., Caro 2001; Guillemain et al. 2001; Fabricius et al. 2003; Warmw et al. 2004).

Among existing protected area networks in Europe, Nature Reserves and National Parks are certainly the most renowned among public or politic audience, though a more recent network was created following the application of two directives of the European Union: the Habitat Directive (92/43/EC) and the Bird Directive (79/409/EC). The main aim of this program, called "Natura 2000," is to form a coherent European ecological network for the protection of biodiversity, by the special management of Special Areas of Conservation (SACs, for the protection of habitats listed in Annex I and of species listed in Annex II of the Habitat Directive) and Special Protection Areas (SPAs, for the protection of bird species listed in the Bird Directive). The European Commission requires Member States to report on the efficiency of their network to ensure a favorable conservation status for the habitats and species concerned. Some studies have already shown that this program is largely incomplete, not only for the SACs (Dimitrakopoulos et al. 2004) but also for the SPAs (Madsen et al. 1998) and also proposed better management to ensure the conservation of biodiversity in SACs (Muller 2002). A first step in the evaluation of this network should be to estimate the proportion of all concerned habitats or species that are effectively included within the boundaries of the designated areas, and eventually compare these estimates with target values considered to be efficient to ensure a global favorable conservation status. This work can be quite straightforward for rare or localized habitats or species, by direct census of all individuals within the populations. However, this is not the case for more widespread species for example, for which quantitative data on local abundances over a country are generally missing.

Here we develop a simple method that allows determining the proportion of a national species population that is effectively included in a network of protected areas. The aim of this paper is therefore to address two main objectives: (i) to present a method to estimate which part of a national population is included in protected areas; (ii) to identify solutions in order to improve the current network. We illustrate this by evaluating which proportion of national population sizes are included in French SPAs for 20 fairly common breeding species in France but representing a conservation stake at a European scale (concerned by the Bird Directive). Though we chose to test the method for the case of bird species and SPAs, the same work could have been carried out for any other animal populations and for other types of protected areas, whenever data on local relative abundances can be obtained through large scale national monitoring programs.

Methods

Measuring species local relative abundances

Data on birds were collected in continental France during the spring 2001–2004 campaigns of the national Breeding Bird Survey (BBS) currently operating in France (Julliard and

Jiguet 2002). Observers were asked to prospect squares (2×2 km, i.e., 4 km^2) selected from a national grid (comprising 136,477 possible squares). Random selection was stratified by observer density. Each observer received a locality, and the square to prospect was randomly selected within a 10 km-radius circle around this locality (i.e., c.80 possible squares). Each square was monitored twice in the spring before and after the 8th of May, with 4–6 weeks between sampling events. Each observer realized 10 point counts within a given square and counted every detected species on each point during 5 min exactly, beginning the survey at dawn. Point counts were at least 400 m apart from each other, and spread homogeneously within the available habitats. Each point was sampled in the same order during the first and the second sampling session. Data were available for 983 squares across the country (Fig. 1). Although local density in surveyed squares was not constant, each prospected square was surveyed with the same standardized method, so that the observation effort was identical in each surveyed square, though with potential heterogeneities in observers' abilities to detect the different species (Julliard and Jiguet 2002).



Fig. 1 Location of all 938 squares that have been surveyed by the French Breeding Bird Survey during the period 2001–2004 and that have been used in this study

SPAs and bird species studied

The SPAs network considered in this study includes all 136 sites already designated in continental France in December 2004 (excluding Corsica), which represent a total of 11,739 km², thus 2.18% of the national continental territory. We retained five species listed in Annex I of the EU Bird Directive and 15 more species concerned by the Directive, either as game birds (5 species) or long-distance migrants (10 species). All are well encountered by the national breeding bird survey, detected on at least 30 different squares, with at least 50 individuals detected across sites each year. The species listed in Annex I are (mean number of individuals detected in 2001–2004 for all 983 squares/number of squares where the species has been detected over the period, are given in brackets): Woodlark *Lullula arborea* (803/344), Tawny Pipit *Anthus campestris* (68/35), Red-backed shrike *Lanius collurio* (360/270), Dartford warbler *Sylvia undata* (100/52) and Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* (57/31). Game species are: Grey Partridge *Perdix perdix* (413/126), Stock Dove *Columba oenas* (168/106), Turtle Dove *Streptopelia turtur* (2878/736), Skylark *Alauda arvensis* (5020/647) and Mistle Thrush *Turdus viscivorus* (1296/543). Long-distance migrants considered here are Common Cuckoo *Cuculus canorus* (3299/776), Hoopoe *Upupa epops* (706/348), Barn Swallow *Hirundo rustica* (7455/878), Tree Pipit *Anthus trivialis* (923/410), Whinchat *Saxicola rubetra* (203/135), Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (574/318), Western Bonelli's Warbler *Phylloscopus bonelli* (390/169), Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* (136/108), Garden Warbler *Sylvia borin* (766/451) and Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* (82/92).

Modeling relative abundances of species at a national scale

For each monitored square in each year, the maximum number of individuals detected on each point count during either the first or the second sampling session was calculated for each species, then the maxima were summed for each square, the sum being retained as a measure of local relative abundance. We further calculated a mean relative abundance for each square across the 4 years of survey, this value being used in further analyses. The fact that we are using relative abundance values, measured similarly on any surveyed square, and moreover that we used means of yearly relative abundances over 4 years of survey, make us confident that under-detection should be low on the surveyed sites. To summary, a species would be detected in a square if it is detected on 1 of the 10 point counts done twice a year during 4 years. With 5 min duration for each point count, a single square is potentially sampled during 400 min over 4 years to detect any species.

We used geostatistical models known as ordinary kriging models (Johnston et al. 2001), that account for spatial autocorrelation in order to predict values for each of the 136,477 squares. A comparison of the values measured on each point (e.g., species abundance measured in one BBS square) with the prediction obtained for the same square, allows to measure the prediction error at this point. Kriging models thus provide prediction error measurements that can be used for model selection in a simple way when compared to other predictive methods (Boone and Krohn 1999; Anderson et al. 2003), and the overall power of the interpolation model can be computed. We compared statistics on prediction errors for different number of neighbors considered to obtain estimates, and further retained the best number of neighbors as 8. Semivariograms used in this study were exponential models (Johnston et al. 2001) and we performed the different kriging models with the Geostatistical Analyst implement of ArcGIS 8.1 (ESRI 1999). Semivariograms

showing the modeled spatial autocorrelation for four of the 20 species considered in this study are presented in Fig. 2.

Comparing relative abundances in SPAs with national totals

For each species, we obtained predictions of relative abundance for each of the 136,477 squares of the national grid. Using the Geographical Information System, we superimposed the 153 SPAs' layer to the national grid, and obtained for each square a "coefficient in SPA," i.e., the proportion of the 4 km² that is really included in the Special Protected Area network (this coefficient ranging from 0 = 0% to 1 = 100% in SPA). For each square and each species, the relative abundance in SPA was calculated by multiplying the local predicted relative abundance by the square's "coefficient in SPA." For each species, we further summed all relative abundances in SPAs on one hand and in all squares on the other hand, calculated the ratio between the two sums, and compared the obtained ratios with the target values.

For the 24 BBS surveyed squares that are located within a SPA, we compared predicted and observed values of relative abundance for each of the five species listed in Annex I of the Bird Directive. We used Wilcoxon signed-rank tests for paired data to compare log-transformed data on abundance for each of the five species considered. This analysis was

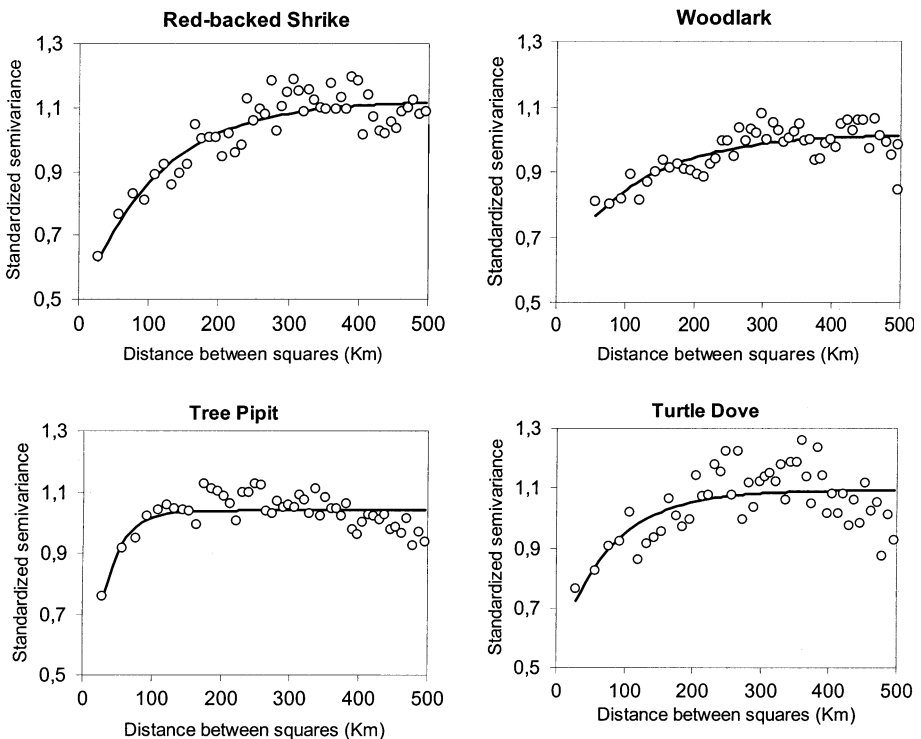


Fig. 2 Semivariograms showing the modeled spatial autocorrelation for four of the 20 species considered in this study. Graphs present standardized semivariance according to the distance between surveyed sites in kilometers (exponential models). Ranges for these models vary from 105 km to 320 km

conducted with the package SPLUS 2000 (Mathsoft 1999). The mean distance between a square surveyed in a SPA and the closest surveyed square (outside the SPA) used to interpolate values within the SPA was 9.0 ± 5.4 km (range 2–30 km). This distance is far smaller than the ranges of spatial autocorrelation found for the 20 species studied here, so that we are confident in the quality of the selected interpolation method to predict values within SPAs.

Proposing size and location of SPAs to be created

We aimed at identifying the minimal area to be further protected to improve the existing network, in order to increase the relative population size of the considered species in SPAs. After excluding all squares which centers were included in existing SPAs' boundaries, we ranked all other squares according to the relative abundance of the considered species. However, some of these squares were partly in a SPA (i.e., coefficient in SPA < 1). For these squares we multiplied the predicted relative abundance by $(1 - \text{coefficient in SPA})$ before sorting the complete set. We computed the best cumulative relative abundances until the threshold was crossed, thus identifying a minimal area to be designated as SPAs to reach enlarged target values. This analysis was conducted for three species listed in Annex I of the Bird Directive, with the least relative abundance already included in the SPAs' network.

Results

Relative population size included in the protected area network

The Tawny Pipit, the Dartford Warbler and the Ortolan Bunting were all most southerly-distributed species, with strongholds localized around the Mediterranean Sea (Fig. 3). The Red-backed Shrike and the Woodlark, two insectivorous farmland species, were fairly widespread over the country (Fig. 3). For each species, the kriging model was validated thanks to the cross-validation statistics. For the three more localized species (Tawny Pipit, Dartford Warbler and Ortolan Bunting), more than 5% of the national population sizes were included within the SPA network (Table 1). For the two more widespread species (Red-backed shrike and Woodlark), less than 2.5% of the national populations were included within the boundaries of the SPA network (Table 1). Among the 15 more species considered here, none reached the 5% target national population size included in the protected area network (Table 1).

For the 24 squares located within a SPA and surveyed in 2003, we found no difference between predicted and observed values of relative abundances for the Tawny Pipit ($Z = 0.50$, $P = 0.62$), the Dartford Warbler ($Z = -0.11$, $P = 0.91$) and the Ortolan Bunting ($Z = -0.63$, $P = 0.53$), but predictions were significantly higher than observed relative abundances for the Woodlark ($Z = 2.17$, $P = 0.030$) and the Red-backed Shrike ($Z = 2.20$, $P = 0.028$).

Identifying potential new SPAs to reach targets

Quantitatively, we noted contrasted results among species. For the Dartford Warbler, it would be necessary to increase the area of the current SPA network by ca. 6% to double the

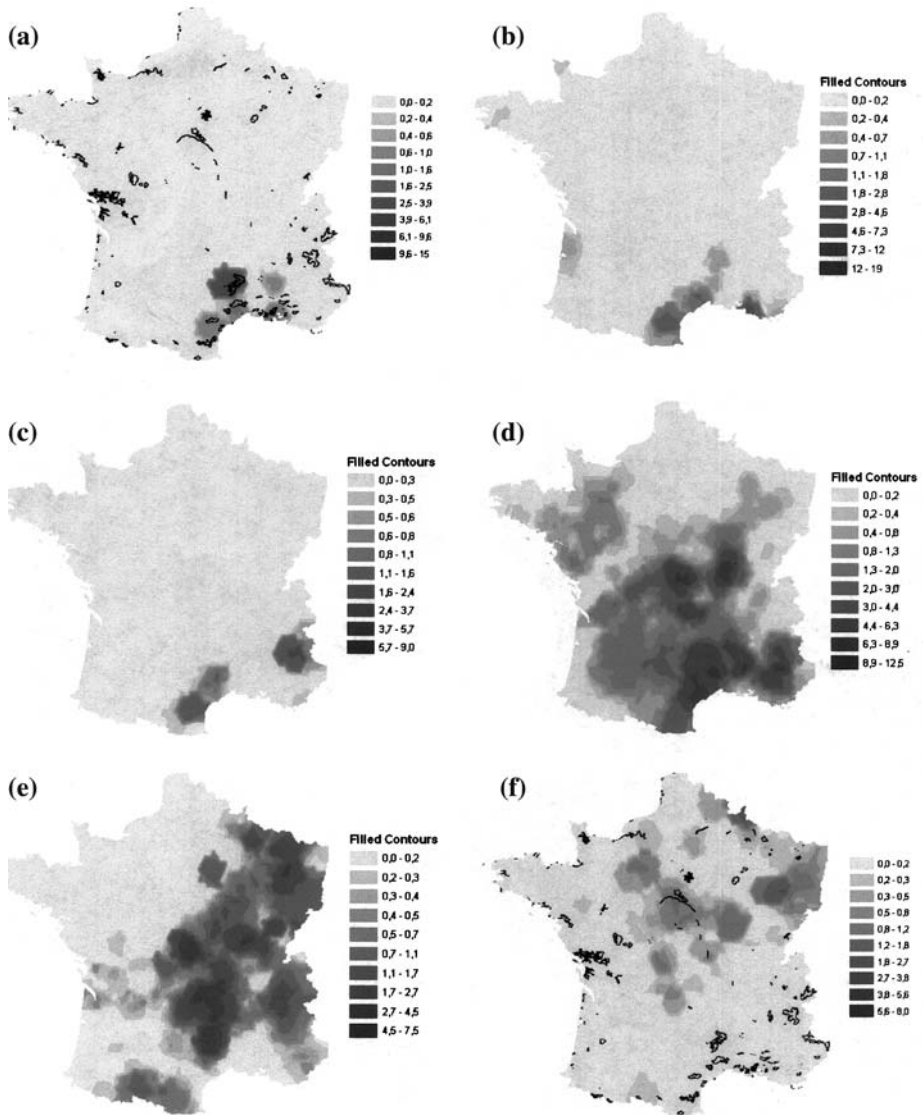


Fig. 3 Maps of modeled relative abundances for six breeding birds concerned by the Bird Directive (graphic output of ordinary kriging models). The Darker the gray color, the higher the relative abundance. (a) Tawny Pipit *Anthus campestris*; (b) Dartford Warbler *Sylvia undata*; (c) Ortolan Bunting *Emberiza hortulana*; (d) Woodlark *Lullulla arborea*, (e) Red-backed Shrike *Lanius collurio*; (f) Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*. SPAs' boundaries are shown as black lines for Tawny Pipit (a) and Wood Warbler (f), the two species with the largest and one of the smallest relative abundance in SPAs, respectively, according to our results

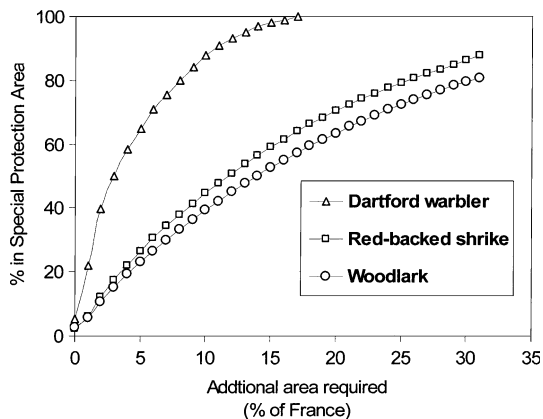
population size included in SPAs (i.e., to reach a target α of roughly 10%). At the opposite, it would be necessary to increase by more than 20% the area covered by current SPAs (+21.6% for Red-backed Shrike, +23.5% for Woodlark) to double the population sizes of the two other species in SPAs (i.e., to reach a target α of roughly 5%). These relationships

