

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET TECHNOLOGIES

CEMAGREF - Unité de Recherches Ecosystèmes Forestiers

THÈSE présentée par
Jean-Yves BARNAGAUD

soutenue le 08 décembre 2011

pour obtenir le grade de **Docteur de l'Université d'Orléans**

Discipline : **Écologie**

**L'avifaune commune face aux changements
anthropiques: comprendre les facteurs de
vulnérabilité à travers la structure et les variations
de la niche écologique**

Thèse dirigée par :

Frédéric ARCHAUX	Ingénieur Chercheur, CEMAGREF
Thierry BOULINIER	Directeur de Recherches, CNRS

Rapporteurs :

Lluís BROTONS	Chercheur, Forest Technology Centre of Catalonia
Wilfried THUILLER	Chargé de Recherches, CNRS

Jury :

François LIEUTIER , Professeur, Université d'Orléans	<i>Président</i>
Lluís BROTONS , Chercheur, Forest Technology Centre of Catalonia	<i>Rapporteur</i>
Wilfried THUILLER , Chargé de Recherches HDR, CNRS	<i>Rapporteur</i>
Denis COUVET , Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle	<i>Examineur</i>
Åke LINDSTRÖM , Professeur, Université de Lund	<i>Examineur</i>
Thierry BOULINIER , Directeur de Recherches, CNRS	<i>Directeur</i>
Frédéric ARCHAUX , Ingénieur Chercheur, CEMAGREF	<i>Encadrant</i>

Résumé

Comprendre les processus par lesquels les activités humaines influent sur la diversité écologique, à des échelles spatiales et temporelles diverses, est une priorité en biologie de la conservation. La niche écologique constitue à cette fin une interface conceptuelle pertinente. Ma thèse traite de l'influence de la structure et des variations de cette interface, et de leur propension à affecter notre interprétation des conséquences des modifications des paysages, des habitats et du climat sur les communautés biotiques. A partir du modèle de l'avifaune commune, pour lequel de vastes bases de données permettent une quantification de la niche multivariée et multi-échelle, je développe un argumentaire en trois volets. Le premier propose qu'au-delà de la multiplicité des axes de la niche, leurs relations et leurs structures permettent d'inférer des processus qui conduisent à la ségrégation des espèces communes le long de gradients d'habitats. Deuxièmement, croiser la niche climatique et la niche d'habitat révèle des interactions entre des sources de vulnérabilité qui semblent de prime abord opérer à des échelles différentes. Enfin, la largeur de la niche d'habitat est non seulement une cause, mais aussi une conséquence de la réponse des espèces aux variations de leur environnement. J'explore les conséquences de ces trois résultats principaux sur notre compréhension des processus qui sous-tendent la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés. Je propose en conclusion de dépasser la vision classique de la niche comme un ensemble de filtres aux effets spatialement et temporellement hiérarchisés, pour prendre explicitement en compte les interactions entre ces filtres et leurs variations dans l'explication et la prédiction des effets écologiques des changements globaux.

Mots clés : Avifaune, Changements Globaux, Communautés Biotiques, Nature Ordinaire, Niche Ecologique.

Common birds facing anthropogenic changes: assessing factors of vulnerability through the structure and variations of the ecological niche

Summary

Deciphering the processes by which human activities influence the diversity of ecological systems, at various temporal and spatial scales, is at the foreground of research in conservation biology. The ecological niche appears in that respect as a relevant conceptual interface. My work addresses the implications of the structure and variations of this interface for our interpretation of the consequences of changes in landscapes, habitats and climatic conditions on biotic communities. I examine this issue through the model of European common birds, for which large-scale data bases allow quantifying the niche in a multivariate and multiscale way. My reasoning holds with three main results. First, beyond the multiplicity of niche axes, exploring their relations and structures allow inferences on the processes that drive the segregation of species along environmental gradients. Second, crossing habitat and climatic niches reveal interactions between sources of vulnerability which seem at a first glance to operate at distinct scales. Last, the breadth of the habitat niche is not only a cause, but also a consequence of species' responses to environmental variations. I explore the consequences of these three major results on our understanding of processes that sustain the taxonomic and functional diversity of biotic communities. I suggest that, beyond the traditional view of the niche as a network of nested filters, accounting explicitly for interactions between these filters and their variations would sensibly improve our ability to explain and predict the ecological effects of global changes.