Table 1 Proportion of national population sizes included in Special Protection Areas in France for 20 species concerned by the Directive of the Council of the European Community on the Conservation of Wild Birds. The species long-term trends are also given for the period 1989–2003, when available (in bold when statistically significantly different from stability, Julliard and Jiguet 2005)

| Species | | % in SPAs | Long-term trend (1989–2003) |
|-------------------------------|--------------------------------|-----------|-----------------------------|
| <i>Annex I Bird Directive</i> | | | |
| Woodlark | <i>Lullula arborea</i> | 2.47 | +37% |
| Tawny Pipit | <i>Anthus campestris</i> | 11.06 | – |
| Red-backed Shrike | <i>Lanius collurio</i> | 2.06 | –5% |
| Dartford Warbler | <i>Sylvia undata</i> | 5.39 | – |
| Ortolan Bunting | <i>Emberiza hortulana</i> | 8.65 | – |
| <i>Game species</i> | | | |
| Grey Partridge | <i>Perdix perdix</i> | 0.68 | –54% |
| Stock Dove | <i>Columba oenas</i> | 1.01 | –57% |
| Turtle Dove | <i>Streptopelia turtur</i> | 1.66 | +9% |
| Sskylark | <i>Alauda arvensis</i> | 2.15 | –16% |
| Mistle Thrush | <i>Turdus viscivorus</i> | 1.87 | –15% |
| <i>Trans-Saharan migrants</i> | | | |
| Common Cuckoo | <i>Cuculus canorus</i> | 1.94 | –28% |
| Hoopoe | <i>Upupa epops</i> | 2.70 | –56% |
| Barn Swallow | <i>Hirundo rustica</i> | 1.63 | –30% |
| Tree Pipit | <i>Anthus trivialis</i> | 2.20 | –44% |
| Whinchat | <i>Saxicola rubetra</i> | 3.38 | –60% |
| Willow Warbler | <i>Phylloscopus trochilus</i> | 1.07 | –57% |
| Western Bonelli’s Warbler | <i>Phylloscopus bonelli</i> | 4.84 | –58% |
| Wood Warbler | <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | 0.76 | –79% |
| Garden Warbler | <i>Sylvia borin</i> | 1.35 | –14% |
| Spotted Flycatcher | <i>Muscicapa striata</i> | 1.53 | –59% |

can be extrapolated to check what area is needed to reach an hypothetical conservation target α . Figure 4 presents a graph where percentage of the national area to be designated as SPA is plotted according to varying target values α , for the three species cited above. Graphically, species can be classified in two classes: species for which hypothetical conservation goals (α) can be reached easily by creating a fairly small surface of new SPAs (e.g., Dartford Warbler), and species for which it would be necessary to designate large new surfaces in order to increase the protected population sizes (Red-backed Shrike and Woodlark). This investigation can also be done spatially by mapping the squares to include

Fig. 4 Relationship between the target value α and the additional area required to include this part of the national population in SPAs, for three species listed in Annex I of the Bird Directive

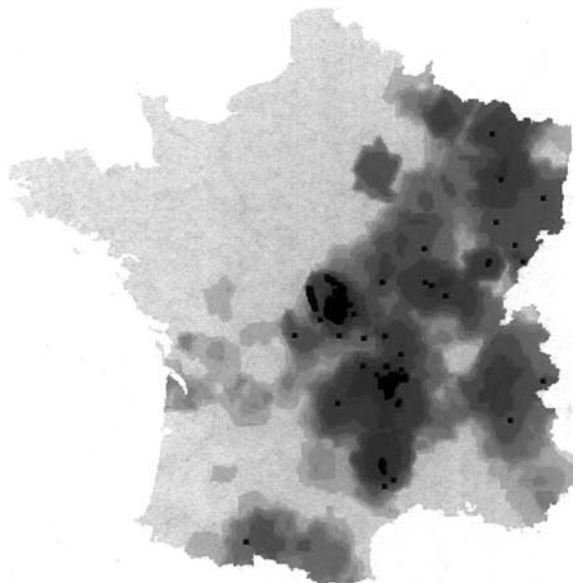


preferentially in the SPA network in order to reach a target α of 5% (illustrated for the Red-backed Shrike in Fig. 5). Despite large surfaces are required, the sites are quite spatially localized and overlapping for the two species.

Discussion

Whereas large-scale monitoring programs are usually used to assess temporal trends in biological diversity (Yoccoz et al. 2001), spatial trends in such data are rarely studied (but see Nichols et al. 1998; Doherty et al. 2003; Jiguet and Julliard 2006). Thanks to a well-designed BBS and spatial interpolation tools, this method allowed us to evaluate a protected area network at a national scale and for several species. This method is not only descriptive and quantitative but further allows testing the opportunity of enlarging the current network spatially. Whereas several studies only used the probability of occurrence of the species in order to improve reserve networks (see Li et al. 1997; Manel et al. 1999, 2001; Fleishman et al. 2001; Wilson et al. 2005), we further considered the relative abundance of the species. The relative abundances predicted here certainly underestimate the true abundance, as all individuals are not detected during the BBS sampling sessions. For example, about 8,000 individuals of Woodlark are predicted by kriging, whereas the French population size was estimated between 50,000 and 500,000 pairs in 1997 (Labidoire 1999). However, our goal was to compare relative abundances inside versus outside protected areas, so to evaluate which part of a national population, and not how many pairs, was included in the protected area network. We also suspect some SPAs of the network to hold larger population sizes of the target species than the neighboring wider countryside, so that predicted values there might under-estimate local values in protected areas. This could be true as some SPAs should have been designated in order to encompass local strongholds of the species, so should have been placed on sites where their abundances are higher than average, though as all SPAs are not holding strongholds of all

Fig. 5 Identified BBS squares (in black) that would allow reaching a 5% target value of national population size of Red-backed Shrike included within a putative extended SPA network



concerned species, this would not be a general rule. However, by comparing predicted and observed values for BBS squares included in SPAs boundaries, we failed to find a significant under-estimation of relative abundances for the five species considered there, a result that further strengthens the accuracy of the tested method. On the contrary, the interpolation models predicted higher abundances than observed values for two of the five species, which means that by using spatial autocorrelation the model was able to correct for eventual under-detection of such species there when compared to adjacent sites.

Using the interpolation models, we also demonstrated how the proposed methodology could help with identifying the best sites to be eventually designated as future SPA to reach higher target values of protected population sizes. By selecting the minimum number of squares (i.e., 4 km² areas) that maximizes the proportion of national populations to be protected, we did not consider any spatial constraint for the network efficiency. For example, the size of the selected patches should not be too small, and different aggregates of squares should not be too distant, if we consider that the viability of the national populations depends on the viability of the protected meta-populations, beyond also evident administrative and political constraints linked to the designation of many fragmented protected areas. However, the use of kriging models that account for and use the spatial autocorrelation led to the identification of largely aggregated sites, and protecting such best aggregates could ensure a favorable conservation status for the specific meta-populations, as long as these sites might act as sources for less healthy populations.

Though the method proposed here was tested at a species-specific level, further developments should consider a multi-specific approach, as some of the possible future SPAs certainly contribute to improve the status of more than one species. Such developments should aim at maximizing proportion of each species-specific national population to be included in protected areas, and also at minimizing the total area to be necessarily protected to reach these multi-specific targets. This should enable to identify the optimal protected area network. Anyway, there is always an uncertainty associated with the use of predicted species distribution (Wilson et al. 2005). So even if propositions of the best sites to include in SPAs can be quickly done, a further on-ground inspection is required. Creating new protected areas is often costly in time and money (Pressey and Tully 1994), and our propositions based on predicted relative abundances can be considered as a gain in such costs. It appeared to be a light way firstly to evaluate if protecting a significant part of the national population of a species is realizable and suitable.

As we shown in this study, the French SPA network should cover 20% more area if we just need to protect 10% of one of the most widespread species considered. This result alone illustrates the inefficiency of such a protected area policy for ensuring favorable conservation status for non-rare or non-localized species. However, their fate could be improved by implementing large-scale conservation measures in the wider countryside, and agri-environmental schemes might be obliging relevant tools for such species (Vickery et al. 2004; but see Kleijn et al. 2001). A general "upstream conservation policy" has to be set up: common species have to be preserved before they become rare and localized. Anyway, designing protected areas is often the most effective solution for threatened or localized species and is crucial to face with increasing pressures on environment (Groombridge and Jenkins 2002).

Acknowledgements The success of such long-term, large scale surveys relies entirely on the continuous participation of voluntary observers to whom this paper is dedicated. The national coordination of the BBS is financially supported by the National Museum of Natural History, the Centre National de la Recherche Scientifique and the French ministry of ecology.

References

- Anderson RP, Lew D, Peterson AT (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecol Modell* 162:211–232
- Boone RB, Krohn WB (1999) Modeling the occurrence of bird species: are the errors predictable? *Ecol Appl* 9:835–848
- Caro TM (2001) Species richness and abundance of small mammals inside and outside an African National Park. *Biol Conserv* 98:251–257
- Church R, Gerrard R, Hollander A, Stoms D (2000) Understanding the tradeoffs between site quality and species presence in reserve site selection. *Forest Sci* 46:157–167
- Dimitrakopoulos PG, Memtsas D, Troumbis AY (2004) Questioning the effectiveness of the Natura 2000 Special Areas of Conservation strategy: the case of Crete. *Global Ecol Biogeogr* 13:199–207
- Doherty PF Jr, Sorci G, Royle A, Hines JE, Nichols JD, Boulinier T (2003) Sexual selection affects local extinction and turnover in bird communities. *Proc Nat Amer Soc* 100:5858–5862
- Donnelly R, Marzluff JM (2004) Importance of reserve size and landscape context to urban bird conservation. *Conserv Biol* 18:733–745
- ESRI (1999) ArcGIS 8. Redlands, California
- Fabricius C, Burger M, Hockey PAR (2003) Comparing biodiversity between protected areas and adjacent rangeland in xeric succulent thicket, South Africa: arthropods and reptiles. *J Appl Ecol* 40:392–403
- Fleishman E, Mac Nally R, Fay JP, Murphy DD (2001) Modelling and predicting species occurrence using broad scale environmental variables: an example with butterflies of the Great Basin. *Conserv Biol* 15:1674–1685
- Groombridge B, Jenkins MD (2002) Global biodiversity: responding to the change. In: Groombridge B, Jenkins MD (eds), *World atlas of biodiversity: earth's living resources in the 21st century*. University of California Press, Berkeley, California, pp 195–223
- Guillemin M, Fritz H, Ducan P (2001) The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France. *Biol Conserv* 103:183–198
- Halpern BS (2003) The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecol Appl* 13:S117–S137
- Hannon S, Schmiegelow FKA (2002) Corridors may not improve the conservation value of small reserves for most Boreal birds. *Ecol Appl* 12:1457–1468
- Hockings M (1998) Evaluating management of protected areas: integrating planning and evaluation. *Environ Manag* 22:337–345
- Hector TS, Can MH, Zwick PD (2000) Identifying a linked reserve system using a regional landscape approach: the Florida ecological network. *Conserv Biol* 14:984–1000
- Hooker SK, Whitehead H, Gowans S (1999) Marine protected area design and the spatial and temporal distribution of cetaceans in a submarine canyon. *Conserv Biol* 13:592–602
- Jiguet F, Julliard R (2006) Inferences from common species communities for selecting conservation areas. *Biodiv Conserv* 15: 799–815
- Johnston K, Ver Hoef JM, Krivoruchko K, Lucas N (2001) Using ArcGIS geostatistical analyst. GIS by ESRT. ESRI, Redlands, California
- Julliard R, Jiguet F (2002) Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda* 70:137–147
- Julliard R, Jiguet F (2005) Statut de conservation en 2003 des oiseaux communs nicheurs en France selon 15 ans de programme STOC. *Alauda* 73:345–356
- Kleijn D, Berendse F, Smit R, Gilissen N (2001) Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413:723–725
- Kunin WE (1997) Sample shape, spatial scale and species counts: implications for reserve design. *Biol Conserv* 82:369–377
- Labidoire G (1999) Alouette lulu *Lullula arborea*. In: Roccamora G, Yeatman-Berthelot D (eds) *Oiseaux menacés et à surveiller en France*. SEOF/LPO, Paris, pp 420–421
- Li W, Wang Z, Ma Z, Tang H (1997) A regression model for the spatial distribution of red-crown crane in Yancheng biosphere reserve, China *Ecol Modell* 103:115–121
- Lü Y, Chen L, Fu B, Liu S (2003) A framework for evaluating effectiveness of protected areas: the case of Wolong biosphere reserve. *Landscape Urban Plan* 63:213–233
- Madsen J, Pihl S, Clausen P (1998) Establishing a reserve network for waterfowl in Denmark: a biological evaluation of needs and consequences. *Biol Conserv* 85:241–255
- Manel S, Dias JM, Buckton ST, Ormerod SJ (1999) Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds. *J Appl Ecol* 36:734–747

- Manel S, Williams HC, Ormerod SJ (2001) Evaluating presence–absence models in ecology: the need to account for prevalence. *J Appl Ecol* 38:921–931
- MathSoft, Inc (1999) S-Plus 2000, Modern statistics and advanced graphics. Data Analysis Products Division, MathSoft, Seattle, Washington
- Muller S (2002) Appropriate agricultural management practices required to ensure conservation and biodiversity of environmentally sensitive grassland sites designated under Natura 2000. *Agr Ecosyst Environ* 89:261–266
- Nichols JD, Boulinier T, Hines JE, Pollock KH, Sauer JH (1998) Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conserv Biol* 12:1390–1398
- Polasky S, Camm JD, Solow AR, Csuti B, White D, Rugang D (2000) Choosing reserve networks with incomplete species information. *Biol Conserv* 94(1):1–10
- Pressey RL, Tully SL (1994) The cost of ad hoc reservation: a case study in western New South Wales. *Aust J Ecol* 19:375–384
- Thiollay JM (2002) Bird diversity and selection of protected areas in a large neotropical forest tract. *Biodiv Conserv* 11:1377–1395
- Vickery JA, Bradbury RB, Henderson IA, Eaton MA, Grice PV (2004) The role of agri-environment schemes and farm management practices in reversing the decline of farmland birds in England. *Biol Conserv* 119:19–39
- Warmw L, Sinclair ARE, Scudder GGE, Klinkenberg B, Pressey RL (2004) Sensitivity of systematic reserve selection to decisions about scale, biological data, and targets: case study from Southern British Columbia. *Conserv Biol* 18:655–666
- Wielgus RB (2002) Minimum viable population and reserve sizes for naturally regulated grizzly bears in British Columbia. *Biol Conserv* 106:381–388
- Wilson KA, Westphal MI, Possingham HP, Elith J (2005) Sensitivity of conservation planning to different approaches to using species distribution data. *Biol Conserv* 122:99–112
- Yoccoz NG, Nichols JD, Boulinier T (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends Ecol Evol* 16:446–453

Le suivi de la Nature Ordinaire, par les données STOC, permet, grâce à la spatialisation des données, de fournir une aide à l'évaluation de la superposition des aires protégées avec la répartition réelle de certaines espèces. L'étude précédente a l'énorme avantage de tirer des conclusions à l'échelle nationale sans pour autant nécessiter autre chose que les données STOC.

Insistons sur le fait que, dans cette étude, nous avons considéré l'abondance *relative* des espèces dans et en dehors des ZPS. Cette mesure repose sur une sous estimation de l'abondance réelle car tous les individus ne sont pas détectés par le programme STOC. Cependant, la correction de l'abondance par la probabilité de détection pose des problèmes méthodologiques majeures. Ces techniques nécessitent en effet un ré-échantillonnage des mêmes points dans le temps. Entre ces occasions temporelles, la population doit être considérée comme close. Ce type de protocole n'est pas réalisé par le STOC.

L'interpolation spatiale utilise donc des données probablement mal estimées. Cette mauvaise estimation se retrouve a priori autant dans l'ensemble des carrés et a peu de chance d'influencer nos résultats qui repose sur l'abondance relative. Par contre, nos résultats pourraient être *biaisés* par la probabilité de détection si l'interpolation spatiale utilisée prédit systématiquement une abondance relative plus (ou moins) forte dans les ZPS que en dehors. Les deux sources de biais majeurs de l'abondance sont l'habitat et la densité. On peut en effet supposer que le nombre d'individus est sous estimés lorsque ceux-ci sont très nombreux car l'information donnée par le chant des individus est saturée. D'autre part les individus peuvent être mieux détectés dans certains habitats si leur comportement est différent dans cet habitat (ils peuvent par exemple être plus discrets).

Or ce sont l'ensemble des points STOC qui ont été utilisés pour faire les interpolations spatiales. Ces points correspondent à des habitats très diversifiés dans l'espace et, pour une espèce donnée à des effectifs très différents. De plus les ZPS correspondent également à des habitats très diversifiés, et n'ont pas été délimités en fonction des espèces que nous avons analysées. La comparaison relative de l'abondance représentée *dans* et *en dehors* de ces zones a donc peu de chance d'être biaisée par des *sur* ou des *sous*-estimations.

De plus, précisons que cette étude ne renseigne en aucun cas sur l'*efficacité* des aires protégées. Autrement dit, outre la plus ou moins bonne représentativité spatiale d'une espèce dans une aire protégée, il s'agit de vérifier si l'espèce est *dans un meilleur état de conservation* à l'intérieur de l'aire protégée qu'en dehors. D'autre part, nous avons insisté dans la deuxième partie sur l'intérêt de ne pas limiter l'étude à quelques espèces seulement. L'étude précédente, si elle renseigne sur quelques espèces d'intérêt de conservation, ne dit

rien de la répartition des autres espèces. Nous proposons donc dans le travail suivant de généraliser l'évaluation des aires protégées en utilisant une soixantaine d'espèces communes. Nous ajouterons spécifiquement une composante *temporelle* afin de vérifier si les réserves ont un effet stabilisateur sur les communautés. Enfin, nous utiliserons l'ensemble des types d'aires protégées (en incluant les réserves naturelles et les Parcs Nationaux) plutôt que de limiter l'analyse aux ZPS.

2. Une évaluation temporelle

Devictor, V. Godet, L. Jiguet, F. Julliard, R. Couvet, D. The positive effects of protected areas on common species. *Biological Conservation*. *Submitted*

De nombreuses espèces communes déclinent. Certaines déclinent jusqu'à des seuils critiques de faibles effectifs. Deux traits ont été identifiés comme fragilisant les espèces communes : la spécialisation et la sensibilité au réchauffement climatique (Julliard *et al.* 2004). Le destin des espèces communes « rendues » vulnérables par les changements globaux n'a jamais été examiné en utilisant les aires protégées. La raison majeure est que les aires protégées ne sont pas *pensées* pour ces espèces. Pourtant, une évaluation du rôle potentiel de ces espaces sur les espèces communes les plus vulnérables rentre parfaitement dans une stratégie de plus en plus nécessaire de veille et d'anticipation de l'état de la biodiversité au sens large. D'autre part, nous pouvons supposer que le maintien stable de nombreuses espèces communes dans une aire protégée donnée, qui sont en déclin en dehors, est la signature d'un bon état de conservation dans l'aire protégée concernée se répercutant sur d'autres espèces d'intérêt de conservation plus évident mais plus difficiles à suivre. C'est le rôle des aires protégées sur les espèces communes que nous allons tester dans le prochain travail, dont l'intégralité est proposée dans les pages suivantes.