Keywords : Biotic Communities, Birds, Global Changes, Ecological Niche, Everyday Nature.



Cemagref – Irstea
Écosystèmes Forestiers
Domaine des Barres
45290 Nogent Sur
Vernisson - France



Remerciements

Cette thèse est avant tout le produit de collaborations et de nombreux échanges, pérennes ou ponctuels, souvent passionnants, toujours enrichissants. Je souhaite remercier (dans un ordre plus ou moins aléatoire) tous ceux et celles qui ont contribué, à divers titres, à l'élaboration de ce travail:

- **Frédéric Archaux**, pour m'avoir accordé sa confiance tout au long de ces trois années, et avoir su trouver un juste équilibre entre la liberté indispensable à la construction d'un travail qui soit réellement le reflet de mes aspirations, et le nécessaire encadrement d'un étudiant parfois (trop?) indépendant;

- **Thierry Boulinier**, qui a accepté de diriger cette thèse malgré l'éloignement géographique, avec un regard toujours constructif sur l'évolution des travaux;

- L'ensemble des membres du jury: **Denis Couvet**, **François Lieutier**, **Ake Lindström** et particulièrement les deux rapporteurs de ce manuscrit, **Lluís Brotons** et **Wilfried Thuiller**;

- **Vincent Devictor**, pour son soutien constant depuis début 2010 et ses nombreux conseils tant sur le fond des questions que sur les méthodes; ainsi que pour nos discussions passionnantes tant sur l'écologie elle-même que sur les implications philosophiques de nos recherches;

- **Frédéric Jiguet**, qui a accepté de mettre à ma disposition la base de données STOC-EPS et de contribuer extensivement à l'élaboration des travaux qui y sont liés, de l'exploration des questions initiales à la rédaction des articles;

- **Luc Barbaro**, dont les avis, conseils, et regards m'ont permis de faire évoluer constructivement de nombreux aspects de mes travaux et du présent manuscrit;

- **Olivier Gimenez**, dont les talents de pédagogue m'ont permis (je l'espère) d'identifier et de m'approprier les méthodes d'analyse pertinentes pour traiter la diversité de questions, de données, de contraintes auxquelles tout écologue est confronté;

- **Philippe Perret**, pour ses conseils techniques issus d'une inestimable expérience de terrain, et ses regards avisés sur notre compréhension, au jour le jour, des évolutions de l'avifaune commune;

- **Frédéric Gosselin**, toujours disponible pour répondre à mes questions méthodologiques et techniques (parfois, peut être, encore assez triviales), en particulier sur les méthodes de modélisation bayésienne;

- **Morgane Barbet-Massin**, **Yves Bas**, **Sébastien Bonthoux**, **Isabelle Le Viol**, **Laure Turcati**, pour les nombreuses discussions que nous avons pu avoir sur des sujets divers dépassant largement le cadre de cette thèse, leurs avis critiques sur mes approches, analyses et résultats, bref, la prise de recul indispensable à la construction d'un ensemble cohérent;

- **Hilaire Martin**, pour sa patience et ses avis éclairés (et toujours pertinents) sur l'exploitation des systèmes d'information géographique, et son aide pour les mesures dendrométriques sur le dispositif de nichoirs de la forêt de Lorris;

- **Anne Villemey**, stagiaire de Sup Agro, qui a patiemment fait les frais de mes débuts en encadrement, et su se consacrer avec une efficacité remarquable tant aux travaux de terrain qu'à l'acquisition d'un jeu de données difficile et à son exploration extensive;

- **Maël Lemoine**, qui a su me conseiller des références qui m'ont été précieuses pour comprendre les fondements philosophique de l'écologie scientifique, et pour le regard qu'il a bien voulu porter sur l'introduction et la discussion de ce manuscrit;

- L'ensemble du personnel des services généraux du Cemagref de Nogent, et particulièrement **Dominique Ballon, Gilles Bergevin, Françoise Dumas, Philippe Guillemard, Carl Moliard, Daniel Moreau, Marie-Charlotte Savalli** pour leur aide sur les plans techniques et administratifs qui m'apparaissent bien souvent obscurs;

- **Christian Thiébault**, de l'Office National des Forêts, pour son patient et rigoureux travail sur les points d'écoute des forêts du Perche, qui je l'espère sera valorisé à sa juste valeur;

- **Thomas Pérot**, pour sa disponibilité lors de la campagne de points d'écoute 2011 ;

- Les ingénieurs, ingénieurs-chercheurs et stagiaires du Cemagref pour nos échanges au quotidien durant ces trois années;

- **Vincent Boulanger, Romain Garnier, Mélanie Picard**, et bien d'autres collègues et amis pour leur soutien au quotidien dans ce travail passionnant mais parfois physiquement et moralement éprouvant;

- Les nombreux chercheurs français et étrangers que j'ai sollicités plus ou moins régulièrement pour des questions très diverses, et dont la liste est bien trop longue pour être énoncée ici;

- **L'ensemble des observateurs du STOC-EPS**, qui sont à la source de la majorité des analyses présentées dans ce manuscrit;

Mes remerciements vont enfin à de nombreuses personnes que je ne peux citer individuellement ici, qui contribuent au quotidien à l'élaboration d'un parcours scientifique dont cette thèse se veut le point de départ.

Cette thèse est financée pour moitié par un financement doctoral du CEMAGREF et pour moitié par la Région Centre (bourse n°20080003 3784).

Table des matières

Résumé.....	i
Remerciements.....	ii
Table des matières	iv
Introduction.....	1
A- Conserver la nature ordinaire.....	2
B- Faire face à la crise écologique.....	3
C- Une conservation multidimensionnelle.....	4
D- L'apport de la théorie de la niche	5
E- Appliquer le concept de niche écologique	6
F- Objectifs des travaux.....	8
G- Le compromis de l'indicateur écologique	10
H- Pourquoi s'intéresser à l'habitat et au climat?	12
I- Structure des travaux	14
PARTIE I. Une perspective multidimensionnelle pour les réponses écologiques aux changements anthropiques.....	15
A- Les réponses aux gradients d'habitats vues à travers la niche.....	16
1- Contexte.....	16
2- Questions posées.....	18
3- Résultats	20
4- Principales conclusions	21
B- Quelles hétérogénéités se cachent derrière le "syndrome de spécialisation"?	22
C- Comment varie la spécialisation des communautés en paysages agricoles changeants?	23
1- Contexte.....	23
2- Questions posées.....	24
3- Résultats	26
4- Principales conclusions	27
PARTIE II. A travers les échelles : la niche d'habitat influe sur la niche climatique (et inversement)	28
A- Climat et habitat, filtres des distributions spatiales.....	29
B- ...en interaction du fait de l'histoire évolutive et des patrons biogéographiques actuels...	31
1- Contexte.....	31
2- Questions posées.....	32
3- Résultats	33
4- Principales conclusions	33
C- Inverser les filtres: le rôle de l'habitat dans la ségrégation locale des niches climatiques.....	35
1- Contexte.....	35
2- Questions posées.....	36
3- Résultats	38
4- Principales conclusions	39
5- Perspectives.....	40

PARTIE III. Une flexibilité dans le conservatisme: des changements temporels dans la spécialisation à l'habitat. 41

A- Contexte	42
B- Questions posées	44
C- Résultats	46
D- Principales conclusions	47
E- Perspectives : quels mécanismes en jeu?	48

Discussion 50

A- Hiérarchies et interactions dans la niche écologique.....	51
B- La niche, une interface dynamique	53
C - La variabilité spatiale de la niche	54
D- Accepter le hasard : quelle place pour la neutralité?.....	56
E - Limites de l'approche corrélatrice: vers une quantification des processus	57
F- L'influence du point de vue anthropocentré	60
G- Conclusion: une complexité ordinaire	63