Hypothèse : Les espèces ne se répartissent pas aléatoirement à l'intérieur et en dehors des aires protégées. Les espèces spécialistes profitent d'une meilleure qualité des habitats dans les aires protégées.

Prédictions : La différence de densité des espèces dans et en dehors des aires protégées dépend du niveau de vulnérabilité de l'espèce. En particulier, les espèces les plus spécialistes sont sur-représentées dans les aires protégées et les espèces généralistes y sont à l'inverse sous-représentées. L'effet favorable des aires protégées sur certaines espèces doit se traduire par une plus grande stabilité temporelle de ces espèces en aires protégées.

Méthode : Un nombre suffisant de carrés STOC sont maintenant réalisés chaque année dans les aires protégées pour prétendre réaliser une évaluation d'un "*effet protection*". Les 180 carrés STOC suivis au moins deux ans entre 2001 et 2005 et localisés dans une aire protégée ont été sélectionnés. Ces carrés étaient précisément localisés dans les parcs nationaux (n=24), les réserves naturelles (n=17), et les ZPS (n=109). Les carrés « non protégés », localisés dans un rayon de 15 km autour des carrés situés en aires protégées, ont été sélectionnés comme carrés témoins. Parmi 60 espèces, 30 ont été classées a priori respectivement comme vulnérables ou non-vulnérables. Ce classement repose sur le déclin à long terme des espèces, estimé à l'échelle Nationale entre 1989 et 2003. La densité relative de chaque espèce ainsi que la stabilité de chaque groupe (vulnérable-non vulnérable) ont été calculées *dans* et *en dehors* des aires protégées. La probabilité de détection est intégrée à cette dernière analyse. L'autocorrélation spatiale est modélisée par l'intermédiaire de modèles mixtes.

Résultats : Les espèces ne se répartissent pas aléatoirement *dans* et *en dehors* des aires protégées. En particulier, la proportion d'espèces qualifiées de vulnérables a priori est plus forte en aire protégée (Figure 15a). La stabilité de ces espèces est aussi plus forte en aires protégées (Figure 15b). Cet "*effet protection*" est confirmé par l'absence de différence entre stabilité du groupe contrôle et du groupe vulnérable en dehors des aires protégées qui devient significative en aires protégées. Plus précisément, les espèces les mieux représentées dans les aires protégées sont celles qui présentent un déclin à long terme plus marqué (Figure 15c)

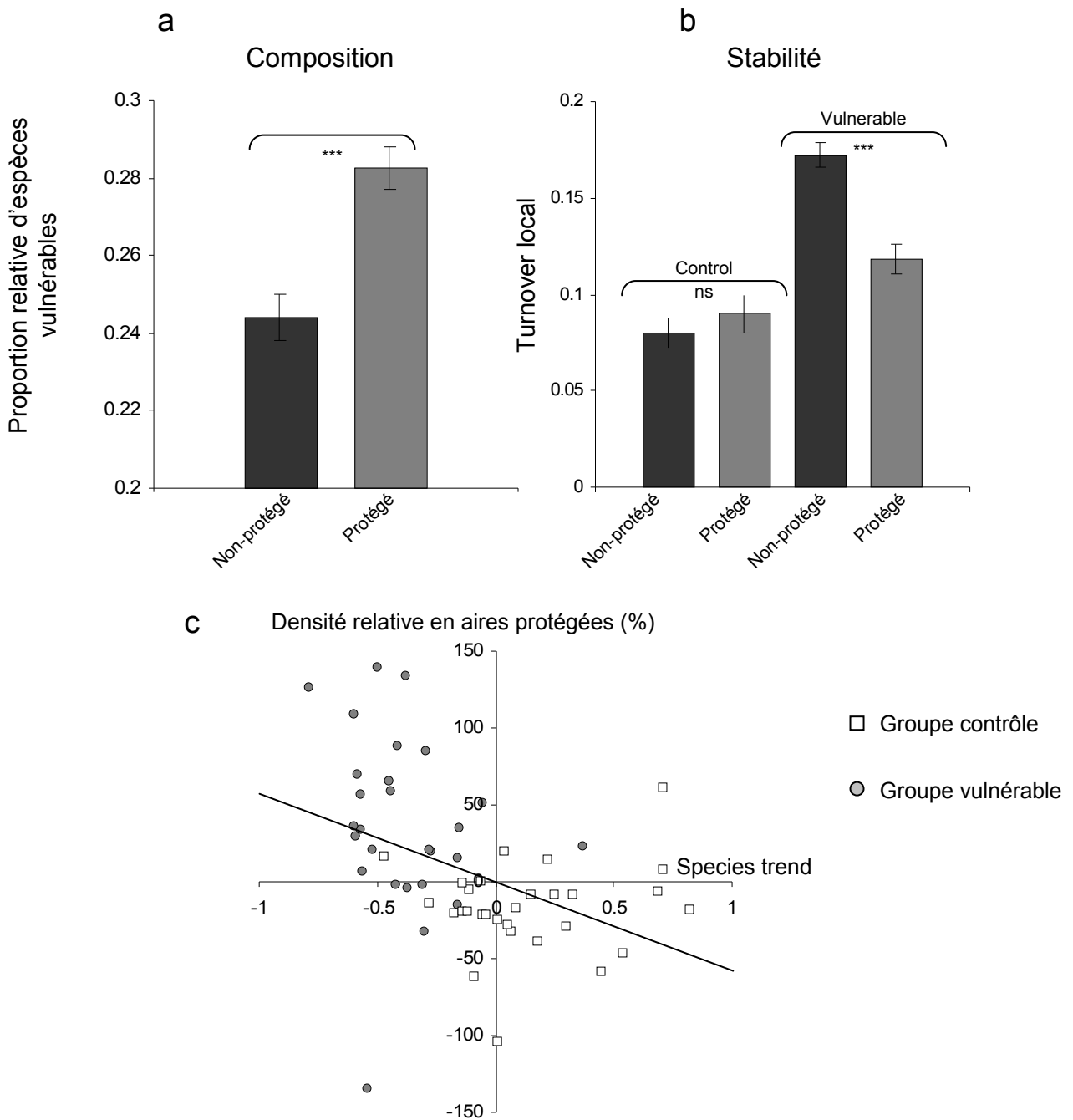


Figure 15. Évaluation du réseau d'aires protégées français. a) Évaluation de la différence dans la proportion d'espèces vulnérables dans et hors réserve. b) Comparaison de la stabilité relative du groupe vulnérable et du groupe non-vulnérable dans et hors réserve. c) En affinant le lien entre la différence de densité des espèces dans et hors aires protégées en fonction de leur déclin à long terme.

Can common species benefit from protected areas?

VINCENT DEVICTOR^{1,2}, LAURENT GODET¹, ROMAIN JULLIARD¹, DENIS COUVET¹, FREDERIC JIGUET¹

¹ CRBPO, UMR-5173 'Conservation des espèces, suivi et restauration des populations',
Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

² Correspondence author: tel. : 33 (0)1 40 79 57 23; fax: 33 (0)1 40 79 38 35; email:
devictor@mnhn.fr

Can common species benefit from protected areas?

Abstract

We studied the role played by the French protected area network on 100 common bird species at the population and community level. The long-term trend of each species was calculated over 15 years (1989-2003). We then used 418 plots monitored by the French Breeding Bird Survey over 2001-2005 either inside or outside the national protected area network (including Nature Reserves, National Parks and Special Protected Areas) to compare each species' average density inside and outside the protected areas. We then tested if the relative species densities in protected areas were related to the species long-term trends. At the community level, we assessed the average proportions of the most severe long-term declining species inside and outside protected areas as well as their temporal stability. We found that several species, which are mostly dependent on human activities, had both higher densities in unprotected areas and exhibited a negative long-term trend. However, for most species, we found that the more a species has declined over the 15 years, the higher its density in protected areas. At the community level, declining common species were found in higher proportion and exhibited greater temporal stability in protected areas. Our results emphasize that many common but declining species could benefit from protected areas and that large scale monitoring programs provide highly valuable quantitative tools for extensive protected area assessments.

Keywords: breeding bird survey; community dynamics; detection probability; Natura 2000; nature reserves; national parks; special protection areas

1. Introduction

The protected area approach is a classic conservation policy, defended on the grounds that protected areas conserve species or habitats that are under threat elsewhere (Fabricius et al., 2003). This assumption has already been tested by looking at how protected areas covered the spatial distribution of a particular protected species (De Klerk et al., 2004), of some taxonomic groups (Pawar et al., 2007) or of global biodiversity (Rodrigues et al., 2004).

In the context of current global changes, protected areas should ideally represent spatial aggregates allowing the preservation of a large sample of biodiversity into the future (Gaston et al., 2006; Strange et al., 2006). Surprisingly, little attention has been paid to the potential role of protected areas in protecting the most familiar species. Yet, the ultimate extinction of species is just the tip of the iceberg of global wildlife erosion: many common species are now showing declines at large temporal and spatial scales (Conrad et al., 2006; Donald et al., 2006).

The decline of common species threatens to disrupt vital ecosystem processes (Sekercioglu, 2006) and results in the loss of good candidates helping biodiversity adaptation to global changes (Luck et al., 2003). Common species also provide useful surrogate indicators of ecosystem function and health (Gregory et al., 2005). Monitoring the fate of common species should therefore be a worthwhile strategy to ensure long-term and holistic biodiversity conservation planning (Balmford et al., 2003).

In this respect, one may ask if and how populations of common species located in protected areas are different from elsewhere. Such comparisons are largely absent from conservation studies, although advances in data availability and large scale surveys should enable such evaluation. Indeed, large-scale bird surveys were shown to be a promising tool for measuring the suitability of a protected area network to contain populations of certain species (Godet et al., 2006).

Ideally, to demonstrate that protected areas have real positive effects, one needs to show that the status of species has improved more (or deteriorated less) on the protected areas than elsewhere. Nevertheless, assessing if a protected area network, which is motivated by the protection of rare and threatened species, is also able to support populations of many declining common species is a first necessary step (Dunk et al., 2006).

In this paper, we used data on the 100 most common bird species in France, to test the prediction that declining species could benefit from protected areas in space and time. We first compared each species' density inside and outside the protected area network. Then, we assessed whether the temporal stability of the most rapidly declining species were enhanced in protected areas.

2. Methods

2. 1. Data collection

Data on bird species came from the breeding bird survey (BBS) running in France, using a standardized monitoring methodology (Julliard and Jiguet, 2002). Each observer provided a locality, and a 2x2 km plot to be prospected was randomly selected within a 10 km-radius of this location (i.e. among 80 possible plots). Such random selection ensured the survey of varied habitats (including farmland, forest, suburbs and cities). Each plot was monitored in two annual visits during spring, one before and one after the 8th of May, with 4-6 weeks between the two visits. To be validated, the count must be repeated on approximately the same date each year (± 7 days from April to mid-June) and the same time of day (± 15 min within 1-4h after sunrise). In each plot, the observer carries out 10 evenly distributed five minute point counts, during which every individual from species that are heard or seen is recorded. For a given point count and a given species, the maximum counts of the two annual

visits is retained. Points counts are 300 m apart and sampled in the same order by the same observer each year.

For each point count, the surroundings within a 100 m radius were classified by observers as belonging to one of a standardized list of habitats. This list was organized into a standardized land use description, inspired by the one developed for the British BBS (Crick, 1992), and covered 18 habitat classes.

2. 2. Site selection

Out of the entire set of BBS plots monitored by this monitoring program (n=1205), we selected the 180 plots located in the French protected area network and monitored for at least two years during 2001-2005. The plots were located either in National Parks (n=24), Nature Reserves (n=17), or in Special Protected Areas (n=109). Nature Reserves (NR) are small strictly protected areas, with very few human activities permitted, and generally managed for the protection of localized threatened species or habitats. National Parks (NP) are large protected areas, mostly located in mountains where traditional land use is preferred and human disturbance is strongly restricted. Special Protected Areas (SPA) were designated by a more recent network following the application of the Bird Directive of the European Union (79/409/EC). The main goal of this program, called Natura 2000, is to form a coherent Europe-wide ecological network for the protection of bird species, listed in the Bird Directive.

We sought to compare BBS plots located inside and outside the protected area network according to the geographical location of each plot. Therefore, we further selected neighbouring BBS plots located in the vicinity of the 180 protected BBS plots, which were monitored for at least two years between 2001 and 2005, but located in areas with no protection status. To perform this selection, we retained all BBS plots (n=238) that fell within a fixed 15 km radius of each protected BBS plot, from the global BBS data set of the 1205

surveyed plots. Note that plots in both protected and unprotected areas were subject to the same standardized monitoring scheme.

2. 3. Species selection and classification

We first wanted to test if declining common species had higher densities in protected areas. We thus focused on the 100 most common species monitored by the French BBS (Table 1). Each species long-term trend was estimated by fitting a Poisson regression with site and year effects on species abundance. The latter was provided using a 15 year time series from 1989 to 2003 from a previous version of the French BBS (Julliard and Jiguet, 2005). The trend was not available for 16 species because their abundance was too low to produce reliable estimates (Table 1).

We then considered, in a single group, the 25 most rapidly declining species (i.e., species with the lowest long-term temporal trends) and 5 common species which are listed in the Appendix I of the EU bird directive (79/409/EC). For control purposes, we built a second group with the 30 species exhibiting the highest temporal trends (Table 1). The 60 selected species were all frequently encountered in the national breeding bird survey, detected on at least 30 different BBS plots, with at least 50 individuals detected across plots each year.

2. 4. Population and community parameter estimates

At the population level, we averaged species abundance at each point count over the monitoring period. During 2001-2005, a given plot was monitored on average 3.18 years. In all analyses, the effect of the number of years a given plot was monitored was not significant.

At the community level, we first estimated the number of species belonging to each group (declining and control) on each BBS plot and each year. These estimations were based on capture-recapture methods developed for animal communities using the freeware program

COMDYN (Hines et al., 1999). This program considered the 10 point counts within a BBS plot as sampling replicates of the local community within the geographical unit (i.e. the 4 km² cell of the BBS plot). The presence-absence matrix of detected species over the ten sampling units was processed each year respectively for each group (declining and control) to estimate the number of species belonging to the declining group (\hat{S}_d) and to the control group (\hat{S}_c) each year. We then calculated the relative number of species belonging to declining species detected on each plot each years (i.e., $\hat{S}_d/(\hat{S}_d+\hat{S}_c)$). This proportion was arcsin transformed and averaged over the study period in each plot.

Secondly, we studied the temporal stability of each group by studying changes in year-to-year community composition. This was calculated as the rate of local turnover, defined as the proportion of species at time $t + 1$ estimated to be locally new since time t (Nichols et al., 1998; Boulinier et al., 2001). This parameter accounted for heterogeneity in detectability among species and was calculated for each group (declining and control) on each BBS plot for each time interval.

2. 5. Data analysis

At the population level, our aim was to compare each species abundance recorded in protected and unprotected plots. As a part of the difference in species abundance may have resulted from systematic differences between habitats in protected and unprotected areas, all statistical analyses were performed controlling for this effect. We thus first used, for each species, a general linear model (GLM) assuming poisson error with the species abundance as the dependent variable, and plot and habitat as factors (i.e., using the habitat documented in the field by observers in each point count, among the 18 habitat classes). This first analysis was conducted using the 4180 point counts (i.e., 418 plots of 10 point counts with 180 and 238 plots respectively monitored in protected and in unprotected areas). We used the habitat-

adjusted abundance estimates at the plot level provided by this first statistical model for further analysis.

We then tested for the effect of the BBS type (protected or not) using spatial generalized mixed models (GLMM) which accounted for spatial location of each plot. Such models were performed in two steps. First, we studied the shape of the semivariograms drawn from generalized linear models (GLM) using habitat-adjusted abundance estimates of each species as the dependent variable and type of plot (i.e. protected or not) as a factor. This semivariogram analysis was performed to obtain parameters describing the spatial autocorrelation structure of the data (Fortin and Dale, 2005).

Second, we performed a complete General Linear Mixed Model (GLMM) allowing for spatial dependence in the errors. This mixed model incorporated the spatial correlation structure (given by semivariogram analysis) and each sample coordinates as random effect (Lin and Zhang, 1999). These spatial mixed models were performed using logarithm (x+1) transformed data of the habitat-adjusted abundance estimates. Therefore, this first analysis provided a comparison of each species density between protected and unprotected plots, adjusted to habitat, inside and outside protected area networks, accounting for the spatial dependence of each sample.

The same model was used to investigate more specific effects, using the type of protection as a factor (i.e., no protection, NR, NP, SPA). Finally, to describe the link between vulnerability and difference in population densities in protected and unprotected samples, we further tested the correlation between difference in species relative densities in protected and unprotected areas and species long-term trends (when available).

At the community level, the capture-recapture models provided reliable estimates for a given group (declining or control) only if at least 6 species were detected by the observer in this group. Respectively 125 and 158 plots fulfilled this condition among protected and

unprotected plots. As community parameters were available at the plot level (i.e., not at the point count level), we aggregated habitat information to account for difference in habitat among plots in the statistical analysis. Each plot was thus designated as belonging to a broad habitat classification according to the number of points monitored in the different habitat classes. Among the 283 plots considered, 136 plots had at least 6 point counts in the same habitat and were thus classified either as farmland (n=44); forest (n=47); semi-natural grasslands (n=29); and urban samples (n=16). The other 147 plots had only 5 or fewer point counts in the same habitat type and were grouped into a single heterogenous habitat class.

As for abundance comparisons, we used GLMMs accounting for spatial dependence between samples and controlling statistical analysis for the habitat type. These models were run separately with the proportion of declining species and turnover (either of the vulnerable or the control group) as the dependent variable, habitat type (farmland, forest, semi-natural, urban and heterogenous) and type of plot (protected or not) as factors. Finally, to determine more specific effect of each protected area type, the same models were also run using type of protection as factor (i.e. no protection, NR, NP, SPA).

3. Results

Among the 100 species considered, 45 had higher densities in protected plots (Table 1). Taking all species together, the differences in species density between protected and unprotected plots were negatively correlated with long-term trends. We tested this correlation excluding the collared dove, *Streptotelia decaocto*, (a species that has been naturally colonizing Europe since the 1950s): we found that the more rapidly declining a species, the higher its relative density in protected area ($R^2=11\%$, $F_{1,82}= 10.80$, $P=0.001$, Fig. 1). Among the 30 most declining species, 20 species had higher densities in protected plots, whereas among the control group, only 10 species had higher densities in protected areas (Table 1).

At the community level, the relative number of vulnerable species was 7% higher in protected plots than in unprotected ones (respectively 37.7 % \pm 0.84 se, 35.1% \pm 0.88 se; GLMM: $F_{1,277}= 4.25$; $P=0.04$; Fig. 2a). More specifically, the proportion of declining species increased respectively in SPAs (36.1% \pm 1.0), NRs (38.3% \pm 1.8) and NPs (42.2% \pm 2.3).

No difference in species turnover of the control group was detected among protected and unprotected plots (GLMM: $F_{1,277}=0.21$, $P=0.64$; Fig. 2b). Conversely, the local turnover of declining species was 28.6 % higher in unprotected than in protected plots (GLMM: $F_{1,277}=4.20$, $P=0.04$; Fig. 2b). Turnover of declining species in protected plots increased respectively from PNs (7.8 % \pm 1.4 se), SPAs (14.1% \pm 1.4) to RNs (16.8 \pm 2.3).

4. Discussion

4. 1. A protected area assessment based on common species

In this study, we assessed the relative abundance and temporal stability of declining and non-declining common species, both in protected and in non-protected areas. We showed that declining common species (i.e., species with negative long-term trend) had higher relative densities in protected areas and exhibited higher temporal stability in these areas. These differences could simply be caused by the fact that protected areas were specifically established in places that included more abundant and more stable declining species than elsewhere. In this case, we showed that protected areas which were mostly designed to protect rare or threatened species (or remarkable habitats) can also include higher densities of common declining species although they were not designed for this purpose. Alternatively, several common species may have benefited from protected areas following specific management actions, although the latter were not motivated by these species. In both cases, our results suggest that protected areas could now constitute important spatial refuges for

declining common species and can achieve holistic biodiversity conservation goals (Simberloff, 1998).

4. 2. A non-random segregation of species in protected areas

Interestingly, we showed that the more severe the long-term decline of a species, the higher its current density in protected areas. But beyond this general pattern, a close inspection of the differences in species densities revealed more specific results. Indeed, several species with both a lower relative density in protected areas and a negative long-term trend (e.g., *Hirundo rustica*, *Perdrix perdrix*) were cavity nesters on human settlements, or dependent on voluntary feeding by human for game management (Buner et al., 2005). This result stresses that some species need to rely more on areas where people live and work than on protected areas anyway (Miller and Hobbs, 2002).

Furthermore, our results revealed that species were not randomly distributed among protected and non-protected areas according to their habitat preference. Indeed, one can rank species from the more to the less habitat specialized according to the variation in their proportions across different habitat classes (Gregory et al., 2005; Julliard et al., 2006; Devictor et al., 2007). For instance, species with skewed abundance in specific habitats (i. e., that can be considered to be habitat-specialized in France) had significantly higher densities in protected samples than elsewhere (e. g., farmland birds: *Alauda arvensis*, *Carduelis cannabina*, *Saxrucola rubetra*, *Anthus pratensis*, *Alectoris rufa*, *Vanellus vanellus*; Woodland birds: *Phylloscopus bonelli*, *Parus montanus*, *Turdus viscivorus*). Conversely, several habitat-generalist species (showing very low variation in their densities across habitats in France) had higher densities in non-protected areas (*Turdus merula*, *Parus major*, *Parus caeruleus*, *Columba palumbus*).

Specialization is an expected evolutionary response to habitat stability (Futuyma and Moreno, 1988). The pattern we observed may thus be explained by the higher habitat quality and/or stability in protected areas. In this respect, Canova (2006) showed that the process of habitat change likely explained the difference in species richness between protected and unprotected areas. In our study, we could not measure the dynamic of the landscape within and outside the protected areas. However, the difference in landscape disturbance in protected versus non-protected areas probably contributes to explain the segregation of species according to their habitat specialization.

4. 3. Higher declining species richness and stability in protected areas

Shifting the response variables from individual species to groups of species that share a common attribute (i.e. declining or not) reinforced previous findings. We showed that the proportion of most declining species was higher in protected areas. Not only do declining species have higher relative densities in protected areas: a given set of species recorded in protected areas was also composed, on average, of more declining species.

We were also able to show more specific differences between protected areas: the relative number of declining species increased respectively from Special Protected Areas, through Nature Reserves to National Parks. Such difference among protected areas is both a question of land use and scale. Indeed, NPs protect rural lifestyles, landscapes and traditional practices which encompass many habitats and different kinds of land-use. Therefore, more common species are likely to benefit from such areas. In contrast, SPAs which have more specific management for specific endangered species (or habitats) may be highly beneficial to some species, but are unable to enclose many different species. To refine the assessment of each protected area type, comparing species-specific temporal trends in each protected area will be

a promising step forward. We could not perform this analysis because the latter will require a longer time series than 5 years to get relevant estimates.

Finally, we found that species turnover within the declining group was lower in protected areas. This result was not found for the control group, suggesting that we found a true difference in declining species stability in time between protected and non-protected areas.

The latter result can be explained because species with low local densities are expected to experience higher level of local extinction (Hanski, 1999) and that declining species had lower densities outside protected areas. Therefore, at the community level, a declining species present in a given year in a non-protected plot had, on average, a lower probability of still being present in this plot the following year. These latter results concerning community stability suggest that protected areas had a stabilizing effect on declining species, probably by buffering the negative effects of habitat degradation occurring elsewhere.

4. 4. Monitoring programs as valuable tools for extensive protected area assessment

Most attempts to quantify protected area efficiency have centred around estimates of species richness or have documented distribution patterns of targeted species as snapshots in time (but see Claudet et al., 2006). Our results suggest that large scale monitoring programs can also be useful for extensive assessment in providing quantitative measurements of the fate of many common species in different sites.

However, using data coming from wildlife monitoring programs raises the problem of specific bias induced by the way data are collected in the field. Indeed, counts of species (or individuals) are the result of two processes: a biological process (true presence or absence of a species or individuals), and a methodological filter (species or individuals that are truly there need to be detected in order to be counted) (Thompson, 2002). If variation in detectability among species (or individuals) is not adequately accounted for, potentially most of the

variation in the presence of a given species (or its abundance) result from variation in the detectability of species (or individuals), regardless of the variation in the true species presence (or abundance).

Many authors have stressed that this problem, which is often ignored, should be carefully addressed (Gu and Swihart, 2004). In this respect, several methodological tools were specifically developed to take variation in detectability of species and individuals into account (Boulinier et al., 1998; Royle et al., 2005). In our particular case, grouping species within a declining and a control group could have led to a systematic over-estimation of the richness of one group (if, for instance, declining species were on average harder to detect). We therefore explicitly accounted for such difference among species, using capture-recapture techniques when studying community richness and dynamics. In doing so, it was acceptable to consider that the community was closed during a monitoring session so that each point-count can be considered as spatial replicates of the same community of a given plot (Nichols et al., 1998).

In contrast, concerning relative abundance, it was not possible to use capture-recapture or distance sampling to correct abundance estimate. Indeed, point counts were not replicated in time (populations must be closed between temporal replicates to run capture-recapture algorithms) and only two classes of distance were filled by observers so that distance sampling was not applicable. However, our qualitative results concerning difference in species density would be weakened by imperfect detectability only if there was a systematic interaction between detectability of individuals of declining species and protected areas. All plots were monitored with the same standardized protocol and relative abundances were compared controlling for the difference in habitats. Therefore, even if we obviously did not compare true abundances, we see neither statistical nor ecological evidence for how imperfect detectability could induce strong bias in our results and alter our principal findings (note that

results based on relative abundance were in accordance with results based on community parameters which accounted for imperfect detectability among species).

Protected area assessments based on the hot-spot and the red-listed species concepts have generally concluded that reserves alone are not adequate for nature conservation (Rodrigues et al., 2004; Virkkala and Rajasärkkä, 2007). Assessment of protected areas based on many common species should now also enable the investigation of impacts of human activities on biodiversity in a dynamic way at a wide array of scales. Such investigations represent great opportunities for measuring what happens to familiar species from human-dominated areas to more strictly protected areas, instead of restricting analyses to what happens to threatened species in strictly protected areas.

Acknowledgments

The success of such long term, large scale surveys relies entirely on the continuous participation of voluntary observers to whom this paper is dedicated. We specially thank observers of protected areas that participate to the monitoring scheme. We also thank Richard Gregory for constructive comments on the manuscript, Richard Hall for manuscript improvements and an anonymous referee. The national coordination of the BBS is financially supported by the National Museum of Natural History, the CNRS and the French Ministry of Ecology.

References

- Balmford, A., Green, R.E., Jenkins, M., 2003. Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 326-330.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flather, C.H., Pollock, K.H., 1998. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science* 95, 7497-7501.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flather, C.H., Pollock, K.H., 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* 82, 1159-1169.
- Buner, F., Jenny, M., Zbinden, N., Naef-Daenzer, B., 2005. Ecologically enhanced areas – a key habitat structure for re-introduced grey partridges *Perdix perdix*. *Biological Conservation* 124, 373-381.
- Canova, L., 2006. Protected areas and landscape conservation in the Lombardy plain (northern Italy): an appraisal. *Landscape and Urban Planning* 74, 102-109.
- Claudet, J., Pelletier, D., Jouvenel, J.-Y., Bachet, F., Galzin, R., 2006. Assessing the effects of marine protected area (MPA) on a reef fish assemblage in a northwestern Mediterranean marine reserve: Identifying community-based indicators. *Biological Conservation* 130, 349-369.
- Conrad, K.F., Warren, M.S., Fox, R., Parsons, M.S., Woiwod, I.P., 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation* 132, 279-291.
- Crick, H.Q.P., 1992. A bird-habitat coding system for use in Britain and Ireland incorporating aspects of land-management and human activity. *Bird Study* 39, 1-12.

- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., Jiguet, F., 2006. Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*. DOI 10.1111/j.1523-1739.2007.00671.x.
- De Klerk, H.M., Fjeldsa, J., Blyth, S., Burgess, N.D., 2004. Gaps in the protected area network for threatened Afrotropical birds. *Biological Conservation* 117, 529-537.
- Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 116, 189-196.
- Dunk, J.D., Zielinski, W.J., Welsh, H.H.J., 2006. Evaluating reserves for species richness and representation in northern California. *Diversity and distribution* 12, 434-442.
- Fabricius, C., Burger, M., Hockey, A.R., 2003. Comparing biodiversity between protected areas and adjacent rangeland in xeric succulent thicket, South Africa: arthropods and reptiles. *Journal of Applied Ecology* 40, 392-403.
- Fortin, M.J., Dale, M., 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*, Cambridge University Press, New York.
- Futuyma, D.J., Moreno, G., 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematic* 19, 207-233.
- Gaston, K.J., Charman, K., Jacksona, S.F., Armsworth, P.R., Bonn, A., Briers, R.A., Callaghan, C.S.Q., Catchpole, R., Hopkins, J., Kunin, W.E., Latham, J., Opdam, P., Stoneman, R., Stroud, D.A., Tratt, R., 2006. The ecological effectiveness of protected areas: The United Kingdom. *Biological Conservation* 132, 76-87.
- Godet, L., Devictor, V., Jiguet, F., 2006. Estimating relative population size included within protected areas. *Biodiversity and Conservation* DOI 10.1007/s10531-006-9020-2.

- Gregory, R.D., van Strien, A., Vorisek, P., Meyling, A.W.G., Noble, D.G., Foppen, R.P.B., Gibbons, D.W., 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 360, 269-288.
- Gu, W., Swihart, R.K., 2004. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation* 116, 195-203.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*, Oxford University Press, New York.
- Hines, J.E., Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Pollock, K.H., 1999. COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study* 46, 209-217.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology letters* 9, 1237–1244.
- Julliard, R., Jiguet, F., 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda* 70, 137-147.
- Julliard, R., Jiguet, F., 2005. Statut de conservation en 2003 des oiseaux communs nicheurs en France selon 15 ans de programme STOC. *Alauda* 73,345-356.
- Lin, X., Zhang, D., 1999. Inference in generalized additive mixed models by using smoothing splines. *Journal of Royal Statistical Society* 61, 381-400.
- Luck, G.W., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., 2003. Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 331-336.
- Miller, J.R., Hobbs, R.J., 2002. Conservation where people live and work. *Conservation Biology* 16, 330-337.
- Nichols, J.D., Boulinier, T., Hines, J.E., Pollock, K.H., Sauer, J.R., 1998. Inference Methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conservation Biology* 12, 1390-1398.

- Pawar, S., Koo, M.S., Kelley, C., Firoz Ahmed, M., Chaudhuri, S., Sarkar, S., 2007. Conservation assessment and prioritization of areas in Northeast India: Priorities for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*. Doi:10.1016/j.biocon.2006.12.012.
- Rodrigues, A.S.L., Andelman, S.J., Bakarr, M.I., Boitani, L., Brooks, T.M., Cowling, R.M., Fishpool, L.D.C., da Fonseca, G.A.B., Gaston, K.J., Hoffmann, M., Long, J.S., Marquet, P.A., Pilgrim, J.D., Pressey, R.L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S.N., Underhill, L.G., Waller, R.W., Matthew, E.J.W., Yan, X., 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428, 640-643.
- Royle, J.A., Nichols, J.D., Kéry, M., 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos* 110, 353-359.
- Sekercioglu, C.H., 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 464-471.
- Simberloff, D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape area? *Biological Conservation* 83, 247-257.
- Strange, N., Thorsen, B.J., Bladt, J., 2006. Optimal reserve selection in a dynamic world. *Biological Conservation* 131, 33-41.
- Thompson, W.L., 2002. Towards reliable bird surveys: accounting for individuals present but not detected. *The Auk* 119, 18-25.
- Virkkala, R., Rajasärkkä, A., 2007. Uneven regional distribution of protected areas in Finland: Consequences for boreal forest bird populations. *Biological Conservation* 134, 361-371.

Table 1

Each species' long-term trend (noted na if not available) and relative density in protected areas. Among the 100 studied species, the 30 most declining and the 30 least declining species were respectively grouped in a declining and in a control group. The relative difference in protected areas is tested using a generalized mixed model accounting for spatial dependence between plots and using habitat-adjusted estimates of each species abundance (ns: $P > 0.05$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$).

Fig. 1

Relationship between differences in relative species density measured in protected and unprotected areas and the long-term trend (1989-2003) of the species.

Fig. 2

Comparison of (a) average relative number of declining species and (b) temporal stability of declining and control species measured in protected ($n=125$) and unprotected samples ($n=158$), respectively noted PA and Not-PA. The mean comparison were performed using general linear mixed model controlling for the difference among sample habitat type and accounting for spatial dependence between samples (ns: $p > 0.05$, ***: $p < 0.001$).

1 Table 1 (continued)

| Species | | TREND | Relative density | | Criteria |
|---------------------------|--------------------------------|-------|------------------|-----|---------------|
| Black Kite | <i>Milvus migrans</i> | 0,24 | 0,28 | ns | Non-declining |
| White Wagtail | <i>Motacilla alba</i> | 0,15 | -0,05 | ns | Non-declining |
| Yellow Wagtail | <i>Motacilla flava</i> | 0,71 | 0,17 | ns | Non-declining |
| Spotted Flycatcher | <i>Muscicapa striata</i> | -0,59 | 0,16 | ns | Declining |
| Northern Wheatear | <i>Oenanthe oenanthe</i> | na | 0,70 | ns | - |
| Eurasian Golden-Oriole | <i>Oriolus oriolus</i> | -0,17 | -0,17 | ns | - |
| Coal Tit | <i>Parus ater</i> | -0,38 | 0,58 | ns | Declining |
| European Blue Tit | <i>Parus caeruleus</i> | 0,07 | -0,14 | ns | Non-declining |
| Crested Tit | <i>Parus cristatus</i> | -0,29 | 0,38 | ns | - |
| Great Tit | <i>Parus major</i> | 0,01 | -0,13 | ns | Non-declining |
| Willow Tit | <i>Parus montanus</i> | -0,5 | 0,61 | * | Declining |
| Marsh Tit | <i>Parus palustris</i> | -0,6 | 0,11 | ns | Declining |
| House Sparrow | <i>Passer domesticus</i> | -0,11 | -0,24 | ns | - |
| Eurasian Tree Sparrow | <i>Passer montanus</i> | -0,37 | 0,03 | ns | Declining |
| Grey Partridge | <i>Perdix perdix</i> | -0,54 | -0,49 | ns | Declining |
| Common Pheasant | <i>Phasianus colchicus</i> | 0,4 | 0,20 | ns | Non-declining |
| Black Redstart | <i>Phoenicurus ochrurus</i> | -0,06 | 0,03 | ns | - |
| Common Redstart | <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | -0,21 | 0,23 | ns | - |
| Western Bonelli's Warbler | <i>Phylloscopus bonelli</i> | -0,58 | 0,31 | * | Declining |
| Common Chiffchaff | <i>Phylloscopus collybita</i> | -0,12 | -0,08 | ns | - |
| Wood Warbler | <i>Phylloscopus sibilatrix</i> | -0,79 | 0,51 | ns | Declining |
| Willow Warbler | <i>Phylloscopus trochilus</i> | -0,57 | 0,22 | ns | Declining |
| Black-billed Magpie | <i>Pica pica</i> | -0,62 | -0,28 | * | Declining |
| Eurasian Green Woodpecker | <i>Picus viridis</i> | 0,25 | -0,05 | ns | Non-declining |
| Hedge Accentor | <i>Prunella modularis</i> | -0,14 | -0,09 | * | - |
| Red-billed Chough | <i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i> | -0,45 | 0,31 | ns | Declining |
| Firecrest | <i>Regulus ignicapillus</i> | -0,18 | 0,09 | * | - |
| Goldcrest | <i>Regulus regulus</i> | 0,03 | 0,22 | ns | Non-declining |
| Bank Swallow | <i>Riparia riparia</i> | na | 0,13 | ns | - |
| Whinchat | <i>Saxicola rubetra</i> | -0,6 | 0,52 | ** | Declining |
| Common Stonechat | <i>Saxicola torquata</i> | 0,71 | 0,05 | * | Non-declining |
| European Serin | <i>Serinus serinus</i> | -0,37 | -0,09 | ns | Declining |
| Wood Nuthatch | <i>Sitta europaea</i> | -0,49 | 0,10 | ns | Declining |
| Collared-Dove | <i>Streptopelia decaocto</i> | 2,17 | -0,34 | ** | Non-declining |
| European Turtle-Dove | <i>Streptopelia turtur</i> | 0,09 | -0,08 | * | Non-declining |
| Common Starling | <i>Sturnus vulgaris</i> | -0,09 | -0,28 | * | - |
| Blackcap | <i>Sylvia atricapilla</i> | 0,05 | -0,11 | ** | Non-declining |
| Garden Warbler | <i>Sylvia borin</i> | -0,14 | -0,03 | ns | - |
| Subalpine Warbler | <i>Sylvia cantillans</i> | -0,17 | 0,01 | * | - |
| Greater Whitethroat | <i>Sylvia communis</i> | 0,04 | 0,10 | *** | Non-declining |
| Lesser Whitethroat | <i>Sylvia curruca</i> | 0,15 | -0,33 | ** | Non-declining |
| Sardinian Warbler | <i>Sylvia melanocephala</i> | 0,6 | 0,11 | ** | Non-declining |
| Dartford Warbler | <i>Sylvia undata</i> | na | 0,36 | ** | Annexe 1 |
| Winter Wren | <i>Troglodytes troglodytes</i> | 0,3 | -0,12 | ** | Non-declining |
| Common Blackbird | <i>Turdus merula</i> | 0,18 | -0,15 | * | Non-declining |
| Song Thrush | <i>Turdus philomelos</i> | 0,69 | -0,03 | ** | Non-declining |
| Fieldfare | <i>Turdus pilaris</i> | na | -0,65 | *** | - |
| Mistle Thrush | <i>Turdus viscivorus</i> | -0,15 | 0,15 | *** | - |
| Eurasian Hoopoe | <i>Upupa epops</i> | -0,56 | 0,07 | ** | Declining |
| Northern Lapwing | <i>Vanellus vanellus</i> | -0,21 | 0,41 | *** | - |

Table 1

| Species | | TREND | Relative density | | Criteria |
|---------------------------|--------------------------------------|-------|------------------|-----|---------------|
| Eurasian Sparrowhawk | <i>Accipiter nisus</i> | -0,69 | 0,06 | ** | Declining |
| Long-tailed Tit | <i>Aegithalos caudatus</i> | -0,06 | -0,01 | *** | - |
| Skylark | <i>Alauda arvensis</i> | -0,16 | 0,07 | ** | - |
| Red-legged Partridge | <i>Alectoris rufa</i> | -0,28 | 0,11 | ** | - |
| Tawny Pipit | <i>Anthus campestris</i> | na | 0,00 | * | Annexe 1 |
| Meadow Pipit | <i>Anthus pratensis</i> | -0,41 | 0,36 | *** | Declining |
| Tree Pipit | <i>Anthus trivialis</i> | -0,44 | 0,27 | ns | Declining |
| Common Swift | <i>Apus apus</i> | -0,12 | -0,23 | *** | - |
| Eurasian Thick-knee | <i>Burhinus oediconemus</i> | na | 0,10 | *** | - |
| Common Buzzard | <i>Buteo buteo</i> | -0,17 | -0,08 | ** | - |
| Eurasian Linnet | <i>Carduelis cannabina</i> | -0,52 | 0,09 | *** | Declining |
| European Goldfinch | <i>Carduelis carduelis</i> | 0,19 | -0,14 | *** | Non-declining |
| European Greenfinch | <i>Carduelis chloris</i> | -0,31 | -0,24 | *** | Declining |
| Short-toed Tree-Creeper | <i>Certhia brachydactyla</i> | 0,33 | -0,05 | *** | Non-declining |
| Cetti's Warbler | <i>Cettia cetti</i> | 2,27 | -0,22 | * | Non-declining |
| Western Marsh-Harrier | <i>Circus aeruginosus</i> | na | 0,45 | ** | - |
| Hen Harrier | <i>Circus cyaneus</i> | na | -0,52 | *** | - |
| Montagu's Harrier | <i>Circus pygargus</i> | na | 0,33 | ** | - |
| Zitting Cisticola | <i>Cisticola juncidis</i> | na | 0,35 | *** | - |
| Hawfinch | <i>Coccothraustes coccothraustes</i> | 0,71 | -0,10 | *** | Non-declining |
| Common Pigeon | <i>Columba livia</i> | na | -0,55 | ** | - |
| Stock Dove | <i>Columba oenas</i> | -0,57 | 0,14 | ns | Declining |
| Common Wood-Pigeon | <i>Columba palumbus</i> | 0,45 | -0,23 | * | Non-declining |
| Common raven | <i>Corvus corax</i> | na | 0,76 | ns | - |
| Carrion Crow | <i>Corvus corone</i> | -0,04 | -0,10 | *** | - |
| Rook | <i>Corvus frugilegus</i> | 0,01 | -0,51 | ** | Non-declining |
| Eurasian Jackdaw | <i>Corvus monedula</i> | -0,42 | 0,00 | ns | Declining |
| Common Quail | <i>Coturnix coturnix</i> | 0,08 | 0,22 | ns | Non-declining |
| Common Cuckoo | <i>Cuculus canorus</i> | -0,28 | 0,10 | ns | - |
| Northern House-Martin | <i>Delichon urbica</i> | na | -0,12 | ns | - |
| Great Spotted Woodpecker | <i>Dendrocopos major</i> | 0,22 | 0,04 | * | Non-declining |
| Lesser Spotted Woodpecker | <i>Dendrocopos minor</i> | -0,73 | -0,04 | ns | Declining |
| Black Woodpecker | <i>Dryocopus martius</i> | 0,66 | -0,16 | ns | Non-declining |
| Cirl Bunting | <i>Emberiza cirrus</i> | 0,54 | -0,25 | ns | Non-declining |
| Yellowhammer | <i>Emberiza citrinella</i> | -0,31 | 0,01 | ns | Declining |
| Ortolan Bunting | <i>Emberiza hortulana</i> | na | 0,03 | ns | Annexe 1 |
| European Robin | <i>Erithacus rubecula</i> | 0,82 | -0,07 | ns | Non-declining |
| Common Kestrel | <i>Falco tinnunculus</i> | -0,28 | -0,06 | ns | - |
| Chaffinch | <i>Fringilla coelebs</i> | -0,11 | -0,03 | ns | - |
| Crested Lark | <i>Galerida cristata</i> | na | 0,29 | ns | - |
| Eurasian Jay | <i>Garrulus glandarius</i> | -0,05 | -0,11 | ns | - |
| Melodious Warbler | <i>Hippolais polyglotta</i> | -0,2 | -0,07 | ns | - |
| Barn Swallow | <i>Hirundo rustica</i> | -0,3 | -0,16 | ns | Declining |
| Eurasian Wryneck | <i>Jynx torquilla</i> | -0,47 | 0,01 | ns | - |
| Red-backed Shrike | <i>Lanius collurio</i> | -0,05 | 0,29 | ns | Annexe 1 |
| Red Crossbill | <i>Loxia curvirostra</i> | na | 0,51 | ns | - |
| Wood Lark | <i>Lullula arborea</i> | 0,37 | 0,14 | ns | Annexe 1 |
| Common Nightingale | <i>Luscinia megarhynchos</i> | -0,16 | -0,08 | ns | - |
| European Bee-eater | <i>Merops apiaster</i> | 1,32 | 0,02 | ns | Non-declining |
| Corn Bunting | <i>Miliaria calandra</i> | -0,27 | 0,10 | ns | - |

En conclusion de cette troisième partie, l'étude précédente montre que les aires protégées semblent jouer un rôle positif sur les espèces communes les plus vulnérables et que les données sur la Nature Ordinaire peuvent aussi être utilisées comme outil d'évaluation temporelle des aires protégées. Nous avons montré en particulier que les espèces spécialistes y étaient généralement sur-représentées et plus stables. Or nous avons montré précédemment que les espèces spécialistes se trouvent préférentiellement dans les communautés composées d'espèces spécialistes. Bien que nécessitant des études plus poussées, ces deux résultats ont deux conséquences intuitives probables intéressantes :

Premièrement, l'utilisation des espèces communes en tant qu'outil d'évaluation est justifiée. En effet, les aires protégées, en particulier les réserves naturelles, sont généralement destinées à protéger des espèces moins communes et présentant un intérêt de conservation plus direct. Ces espèces sont généralement des espèces spécialistes. Nos résultats sur la ségrégation spatiale des espèces spécialistes et généralistes suggèrent que ces espèces se trouveront très probablement dans des communautés composées d'espèces spécialistes. Les aires protégées capables de maintenir de nombreuses espèces spécialistes seront donc probablement également favorables aux espèces directement impliquées dans les objectifs des aires protégées, mais plus difficiles à suivre.

Deuxièmement, nous avons montré que les espèces spécialistes sont affectées négativement par les changements globaux. Or ces espèces se trouvent préférentiellement (probablement à la suite d'une sélection positive des habitats les moins dégradés) avec d'autres espèces spécialistes. Nous venons de voir que ces espèces sont sur-représentées dans les aires protégées. Ce dernier résultat peut s'interpréter soit comme une *conséquence* de la protection, ou au contraire parce que les aires protégées sont préférentiellement délimitées autour d'espaces favorables à la présence d'espèces spécialistes donc en tant que *cause* de la protection. Il n'en demeure pas moins que les aires protégées peuvent jouer un rôle probablement privilégié dans l'accueil des espèces spécialistes, à la manière d'un refuge transitoire, permettant de tamponner le déclin de ces espèces dans la matrice non protégée.

Cela dit, même si les aires protégées peuvent jouer le rôle de plaques tournantes pour certaines espèces, la prise en compte du réchauffement climatique laisse perplexe. Le changement de climat invite à re-penser les problèmes de conservation : faut-il se contenter de tout faire pour limiter le réchauffement climatique ou doit-on en plus anticiper son effet sur les espèces et intervenir en conséquence ? Le devenir des espèces communes sous la double action du réchauffement et de la dégradation des habitats est-il prévisible ? C'est ce que je souhaite discuter dans la conclusion de mon travail.

Conclusion générale

**L'étude de la réponse des espèces communes
aux changements globaux :
un impossible nécessaire**

A. Etudier les grandes signatures des communautés d'espèces communes face aux changements globaux : tentative de généralisation de la démarche à suivre

Il semble que l'étude des espèces communes offre la possibilité d'explorer certaines conséquences des changements globaux attendues *a priori*. Je me suis limité quant aux variables environnementales à des mesures de fragmentation et de perturbation. Mais je pense que certains raisonnements restent valables en utilisant des variables reflétant le réchauffement climatique ou d'autres manifestations des pressions anthropiques. Je propose donc de résumer la démarche générale à suivre pour ce type d'étude.

A l'échelle des communautés, quelles sont les réponses attendues aux changements globaux, et comment les étudier ? La richesse spécifique est et restera une variable clef en Ecologie. La mesure du nombre d'espèces est particulièrement simple à réaliser et a permis de montrer des relations fondamentales, dont la relation aire-espèce, particulièrement robuste. En revanche, les analyses peuvent être renforcées par le choix des espèces sur lesquelles la richesse est mesurée, en utilisant un critère *a priori*, permettant de répondre à une question précise. Par exemple, si l'on attend que la richesse globale (toutes espèces confondues) augmente dans un paysage fragmenté à cause de la diversité des habitats, on s'attend à ce que, sur ces mêmes habitats, la richesse spécifique des espèces spécialistes diminue car celles-ci sont sensibles à la fragmentation. Plus généralement, le raisonnement préalable à l'étude corrélative de variables environnementales et de variables écologiques est fondamentale (Figure 16a). Comme nous l'avons suggéré en introduction, c'est la seule façon d'assurer un pouvoir explicatif plutôt qu'une simple description.

Une fois la sélection de variables environnementales et écologiques justifiée, différents types d'analyses spatio-temporelles sont possibles. Les changements globaux s'impriment remarquablement sur le *devenir* des espèces communes. Ceci s'est manifesté par l'étude de leur déclin (Figure 16b) : les espèces spécialistes et nordiques présentent un déclin plus marqué en France (Julliard *et al.* 2004). Dans les travaux précédents, nous avons supposé qu'il était possible d'aller plus loin que la seule quantification du déclin. Une première façon classique d'étudier la réponse des communautés aux variations de l'environnement est souvent utile : elle consiste à tester des corrélations entre variables environnementales et répartition spatiale des espèces (Figure 16c). Cette façon de procéder doit faire l'effort, non seulement de poser les prédictions *a priori*, mais encore d'éliminer des sources de biais connus (tels que la probabilité de détection, l'autocorrélation spatiale et taxonomique).

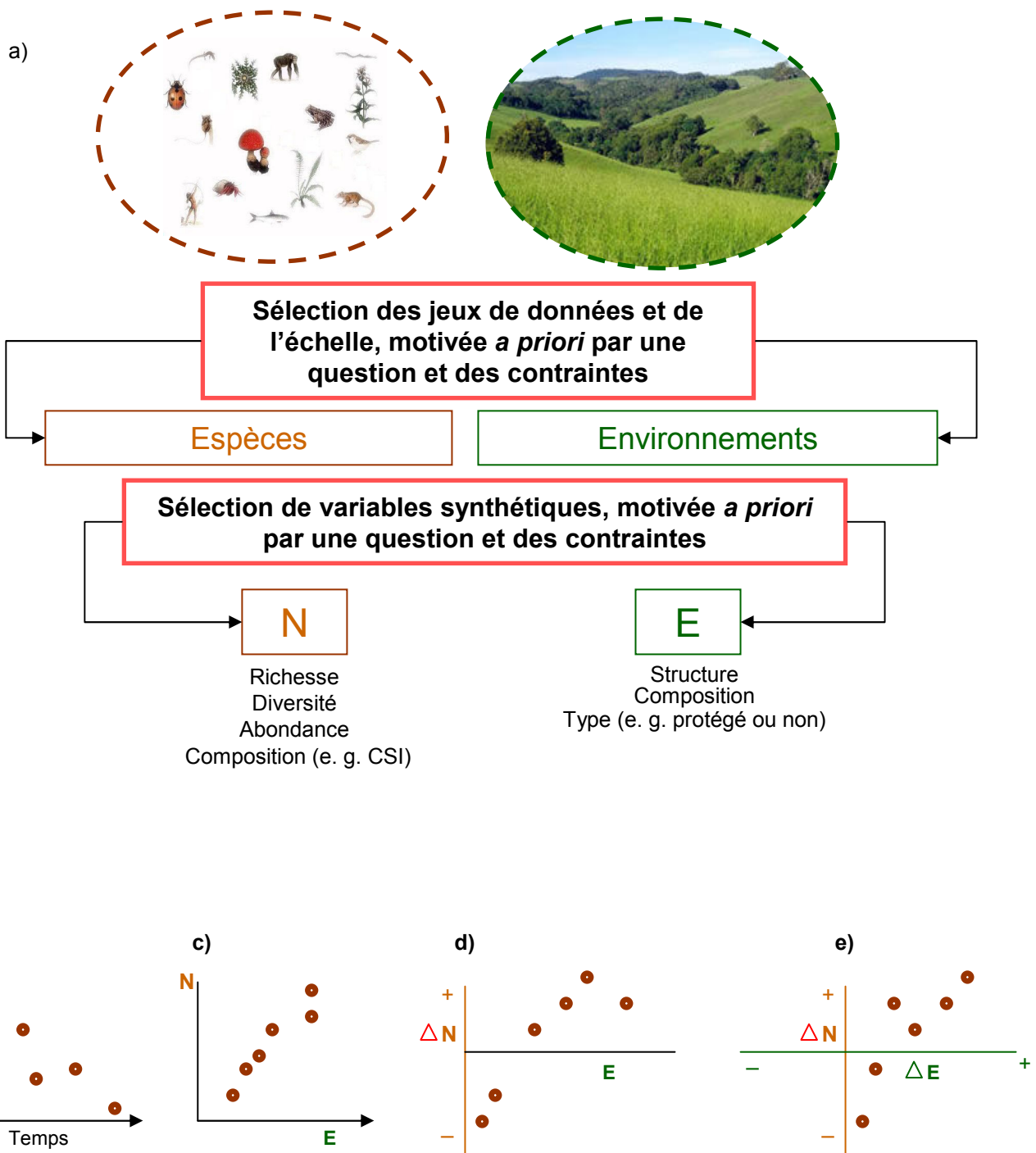


Figure 16. Méthode d'étude de la réponse des communautés dans l'espace et dans le temps. a) Démarche préalable à toute étude de la réponse des espèces aux changements globaux à l'échelle des communautés. N et E désignent respectivement les variables d'intérêt de la communauté et de l'environnement. b) Description d'une dynamique temporelle. c) Description d'une réponse spatiale. d) Caractérisation d'une dynamique temporelle le long d'un gradient. e) Dynamique des communautés et dynamique du paysage.

Nous avons montré que la prise en compte d'aspects plus fonctionnels, en particulier de la spécialisation, était une façon très intéressante de mesurer la réponse des communautés à la fragmentation et à la perturbation. La prédiction attendue est que deux communautés se trouvant dans deux paysages différents, caractérisés par une perturbation croissante (dans le temps ou dans l'espace) ne constituent pas des échantillonnages aléatoires du pool régional d'espèce possible. Certaines espèces profitent des perturbations alors que d'autres sont affectées négativement. C'est donc l'abondance relative des espèces en fonction d'une certaine caractéristique qui compte. Cette façon de caractériser la réponse des communautés apporte une information réelle, même si le trait est codé en 0-1 et que les données sont exprimées sous la forme de présence-absence.

En ajoutant la prise en compte de l'aspect temporel, les démonstrations se renforcent et permettent, entre autres, de vérifier que les espèces répondent bien de façon *dynamique* à un gradient environnemental (Figure 16d). Sur le plan dynamique, les mesures de stabilité sont intéressantes. Celles-ci, quantifiées par des taux d'extinction, de colonisation locale ou de variation de richesse spécifique dans le temps, sont faciles à calculer, y compris en intégrant la différence de détectabilité entre les espèces. Les prédictions sont généralement fortes : on prédit que le groupe d'espèces sensibles à la perturbation mesurée (par exemple la fragmentation) est plus instable lorsque cette perturbation augmente.

Nous avons vu ces exemples avec des cas concrets portant sur la richesse et la stabilité des communautés en milieu agricole. Lors de l'étude de l'effet de l'urbanisation, nous avons utilisé, dans la même analyse, des variables reflétant la dynamique des communautés et des mesures de dynamique du paysage (Figure 16e). Ce type d'analyse est à mon sens particulièrement pertinent depuis qu'il est manifeste que les conditions environnementales changent rapidement et modifient la composition des communautés

Si la démarche précédente peut être réinvestie dans d'autres types d'analyses, il me reste à préciser lesquelles me semble immédiatement envisageables à la suite de mes travaux, et les limites qu'il reste néanmoins à surmonter ou en tout cas à souligner.

B. L'étude des espèces communes : limites et perspectives immédiates

Les problèmes scientifiques et méthodologiques posés ou rencontrés lors de mes travaux sont nombreux. Outre ceux déjà discutés dans chaque manuscrit, je souhaite souligner ceux qui me paraissent essentiels. Les *limites* ne sont, à mon sens pas à distinguer des *perspectives* car elles représentent autant de problèmes qu'il est intéressant de surmonter ou de contourner.

Une limite majeure concerne l'impossibilité de généraliser de façon rigoureuse les résultats à d'autres taxons que les oiseaux. J'ai employé les termes de « communauté » de « biodiversité » de « rôle des aires protégées » dans leur sens générique, en utilisant des résultats concernant une centaine d'espèces d'oiseaux. Cette limite se transforme immédiatement en perspective. Il est en effet probable que le programme Vigie-Nature récemment amorcé par le Muséum National d'Histoires Naturelles fournira une base de données permettant de confronter les hypothèses testées sur les communautés d'oiseaux à d'autres taxons (plantes et insectes notamment).

Selon moi, le problème de la détectabilité est un point méthodologique majeur qu'il est intéressant de discuter. Dans certains cas, les résultats des études peuvent être largement faussés par cette source de biais. Les développements très importants des techniques de capture-recapture offrent beaucoup de possibilités pour étudier ce problème. Cela dit, un enjeu certain qu'il reste à surmonter est de pouvoir manier les données d'abondance (et non seulement la richesse spécifique comme je l'ai fait dans certains exemples) à l'abri de ce biais. L'approche bayésienne permet de modéliser la probabilité de détection de façon particulièrement convaincante dans certains cas (Royle *et al.* 2005). Mais il me semble que les protocoles de suivi permettant la correction des abondances par la probabilité de détection sont encore très limités (le protocole de suivi d'oiseaux en Suisse est une des rares exceptions, Marc Kéry *communication personnelle*).

En effet, il faut pour estimer une abondance en considérant le problème de la détectabilité soit identifier une co-variable permettant de modéliser les variations de la détectabilité (la distance de contact des individus est souvent utilisée), ou bien faire des visites successives des mêmes points d'écoutes dans le temps pendant une durée où les populations sont closes. Si de tels protocoles existent pour des espèces précises, les monitorings extensifs de suivi de biodiversité ne répondent généralement pas à ces contraintes. Faut-il pour autant ne *pas* utiliser l'abondance ?

En fait, rappelons que ce n'est pas la détectabilité qui compte dans la plupart des cas mais ses *variations*. Je pense que lorsque le biais n'est pas évident, que les prédictions sont fortes et

justifiées malgré le problème de détectabilité, rien n'interdit l'utilisation des abondances pour calculer des variables intéressantes (telle qu'un CSI).

Une limite importante réside dans les échelles spatio-temporelles abordées dans mes exemples. En particulier, l'homogénéisation biotique fonctionnelle, pour être caractérisée de façon pertinente doit être examinée *dans le temps*. Les données STOC permettront d'ici quelques années de travailler sur des séries temporelles permettant ces analyses. Cependant, il est, à mon sens, très intéressant de tester si les outils mis en place grâce au protocoles STOC peuvent être *dores et déjà* utilisés dans d'autres jeux de données sur les oiseaux réalisés dans d'autres pays ou d'autres types de suivi. Concernant l'échelle spatiale, une perspective majeure des suivis à large échelle est de fournir des outils d'évaluations régionales. Ce retour à des échelles plus locales est en effet de plus en plus demandé par les régions.

Finalement, des perspectives stimulantes de cette thèse (donc des limites à dépasser), résident dans les liens à tisser entre l'approche *empirique* de l'écologie des communautés et la *théorie*. En effet, une multitude de problèmes sont posés par l'écologie communautés et des méta-communautés de façon théorique. Cette base théorique permet la formulation de multiples hypothèses sur le rôle de certains paramètres tel que la dispersion, la compétition, la complémentarité entre espèces, la structure spatiale des méta-communautés, ou les conséquences systémique du fonctionnement des communautés (Leibold *et al.* 2004).

Il me semble qu'en ce sens, l'utilisation *conjointe* de la modélisation et des données de suivi des espèces communes devrait être particulièrement fructueuse. Le modèle de méta-communauté que j'ai présenté est, une première étape dans cette direction. En particulier, la modélisation plus explicite de la spécialisation, de l'effet du réchauffement climatique et de l'interaction entre réchauffement et pressions anthropiques sont des questions facilement abordables grâce à ce type de modèle. La confrontation de scénarios modélisés avec des données réelles (qu'elles servent à alimenter le modèle ou qu'elles soient comparées aux sorties), est déjà possible.

Néanmoins, notons que ces différents modes d'investigation ont peu de chance de *résoudre* quoi que ce soit. Toutes ces études dressent un tableau théorique et-ou méthodologique. Rien d'autre. Pourtant, l'enjeu n'est plus seulement de trouver des *relations* entre la biodiversité et les causes de son érosion. Si comme l'annonce John Lawton devant plusieurs centaines de scientifiques de la conservation lors du Congrès Européen pour la Conservation de la Biodiversité (ECCB 2006, Eger), la résolution des problèmes ne passe pas par la science, dois-je en rester là ? Autrement dit, l'étude des communautés d'espèces communes est-elle susceptible d'apporter *plus* que la mise en évidence de corrélations fortes ?

C. L'étude des espèces communes : vers une conservation dynamique à la fois *impossible* et *nécessaire*

La prise en compte du réchauffement climatique creuse un abîme. La gestion des populations naturelles ne peut pas se contenter de « l'ici et maintenant » mais doit envisager le « là-bas et plus tard ». Prévoir les changements futurs est limité par notre incapacité à mesurer et à comprendre les impacts en cascade, les effets de seuil, les interactions multiples entre les moteurs de changement et surtout à considérer les implications non mesurables de la relation culturelle entre les humains et la Nature (Balmford & Bond 2005). La question n'est pas seulement d'identifier les conséquences du réchauffement de la planète en « projetant » la niche climatique des espèces mais plutôt de considérer les interactions entre changement de climat, changement d'habitat, et changement culturelle de représentation de la Nature d'un monde globalisé et de plus en plus urbanisé (Warren *et al.* 2001). Autant l'avouer, cette entreprise apparaît comme *impossible*.

Pourtant, de manière un peu ironique, pour que 190 pays s'engagent à enrayer la crise de la biodiversité en 2010, pour que le président de la république française lance un appel de Paris (Loreau *et al.* 2006), il semble que la prise en compte de notre responsabilité en termes de conservation de la Nature n'ait jamais été aussi forte et qu'elle continue de grandir. Si une gestion de la biodiversité passant par notre intervention face aux changements globaux semble impossible, elle s'impose néanmoins comme étant *nécessaire*.

De quoi dispose t-on ? Si les limites politiques des aires protégées sont fixes, celles des espèces et des mécanismes écologiques ne le sont pas. L'adaptation des aires protégées non pas à la distribution actuelle des espèces mais à leur devenir est envisageable mais peu réaliste sur les plans politique et sociétal. Dans ce contexte, le concept d'aire protégée peut donc sembler obsolète. Cependant, nous avons suggéré, à la suite de nos résultats, que ces aires peuvent être vues non pas comme des îlots clos mais plutôt comme des plaques tournantes. L'idée clef des aires de protection *dynamiques* consiste donc à voir ces zones comme des refuges temporaires dans lesquels certains processus sont *encore* possibles. A la manière de super-corridors, les aires protégées, sont, dans le cas d'un climat changeant, reléguées au rôle d'aire de repos, de ronds-points, dans lesquelles fragmentation et perturbation sont au moins limitées (Lovejoy 2006). Dans ce cas, la connectivité, qui joue un rôle primordial au maintien des espèces dans le temps et dans l'espace, est conçue à l'échelle des continents et du globe.

Mais l'enjeu principal demeure dans la matrice. La conservation, limitée à la notion de protection, laisse sceptique au regard de la fonte des effectifs de nombreuses espèces

communes. La conservation conçue dans un contexte de mondialisation ne semble plus seulement être une discipline d'urgence mais évoque le combat de don Quichotte contre les moulins.

D. L'étude de la Nature Ordinaire favorable au ré-enchantement

L'idée d'une harmonie et d'un équilibre à conserver, qui a prédominé dans le passé et qui domine encore les esprits, est bel et bien à revisiter. Ce revirement est bien illustré par certains auteurs suggérant que, si nous sommes à ce point *incapables* de protéger la biodiversité telle qu'elle *est* il faut peut-être plutôt intervenir massivement pour anticiper ce qu'elle *sera*. Faut-t-il par exemple remettre des espèces disparues du continent nord-américain il y a 13000 ans en utilisant les espèces africaines afin de contrecarrer la domination inévitable des paysages par les rats et les mauvaises herbes (Donlan *et al.* 2005) ?...Ou au contraire, pourquoi ne pas favoriser le déploiement d'espèces capables de survivre dans cette nouvelle Pangée, qui est *de toutes façons*, dominée par l'homme ? Quel intérêt y a-t-il à s'occuper des espèces « condamnées » ?

En suivant les deux principes généraux de la thérapeutique hippocratique, faut-il "s'interdire tout ce qui pourrait nuire" (à la Nature Ordinaire) en oubliant qu'il y a aussi à "aider en toutes circonstances l'action spontanément favorable de la Nature" ? Les causes et conséquences des impacts des activités humaines sont étudiées depuis 50 ans. La complexité des systèmes étudiés implique souvent que l'incertitude excède le pouvoir prédictif des modèles. Est-ce un plaidoyer pour toujours plus de science et plus de technique ?

Concernant la résolution de la crise par la technique il est peu probable et celle dont nous disposons permet déjà, selon certains auteurs, à obtenir un ralentissement majeur du réchauffement (Pacala & Socolow 2004). Il manque autre chose. En réalité, ces interrogations ont toutes une caractéristique fondamentale : elles dépassent le domaine scientifique. La science doit peut être faire preuve de modestie et reconnaître avec Jean Rostand que « *plus on avance et plus les ténèbres de la connaissance s'épaississent* » (Rostand 1939). La science ne résout rien, au contraire.

Admettre à la fois la gravité des changements globaux, les limites de la techno-science et la nécessité impérieuse que l'homme éprouve à *faire quelque chose* plutôt que rien pour enrayer la crise de la biodiversité , c'est peut-être reconnaître aussi les limites d'un credo occidental (Ehrenfeld 1978):

- " Tous les problèmes peuvent être résolus
- Beaucoup peuvent l'être par la technique
- Les autres ont des solutions économiques ou sociales
- Quand le danger sera réel nous travaillerons à une solution pour éviter qu'il ne soit trop tard
- Certaines ressources sont infinies, les autres ont des substituts
- La civilisation humaine survivra."

Quelles sont les conséquences de cette éventuelle mise en défaut de la pratique scientifique ? Les lecteurs de *Conservation Biology* font leur pain quotidien de destructions d'habitat, du changement climatique, d'extinctions d'espèces, de la pollution, de problèmes de santé causés par la dégradation de l'environnement, etc... A tel point que certains auteurs soulignent un parallèle possible entre les biologistes de la conservation et les tenants religieux du déclenchement prochain de l'Apocalypse (Orr 2005).

Sur le plan économique, la coexistence du développement et de la conservation sont souvent perçus comme contradictoires, même si l'interdisciplinarité et la volonté de concevoir ensemble conservation et développement constituent une tendance lourde (Berkes 2004).

Sur le plan politique, la nécessité d'impliquer et d'appliquer les recherches des scientifiques de la conservation a été récemment réaffirmée (Loreau *et al.* 2006). Certains auteurs y voient une crise d'identité de l'écologue scientifique car celui-ci peut difficilement ne plus intervenir dans la sphère politique et sociétale en se retranchant derrière son statut d'homme de science, et sa neutralité (Bradshaw & Bekoff 2001).

L'abîme creusé par les changements globaux laisse supposer que les solutions éventuelles à la crise de la biodiversité ne seront ni seulement scientifiques ni seulement techniques. La vision du monde techno-scientifique est incontestablement influencée par les divers courants culturels, éthiques et philosophiques (Rozzi 1999). Ces dimensions non-scientifiques sont intimement inscrites dans le projet de la biologie de la conservation, discipline qui, lorsqu'on lui laisse seulement ses dimensions strictement scientifiques, se réduit à peu de chose. Les changements globaux nous invitent donc à rompre avec le scientisme et à reconnaître la dimension culturelle de nos investigations. Quelle place pour la Nature Ordinaire dans ce contexte ?

Celle-ci présente la particularité de ne pas être « quelque part », elle est à notre porte (Gaston & Evans 2004). Ses modifications dues aux activités humaines sont profondes et s'expriment sur la totalité du globe désormais largement dominé par des écosystèmes artificialisés (Vitousek *et al.* 1997). Ne faut-il pas admettre que les sciences de la conservation

procèdent aujourd'hui, dans bien des cas plus à une redécoration de la Nature qu'à une véritable restauration ?

Je pense qu'en ce sens, l'étude de la Nature Ordinaire occupe une place centrale. L'étude de la Nature de tous les jours, est en effet rarement le fait des seuls scientifiques. La quasi-totalité des résultats des travaux qui la concernent (en particulier cette thèse) sont le résultat de la participation d'un nombre considérable d'amateurs bénévoles. D'autres types de suivis prennent des allures *familiales* au sens propre (tel que l'Observatoire des Papillons de Jardins). Cette appropriation de la Nature *en devenir* par la société, généralement appelée science participative, démythifie le côté mystérieux, compliqué et élitiste de l'écologie scientifique mais relève d'une Ecologie de la réconciliation, qu'il reste à développer. Chacun peut participer.

D'autre part, en s'intéressant aux espèces composant la faune et la flore visibles par tous, les messages concernant la Nature Ordinaire se placent dans un cadre favorable à une éthique de la responsabilité collective. Il est notamment probable qu'un citoyen se sente concerné par les insectes, les grenouilles et les fleurs qu'il a pu montrer à ses enfants en se promenant le dimanche plutôt que par la déforestation des forêts lointaines ou le rôle des pollinisateurs joués par les bourdons. Ce même citoyen, aura peut être comme seul rapport avec la Nature la distribution de morceaux de pain à des canards exotiques de la mare située dans l'espace vert proche de chez lui. Ce rapport aux espèces qui nous entourent participe activement, dans un monde perçu comme écologiquement menaçant, au désir de réenchancement qui fonde notre exigence de conservation.

Bibliographie

- Alonso D., Etienne R.S. & McKane A. (2006) The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 451-457
- Bachelard G. (1938) *La formation de l'esprit scientifique*. Vrin.
- Balmford A., Bennun L., ten Brink B., Cooper D., Côté I.M., Crane P., Dobson A., Dudley N., Dutton I., Green R.E., Gregory R.D., Harrison J., Kennedy E.T., Kremen C., Leader-Williams N., Lovejoy T.E., Mace G., May R., Mayaux P., Morling P., Philips J., Redford K., Ricketts T.H., Rodriguez J.P., Sanjayan M., Schei P.J., van Jaarsveld A.S. & Walther B.A. (2005a) The convention on biological diversity's 2010 target. *Science*, 307, 212-213
- Balmford A. & Bond W. (2005) Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters*, 8, 1218-1234
- Balmford A., Crane P., Dobson A., Green R.E. & Mace G.M. (2005b) The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 360, 221-228
- Balmford A., Green R.E. & Jenkins M. (2003) Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 326-330
- Benton T.G., Vickery J.A. & Wilson J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 182-188
- Berkes F. (2004) Rethinking community-based conservation. *Conservation Biology*, 18, 621-630
- Blackburn T.M. & Gaston K.J. (2003) *Macroecology: concepts and consequences*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Box G.E.P. & Draper N.R. (1987) *Empirical Model-Building and Response Surfaces*. Wiley.
- Bradshaw G.A. & Bekoff M. (2001) Ecology and social responsibility: the re-embodiment of science. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 460-465
- Cardinale B.J., Srivastava D.S., Duffy J.E., Wright J.P., Downing A.L., Sankaran M. & Jouseau C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989-992
- Carroll, S. S. & Pearson, D. L. (2000). Detecting and Modeling Spatial and Temporal Dependence in Conservation Biology. *Conservation Biology*, 14(6), 1893-1897

- Carroll C., Noss R.F., Paquet P.C. & Shumaker N. (2004) Extinction debt of protected areas in developing landscapes. *Conservation Biology*, 18, 1110-1120
- Caughley G. (1994) Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, 63, 215-244
- Chase J. (2005) Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology*, 19, 182-186
- Clark J.S. (2005) Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters*, 8, 2-14
- Diamond J. (1989) *Overview of recent extinctions. In: Western, D. and Pearl, M. (eds) Conservation for the Twenty-first Century, pp 37-41.* Oxford University Press, New York.
- Diaz S., Fargione J., Chapin III F.S. & Tilman D. (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4, 1300-1305
- Donald, P. F., Green, R. E. and M. F. Heath. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268:25-29.
- Donlan J., Greene H.W., Berger J., Bock C.E., Bock J.H., Burney D.A., Estes J.A., Foreman D., Martin P.S., Roemer G.W., Smityh F.A. & Soulé M.E. (2005) Re-wilding North America. *Nature*, 436, 913-914
- Dunk J.D., Zielinski W.J. & Welsh H.H.J. (2006) Evaluating reserves for species richness and representation in northern California. *Diversity and distribution*, 12, 434-442
- Ehrenfeld D. (1978) *The Arrogance of Humanism.* Oxford University Press, New York.
- ESRI 2004. Patch Analyst 3. 1. <http://flash.lakeheadu.ca/~rrempel/patch/>
- Fazey I., Fisher J. & Lindenmayer D.B. (2005) What do conservation biologists publish? *Biological Conservation*, 124, 63-73
- Fischer, M. & Stöcklin, J. (1997) Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950-1985. *Conservation Biology*, 11, 727-737.
- Fisher, D.O., Blomberg, S.P. & Owens, I.P.F. (2003) Extrinsic versus intrinsic factors in the decline and extinction of Australian marsupials. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 270, 1801-1808.
- Futuyma D.J. & Moreno G. (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 19, 207-233
- Garrot R.A., White P.J. & Vanderbilt White C.A. (1993) Overabundance: an issue for conservation biologists? *Conservation Biology*, 7, 946-949

- Gaston K.J. & Evans K.L. (2004) Birds and people in Europe. *The Royal Society*, 271, 1649-1655
- Green R.E., Cornell S.J. & Scharlemann J.P.W. (2005) Farming and the fate of wild Nature. *Science*, 307, 550-555
- Gregory R.D., van Strien A., Vorisek P., Meyling A.W.G., Noble D.G., Foppen R.P.B. & Gibbons D.W. (2005) Developing indicators for European birds. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 360, 269-288
- Helm A., Hanski I.K. & Pärtel M. (2006) Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology letters*, 9, 72-77
- Hinsley S.A. & Bellamy P.E. (2000) The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *Journal of Wildlife Management*, 60, 33-49
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Holyoak M., Leibold M.A. & Holt R.D. (2005) *Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities*. Chicago University Press.
- Julliard R., Jiguet F. & Couvet D. (2004) Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*, 10, 148-154
- Kassen R. (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 173-190
- Kleijn D., Berendse F., Ruben S. & Niels G. (2001) Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature*, 413, 723-725
- Kotze D.J. & O'Hara R.B. (2003) Species decline-but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 135, 138-148
- Krebs J.R., Wilson J.D., Bradbury R.B. & Siriwardena G.M. (1999) The second silent Spring? *Nature*, 400, 611-612
- Larrère C. (1997) *Les Philosophies de l'environnement*. PUF, Paris.
- Lawton J.H., Bignell D.E., Bolton B., Bloemers G.F., Eggleton P., Hammond P.M., Hodda M., Holt R.D., Larsen T.B., Mawdsley N.A., Stork N.E., Strivastava D.S. & Watt A.D. (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391, 72-76
- Legendre P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm ? *Ecology*, 74, 1659-1673

- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzales A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613
- Levins R. (1968) *Evolution in changing environments*, Princeton, N. J.
- Lockwood J.L., Russel G.J., Gittleman J.L., Daehler C.C., McKinney M.L. & Purvis A. (2002) A Metric for Analysing Taxonomic Patterns of Extinction Risk. *Conservation Biology*, 16, 1137-1142
- Loh J., Green R.E., Ricketts T., Lamoureux 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*, 360, 289-295
- Loreau M., Mouquet N. & Gonzalez A. (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *PNAS*, 100, 12765-12770
- Loreau M., Oteng-Yeboah A., Arroyo M.T.K., Babin D., Barbault R., Donoghue M., Gadgil M., Häuser C., Heip C., Larigauderie A., Ma K., Mace G., Mooney H.A., Perrings C., Raven P., Sarukhan J., Schei P., Scholes R.J. & Watson R.T. (2006) Diversity without representation. *Nature*, 442 245-246
- Lovejoy T.E. (2006) Protected areas: a prism for a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 329-333
- Luck G.W., Daily G.C. & Ehrlich P.R. (2003) Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 331-336
- Margules C.R. & Pressey R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243-253
- McGill B.J., Enquist B., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185
- McKinney M.L. (1997) Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 28, 495-516
- McKinney M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127, 247-260
- Miller J.R. & Hobbs R.J. (2002) Conservation where people live and work. *Conservation Biology*, 16, 330-337
- Mouquet N. & Loreau M. (2003) Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *the american naturalist*, 162

- Munday, P.L. (2004) Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biology*, 10, 1642–1647
- Nichols J.D. (1991) Science, population ecology, and the management of the american black duck. *Journal of Wildlife Management*, 55, 790-799
- Norris K. (2004) Managing threatened species: the ecological toolbox, evolutionary theory and declining-population paradigm. *Journal of Applied Ecology*, 41, 413-426
- Olden J.D. (2006a) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 113-120
- Olden, J. (2006b) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33, 2027–2039
- Olden J.D., Poff N.L., Douglas M.B., Douglas M.E. & Fausch K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 18-24
- Orr D.A. (2005) Armageddon Versus Extinction. *Conservation Biology*, 19, 290-292
- Pacala S. & Socolow R. (2004) Stabilization Wedges: Solving the Climate Problem for the Next 50 Years with Current Technologies *Science*, 305, 968 - 972
- Parker V.T. (2004) The community of an individual: implications for the community concept. *Oikos*, 104, 27-34
- Pereira H. & Cooper H.D. (2005) Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology & Evolution*, in press
- Purvis A. & Hector A. (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405, 212-219
- Rabinowitz D. (1981) Seven forms of rarity. In: *The biological aspects of rare plants conservation* (ed.Synge H), pp. 205-217. Chichester
- Robinson R., Siriwardena G.M. & Crick H.Q.P. (2005) Size and trends of the House Sparrow *Passer domesticus* population in Great Britain. *Ibis*, 147, 552-562
- Rodrigues A.S.L., Andelman S.J., Bakarr M.I., Boitani L., Brooks T.M., Cowling R.M., Fishpool L.D.C., da Fonseca G.A.B., Gaston K.J., Hoffmann M., Long J.S., Marquet P.A., Pilgrim J.D., Pressey R.L., Schipper J., Sechrest W., Stuart S.N., Underhill L.G., Waller R.W., Matthew E.J.W. & Yan X. (2004) Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*, 428, 640-643
- Rostand J. (1939) *Pensées d'un biologiste*. Stock, Paris.
- Royle J.A., Nichols J.D. & Kéry M. (2005) Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos*, 110, 353-359

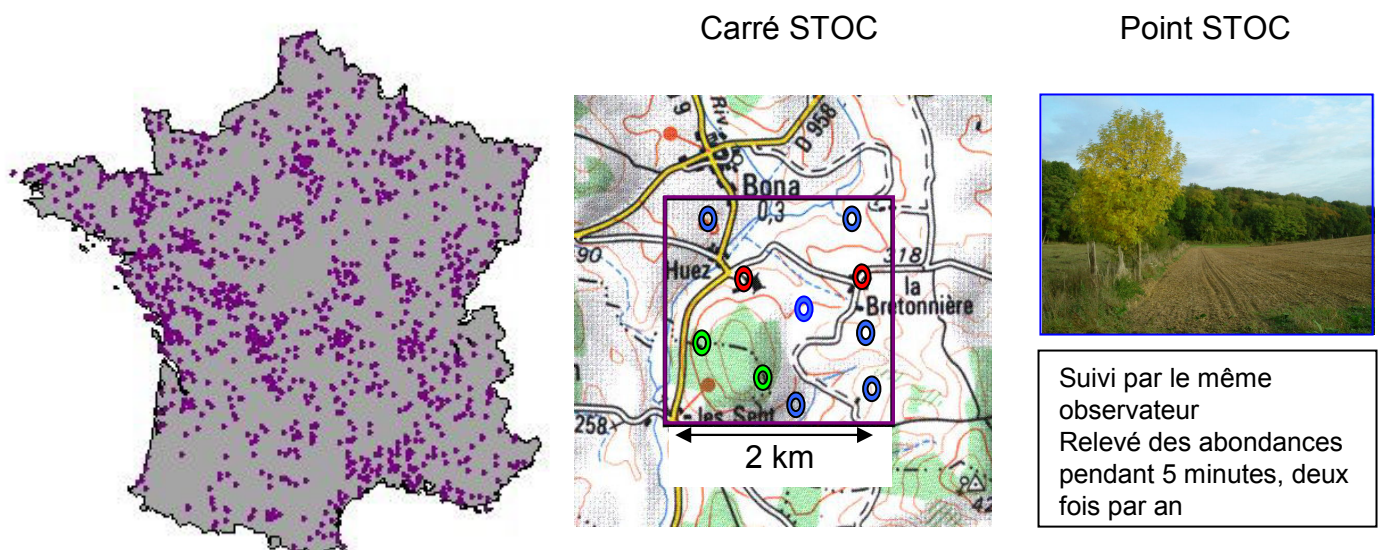
- Rozzi R. (1999) The Reciprocal Links between Evolutionary-Ecological Sciences and Environmental Ethics. *BioScience*, 49, 911-921
- Sax D.F. & Gaines S.D. (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 561-566
- Sekercioglu Ç.H. (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 464-471
- Smart S.M., Bunce R.G.H., Marrs R., LeDuc M., Firbank L.G., Maskell L.C., Scott W.A., Thompson K. & Walker K.J. (2005) Large-scale changes in the abundance of common higher plant species across Britain between 1978, 1990 and 1998 as a consequence of human activity: Tests of hypothesised changes in trait representation. *Biological Conservation*, 124, 355-371
- Smart S.M., Thompson K., Marrs R.H., Le Duc M.G., Maskell L.C. & Firbank L.G. (2006) Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 273, 2659-2665
- Soulé M.E. & Sanjayan M.A. (1998) Conservation targets: Do they help? *Science*, 279, 2060-2061
- Stoate C., Boatman N.D., Borralho R.J., Carvalho C.R., de Snoo G.R. & Eden P. (2001) Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, 63, 337-365
- Thomas C.D. & Lennon J.J. (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature*, 399, 213
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenko J. & Melillo J.M. (1997) Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499
- Warren M.S., Hill J.K., Thomas J.A., Asher J., Fox R., Huntley B., Roy D.B., Telfer M.G., Jeffcoate S., Harding P., Jeffcoate G., Willis S.G., Greatorex-Davies J.N., Moss D. & Thomas C.D. (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414, 65-69
- Whitfield J. (2006) How green was my subsidy? *Nature*, 439, 908-909
- Wiens J., Fahrig L. & Milne B. (2004) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge University Press
- Yoccoz N.G., Nichols J.D. & Boulinier T. (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 446-453

Technique 1

Le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC)

Ce programme de suivi a pour objectif le suivi spatial et temporel de l'abondance des populations d'oiseaux communs en France. Il est réalisé par des observateurs bénévoles.

Lors de son début en 1989, les sites suivis étaient choisis par les observateurs. En 2001, ce programme a été modifié. Il consiste depuis en la réalisation de points d'écoute localisés dans des carrés de 2x2 km. Chaque carré est tiré au sort dans un rayon de 10 km autour d'un lieu proposé par un observateur désirant participer au suivi. Ce tirage au sort assure une bonne représentativité des paysages suivis (zones urbaines, milieux agricoles, forêts). Ce sont plus de 1200 carrés qui sont désormais suivis par ce protocole.



Dans chaque carré, l'observateur réalise 10 points d'écoute. Ces points sont répartis dans le paysage par l'observateur de manière à représenter le mieux possible les différents types d'habitats présents. Dans cet exemple, les points bleus, rouges et verts sont donc localisés respectivement en milieu agricole, urbanisé et forestier.

Sur chaque point, l'observateur note tous les oiseaux identifiés visuellement ou auditivement pendant 5 minutes exactement. L'observateur note tous les oiseaux qu'il entend ou voit, posés ou en vol, pendant cette durée. Toutes les espèces sont notées, et on ne note que les contacts d'individus différents. Il appartient à l'observateur de juger si deux contacts sont à attribuer au même individu ou à deux individus différents. Les jumelles peuvent être utilisées pour identifier un oiseau détecté préalablement. De bonnes conditions météorologiques sont requises.

Ce relevé est réalisé à deux reprises : une fois au début du printemps et une deuxième fois 5 semaines plus tard. Ces deux passages permettent d'identifier à la fois les espèces qui nichent précocement et tardivement en France. Les points sont réalisés dans le même ordre à chaque passage. Enfin, le même observateur réalise le même protocole chaque année.

Technique 1 (suite)

Le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (suite)

Un relevé détaillé de l'habitat est effectué autour de chaque point d'écoute (dans un rayon de 100 mètres autour du point), selon le protocole et les catégories fournis. Cette description est réalisée tous les ans. On distingue, si cela est pertinent, l'habitat principal d'un habitat secondaire différent mais moins représenté.

A. Forêt (arbres > 5m de hauteur)

| | | |
|---------------------------|-------------------------------------|---------------------------|
| 1 Feuillus | 1 Semi-naturelle ou âges mélangés | 1 Chêne |
| 2 Conifères | 2 Plantation équienne | 2 Hêtre |
| 3 Mixte (> 10% de chaque) | 3 Plantation non-équienne | 3 Erable |
| | 4 Plantation mûre (> 10m de haut) | 4 Châtaignier |
| | 5 Jeune plantation (5-10m) | 5 Autre essence feuillue |
| | 6 Parc (arbres éparées et prairies) | 6 Sapin |
| | 7 Sous-bois dense | 7 Epicéa |
| | 8 Sous-bois modéré | 8 Pin |
| | 9 Sous-bois éparse | 9 Mélèze |
| | 10 Bois mort présent | 10 Autre essence conifère |
| | 11 Bois mort absent | 11 Autre essence |

B. Buissons (ou jeune forêt < 5m de hauteur)

| | | |
|-------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| 1 Forêt de régénération | 1 Feuillus | 1 Surtout grands (3-5 mètres) |
| 2 Buissons calcicoles | 2 Conifères | 2 Surtout petits (1-3 mètres) |
| 3 Lande | 3 Mixte (10% de chaque) | 3 Sous-bois dense |
| 4 Jeune taillis | 4 Buissons feuillus de marais | 4 Sous-bois modéré |
| 5 Nouvelle plantation | 5 Buissons conifères de marais | 5 Sous-bois éparse |
| 6 Coupe « à blanc » | 6 Buissons mixtes de marais | 6 Fougères |
| 7 Autres | 7 Feuilles persistantes | 7 Pâturé |
| | 8 Garrigue | |
| | 9 Maquis | |

C. Pelouses, marais et landes

| | | |
|---------------------------------|--|------------------------|
| 1 Pelouse calcaire sèche | 1 Haies avec arbres | 1 Non pâturé |
| 2 Lande herbacée | 2 Haies sans arbres | 2 Pâturé |
| 3 Lande de bruyère | 3 Lignes d'arbres sans haie | 3 Foin |
| 4 Pelouse humide naturelle | 4 Autre limite de terrain (mur, fossé...) | 4 Beaucoup de fougères |
| 5 Autres pelouses sèches | 5 Groupe isolé de 1-10 arbres | |
| 6 Pelouse inondée/marais pâturé | 6 Pas de haie | |
| 7 Roselière | 7 Montagne | |
| 8 Autres marais ouverts | 8 Digue | |
| 9 Marais salants | | |
| 10 Tourbières | | |
| 11 Marais salé | | |

Technique 1 (suite)

D. Milieux agricoles

| | | |
|--------------------------------|--|----------------------|
| 1 Prairie cultivée | 1 Haies avec arbres | 1 Non pâturé |
| 2 Prairie non cultivée | 2 Haies sans arbres | 2 Pâturé |
| 3 Mixité prairie / cultures | 3 Ligne d'arbres sans haie | 3 Céréales |
| 4 Grandes cultures | 4 Autre limite de terrain (mur, fossé...) | 4 Maïs |
| 5 Verger / vignes / maraîchers | 5 Groupes isolés de 1-10 arbres | 5 Tournesol |
| 6 Autres types de cultures | 6 Cour de ferme, basse-cour | 6 Colza |
| | 7 Pas de haie | 7 Cultures à racines |
| | | 8 Sol nu |
| | | 9 Autres cultures |

E. Milieux bâtis ou urbanisés

| | | |
|-------------|---|---|
| 1 Urbain | 1 Bâtiments | 1 Industriel |
| 2 Suburbain | 2 Jardins | 2 Résidentiel |
| 3 Rural | 3 Parcs municipaux, zones de loisirs | 3 Beaucoup d'arbres |
| | 4 Traitement des eaux urbaines | 4 Peu d'arbres |
| | 5 Près d'une route (< 50 mètres) | 5 Grande surface de jardins (> 450m ²) |
| | 6 Près d'une voie de chemin de fer (< 50 mètres) | 6 Moyenne surface de jardins (100 - 450 m ²) |
| | 7 Décharge d'ordures | 7 Faible surface de jardins (< 100 m ²) |
| | | 8 Beaucoup de buissons |
| | | 9 Peu de buissons |

F. Milieux aquatiques

| | | |
|--|----------------------------|--|
| 1 Mare (moins de 50 m ²) | 1 Non utilisé/non perturbé | 1 Eutrophique (eau verte) |
| 2 Petit étang (50 - 450 m ²) | 2 Sports nautiques | 2 Oligotrophique (eau claire, peu d'algues) |
| 3 Lac/réservoir (berges naturelles) | 3 Pêche à la ligne | 3 Dystrophique (eau noire) |
| 4 Réservoir (berges non naturelles) | 4 Activité industrielle | 4 Bigarré (eau claire, beaucoup d'algues) |
| 5 Carrière de gravier, de sable... | 5 Traitements d'eaux usées | 5 Courant faible / moyen |
| 6 Ruisseau (< 3m de largeur) | 6 Autres dérangements | 6 Courant fort |
| 7 Rivière (3m < largeur < 10m) | 7 Activité industrielle | 7 Dragué |
| 8 Fossé inondé (< 2m de largeur) | 8 Petites îles | 8 Non dragué |
| 9 Petit canal (2 - 5m. de largeur) | | 9 Rives nues |
| 10 Grand canal (> 5m de largeur) | | 10 Rives avec végétation |
| 11 Eaux saumâtres (salins, lagunes...) | | |
| 12 Fleuve / rivière large (> 10m) | | |

G. Rochers terrestres ou côtiers

| | | |
|---------------------------|--|--|
| 1 Falaise | 1 Montagne | 1 Roche nue |
| 2 Eboulis, pente rocheuse | 2 Pas en montagne | 2 Végétation basse présente (mousses, lichens...) |
| 3 Pavement calcaire | 3 Bord de mer | 3 Graminées présentes |
| 4 Autres sols rocheux | 4 Fort dérangement par l'homme (grimpeurs, promeneurs...) | 4 Buissons présents |
| 5 Carrière | | |
| 6 Mine / abîme / terril | | |
| 7 Grotte | | |

Technique 2

Le problème de la détectabilité

Toute mesure basée sur des individus ou des espèces (C) dépend de deux paramètres:

La quantité réelle (N)

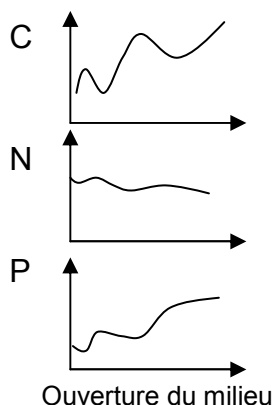
La probabilité de détection (P)

$$C = N \times P$$

Sachant que l'on s'intéresse plus souvent à des mesures relatives (y a-t-il eu une baisse ou une augmentation) plutôt qu'à des mesures absolues (y a-t-il 16 ou 24 espèces exactement), **pourquoi est-ce si important ?**

Car même si la détectabilité en tant que telle n'est généralement pas un paramètre crucial, ses variations sont fondamentales.

Or celles-ci ont des origines multiples. Par exemple, la détectabilité peut varier pour des raisons intrinsèques (si par exemple certaines espèces sont plus discrètes et d'autres plus visibles), mais aussi pour des raisons externes (les variations dans l'effort de prospection, la qualification des observateurs, l'habitat, ou d'autres facteurs qui nous échappent). Souvent, ce problème n'est ni évalué ni même évoqué. Pourtant, il peut biaiser et/ou augmenter considérablement la précision d'une étude.



Dans cet exemple fictif (mais réaliste), le nombre d'espèces semble augmenter dans les milieux plus ouverts

Ce lien apparent ne correspond à aucune réalité écologique !

Par contre, la probabilité de détection augmente avec l'ouverture du milieu car les espèces sont plus facilement visibles

Comment prendre en compte ce problème de détectabilité ?

Il y a trois solutions:








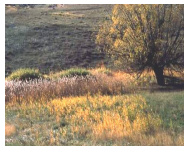
1) la probabilité de détection est *a priori* suspectée de dépendre d'une variable mesurable. Cette co-variable peut alors être utilisée pour modéliser et estimer la probabilité de détection. C'est souvent la *distance* qui est utilisée.

Technique 2 (suite)

2) le protocole de suivi permet l'estimation directe de la probabilité de détection. Dans ce cas, il est généralement nécessaire que le protocole comporte une session d'échantillonnage pendant laquelle la communauté est considérée comme close (sans événement de colonisation ou d'immigration). On utilise ensuite les techniques de capture-recapture pour estimer cette probabilité. Cette dernière technique repose sur des estimateurs. Par exemple l'estimateur Jackknife suppose que les espèces ne sont pas toutes identiquement détectables (modèle Mh). C'est ce modèle qui est notamment utilisé par le logiciel COMDYN

Sur deux sites suivis deux années, on considère (i) que la communauté peut connaître des extinctions locales et des immigrations locales d'espèces entre les deux années; (ii) que, en revanche, la communauté ne connaît pas de tels événements au cours du suivi réalisé chaque année. Autrement dit au cours des points pt1, pt2...qui correspondent aux 10 points d'écoutes du protocole STOC-EPS; (iii) Que les espèces ont une probabilité de détection différentes entre elles.

Les données sont alors traduites en matrice de présence absence selon le schéma suivant:

| | | | | | | | | |
|----------|---|----------|---|--|--|--|--|--|
| | | |  |  |  |  |  |  |
| <i>i</i> |  | <i>j</i> |  | $\begin{pmatrix} i \\ j \end{pmatrix} \begin{pmatrix} pt1 \\ pt2 \\ \vdots \\ pt1 \\ pt2 \\ \vdots \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 1 & 1 \\ \vdots & & & & & \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ \vdots & & & & & \end{pmatrix}$ | | | | |

Cette matrice permet de calculer la fréquence des espèces contactées exactement h fois sur chacun des K points une année donnée (f_h avec $h=1, 2, \dots, K$). La forme générale de l'estimateur Jackknife de la richesse spécifique est alors donnée par

$$\hat{N}_k = R + \sum_{h=1}^K \alpha_{hk} f_h \quad \text{Où } R \text{ est le nombre d'espèce observées, et } \alpha_{hk} \text{ sont des constantes}$$

Des paramètres reflétant la dynamique de la communauté entre années (i et j) peuvent aussi être estimés. Soit R_i le nombre d'espèce observées l'année i . Soit M_j le nombre d'espèces, qui parmi les R_i sont estimées être encore présentes l'année j . L'estimation de l'extinction locale entre les années i et j est définie par:

$$1 - \hat{\Phi}_{ij} = 1 - M_j / R_i \quad \text{De même, le turnover est estimé comme la proportion d'espèce nouvelles l'année } j$$

3) D'autres méthodes permettent de résoudre ce problème de détection sans passer par l'utilisation de tels estimateurs mais en décryptant explicitement le processus de détection qui a conduit aux données récoltées. Dans ce cas, l'approche bayésienne, (ou par maximum de vraisemblance) est utilisée. Un avantage de ces techniques est de modéliser explicitement les différentes sources de variabilité lors de l'estimation des paramètres. Ceci permet de ne pas omettre la variance associée aux estimateurs. Toutes les sources de variabilité sont modélisées ensemble.

Technique 3

L'autocorrélation spatiale

L'autocorrélation spatiale est la propriété d'une variable à prendre des valeurs plus similaires (ou plus différentes) en deux points de l'espace que ce que prédit la répartition spatiale aléatoire des valeurs de la variable (Legendre, Ecology, 1993).

Quand ce processus a-t-il lieu ? Deux phénomènes entraînent une structuration non aléatoire des données dans l'espace : 1) Les processus physiques tels que le climat ou la nature du sol, qui suivent un gradient...2) Les processus biologiques tels que la dispersion et la sélection positive ou négative de l'habitat.

Pourquoi est-ce important ?

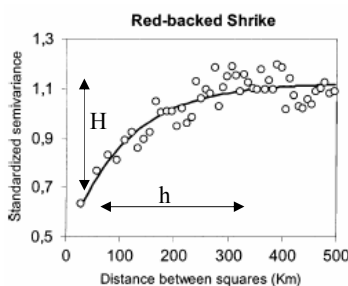
Premièrement, parce que la plupart des tests statistiques reposent sur l'hypothèse fondamentale que les répliques qui constituent un jeu de données sont indépendantes les unes des autres. Avec le phénomène d'autocorrélation spatiale, cette indépendance n'est plus respectée car les événements sont liés par la distance qui les sépare. Or cet écart peut produire une perte de puissance (des relations ne sont pas détectées) ou, pire, entraîner la détection de fausses relations (Carroll, 2000).

Comment prendre en compte ce problème ?

La première étape fondamentale consiste à décrire le lien spatial entre les données. Un moyen simple est d'utiliser l'analyse du semi-variogramme (figure ci-dessous). Cette fonction reflète la variance de la valeur d'une variable entre les points en fonction de leur distance.

Soit s_i un point géographique de mesure, et $\hat{e}(s_i)$ la valeur estimée de la variable d'intérêt en ce point. Soit d la distance séparant les points s_i et $s_i + d$. Soit $N(d)$ le nombre de paires d'observations situées à la distance d l'une de l'autre. L'équation du semi-variogramme empirique peut alors s'écrire:

$$\gamma(d) = \frac{1}{N(d)} \sum_{i=1}^{N(d)} (\hat{e}(s_i) - \hat{e}(s_i + d))^2$$



Semi-variogramme de l'abondance de la Pie-grièche écorcheur

La forme du semi-variogramme renseigne sur la magnitude de l'autocorrélation spatiale (donnée par la distance H), et sur sa distance caractéristique (donnée par h). Au-delà de cette distance les points sont spatialement indépendants.

Dans une deuxième étape, la structure d'autocorrélation spatiale peut être modélisée par l'intermédiaire de modèles statistiques mixtes. Ces modèles consistent à déclarer les effets d'intérêt comme fixes et l'autocorrélation spatiale comme effet aléatoire. La comparaison des modèles *avec* et *sans* autocorrélation spatiale permet de vérifier l'effet de la modélisation spatiale.

Technique 3 (suite)

L'autocorrélation spatiale

Deuxièmement, l'autocorrélation spatiale est la propriété sous-jacente des données qui permet l'utilisation de certaines techniques d'interpolation. Dans ce cas, on se sert de l'autocorrélation pour prédire au mieux les valeurs d'une variable dans l'espace. Cette technique suppose de modéliser l'autocorrélation spatiale afin de produire des interpolations précises et non biaisées. Une technique pertinente pour réaliser ce type d'interpolation est le krigeage. Cette fonction respecte au mieux la structure d'autocorrélation spatiale des données pour effectuer des prédictions.

Soit $Z(s)$ un processus gaussien stationnaire (c'est à dire dont l'espérance ne dépend pas de l'emplacement (s) , de moyenne μ , de variance σ^2 . On choisit de l'écrire sous la forme : $Z(s) = \mu + e(s)$.

Où μ est l'espérance (moyenne) de Z et $e(s)$ le processus gaussien d'espérance nulle en tout point s . Soit s_0 un point où la valeur prise par Z est inconnue. On suppose que Z a fait l'objet d'une campagne de mesures qui a permis de construire un variogramme empirique, puis de modéliser ce variogramme. L'autocorrélation spatiale de Z est alors considérée comme connue, sous la forme d'une fonction de la distance entre les observations seulement. Cette autocorrélation spatiale est représentée par la matrice:

$$V = \begin{pmatrix} \sigma_{e(s_1)}^2 & cov(e(s_1), e(s_2)) & \dots & cov(e(s_1), e(s_n)) \\ cov(e(s_2), e(s_1)) & \sigma_{e(s_2)}^2 & \dots & cov(e(s_2), e(s_n)) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ cov(e(s_n), e(s_1)) & \dots & \dots & \sigma_{e(s_n)}^2 \end{pmatrix}$$

On connaît également (comme sont connues les distances entre les points d'observations et le point où l'on souhaite faire la prédiction) le vecteur : $v_o = [cov(e(s_o), e(s_1)) \dots cov(e(s_o), e(s_n))]$. Ce vecteur v_o respecte le modèle de variogramme calculée préalablement. On obtient un estimateur de $Z(s_o)$:

$$\hat{Z}(s_o) = \mu + \hat{e}(s_o).$$

L'estimation de $\hat{e}(s_o)$ en utilisant la matrice de covariance entre les points et la transposée du vecteur v_o :

$$\hat{e}(s) = v_o' V^{-1} e(s)$$

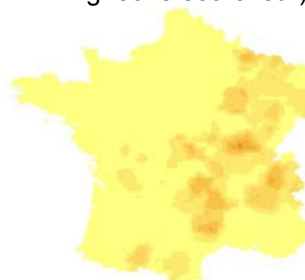


Répartition discrète
Des points STOC



Autocorrélation
spatiale

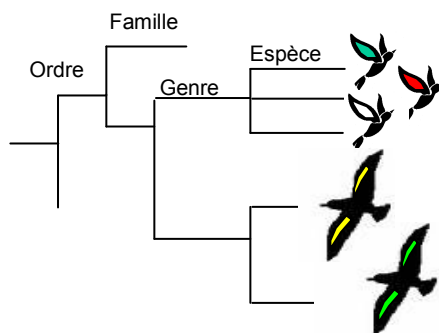
Interpolation
(abondance de la pie
grièche écorcheur)



Technique 4

L'autocorrélation taxonomique

Les espèces ne sont pas indépendantes mais liées les unes aux autres par l'histoire évolutive. Ainsi, les traits (tels que la masse, la capacité de migration) ne se distribuent généralement pas aléatoirement entre les espèces, car certaines peuvent diverger d'un ancêtre commun au regard de certains traits tout en partageant les autres. Dans ce cas, un niveau taxonomique donné (par exemple le genre) regroupant des niveaux inférieurs (des espèces) peut aussi constituer un regroupement non aléatoire de certains traits.



Dans cet exemple les espèces se différencient pour le trait *couleur des ailes* mais le trait *taille du corps* est regroupé au niveau du genre. Ce regroupement induit une autocorrélation taxonomique qui empêche de considérer les espèces comme indépendantes vis à vis de leur taille.

Pourquoi est-ce important?

Beaucoup d'études examinent une question en utilisant plusieurs espèces et considèrent la réponse de chacune des espèces comme un réplicat statistique. Dans ce cas, une autocorrélation taxonomique peut fragiliser l'hypothèse d'indépendance statistique nécessaire à la réalisation du test.

Comment tenir compte de ce lien entre les espèces ?

La première étape consiste à *quantifier* cette autocorrélation taxonomique. Cette propriété est en réalité exactement comparable à celle de l'autocorrélation spatiale. En effet, on peut considérer que chaque espèce occupe une position bien précise dans l'espace phylogénétique.

La statistique de Moran, développée à l'origine pour tester l'existence d'une autocorrélation spatiale peut donc être réutilisée (Lockwood, 2002). Calculée aux différents niveaux taxonomiques, cette mesure détecte si oui ou non un trait particulier (qualitatif ou quantitatif) est réparti de façon non-aléatoire entre les groupes de ce niveau.

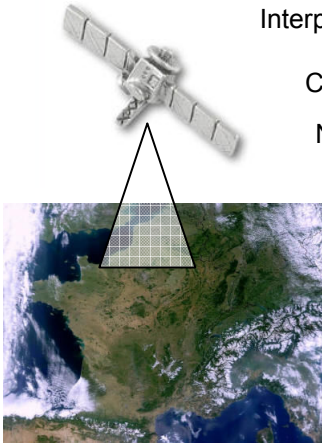
Lorsqu'une autocorrélation significative est détectée, d'autres méthodes permettent de *tenir compte* du lien phylogénétique entre espèces pour réaliser les tests statistiques classiques (logiciel CAIC).

Technique 5

Fragmentation et dynamique des paysages

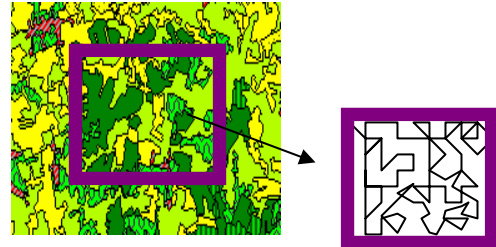
Fragmentation

Données CORINE Land-Cover 1992



Interprétation d'images satellites
Continue sur tout le territoire
Nomenclature standardisée
de 44 classes
Résolution de 25 ha

Utilisation



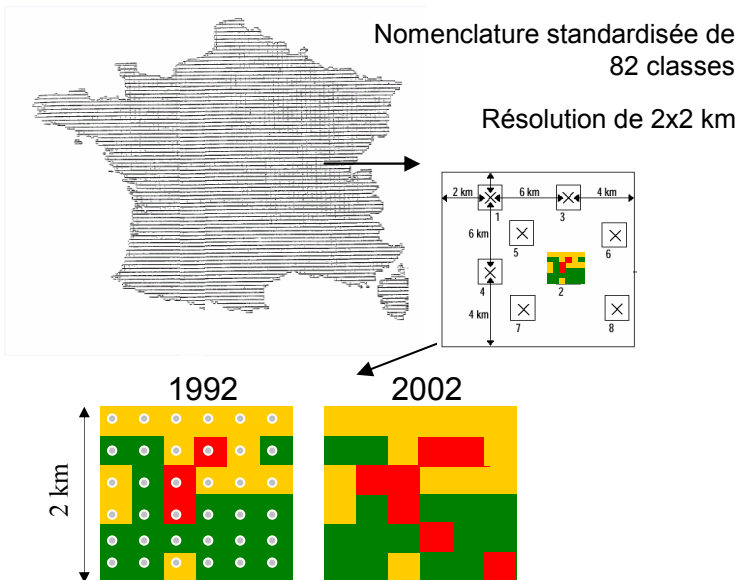
Sur chaque carré STOC, la **fragmentation** correspond à la longueur de total de contact entre les polygones délimités par la base CORINE quel que soit leur code.

Perturbation

Données TERUTI

Enquête de terrain en 1992 et 2002

Données discrètes, espacement régulier de 15500 grilles



Sur chaque grille TERUTI, 36 points sont caractérisés par des observateurs comme appartenant à l'une des 82 classes. Ces classes détaillées sont regroupées en trois classes majeures: Urbain, agricole, Naturel (ici notées respectivement en rouge, jaune et vert).

Utilisation

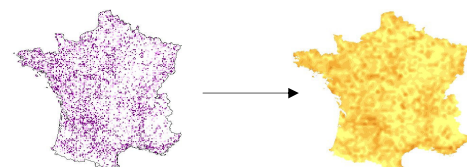
Sur chaque grille TERUTI:

La proportion de classes urbaines, naturelles et agricoles est en 1992 et 2002.

L'**urbanisation** correspond à la différence de la proportion de classe *urbaine* de chaque grille TERUTI entre 1992 et 2002.

Un indice de **perturbation** au sens large est également élaboré en retenant le taux de changement entre classe qui est maximal en valeur absolue (que ce changement corresponde à de l'urbanisation, un recul de la forêt ou une augmentation des terres agricoles)

La différence du nombre de classes urbaines (urbanisation) où le taux de changement de classes maximal (perturbation) sont ensuite interpolées et récupérées sur chaque carré STOC:



Interpolation par krigeage de l'urbanisation