Bibliographie..... 67

Fiches méthode 88

METHODE 1: Décrire la spécialisation écologique.	89
METHODE 2: Les imperfections de détectabilité	94
METHODE 3: L'autocorrélation spatiale	101
METHODE 4: Les relations phylogénétiques.....	105
METHODE 5: Jeux de données ornithologiques.....	108
METHODE 6: Description des habitats.....	112

Manuscrits..... 138

MANUSCRIT 1: Revisiting species' vulnerability to land-use changes through niche multidimensionality.	
MANUSCRIT 2: Contrasted taxonomic and ecological responses of bird assemblages to landscape dynamics.	
MANUSCRIT 4: Do forests influence the climatic composition of bird communities? A cross scale analysis of climatic niche assembly along gradients of habitat structure and composition.	
MANUSCRIT 3: Relating habitat and climatic niches in birds.	
MANUSCRIT 5: When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization.	
MANUSCRIT 6: Food-mediated effects of forest composition on the diversity, phenology and productivity of bird communities.	

Résumé tous-publics 139

Introduction

Vision anthropocentrique

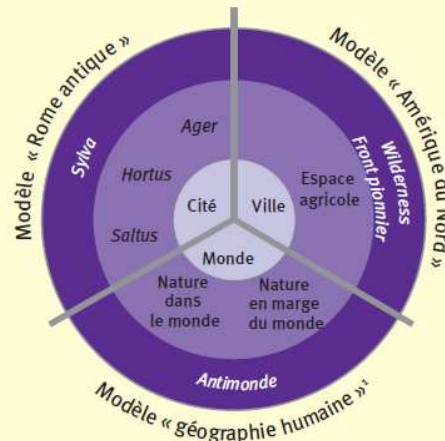
Un écotone entre naturel et artificiel

La nature ordinaire peut être comprise comme un espace familier, de transition entre les espaces dominés par l'Homme d'un côté et ceux desquels il est absent (ou presque) de l'autre.

Trois modèles sont présentés ici à titre d'exemple pour se représenter la place de cette nature dans l'espace.

-  Espace artificiel
-  Nature ordinaire
-  Espace naturel

1 : *Sensu* Lepar, Marty, 2006, p. 87-102.



Vision anthropogénique

Une nature entre forçages anthropiques et environnementaux

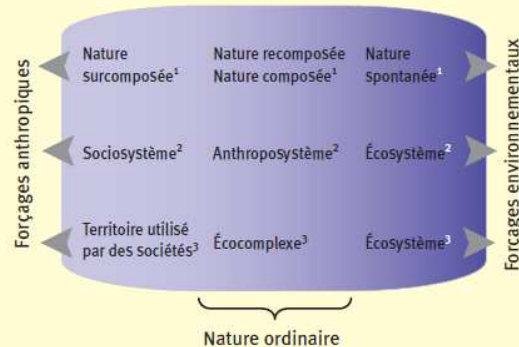
La nature ordinaire est comprise comme la nature dont le fonctionnement est soumis à la fois à des forçages anthropiques et environnementaux. Trois exemples issus de la littérature sont présentés ici.

-  Fonctionnement d'origine anthropique
-  Nature ordinaire
-  Fonctionnement d'origine naturelle

1 : *Sensu* Mathevet, 2004.

2 : *Sensu* Lévêque *et al.*, 2003.

3 : *Sensu* Blandin, Lamotte, 1985.



Vision écologique

Une nature constituée d'espèces communes

La nature ordinaire regroupe des espèces communes, qui peuvent être classées en sept catégories selon trois critères initialement utilisés pour décrire plusieurs formes de rareté¹ :

- aire de distribution,
- taille de population,
- degré de spécialisation.

-  Nature ordinaire
-  Nature extraordinaire

1 : Rabinowitz, 1981, p. 205-217.

		Aire de distribution	
		Vaste	Restreinte
Taille de la population	grande à un endroit	Abondant sur une grande aire de distribution mais dans un habitat particulier	Localement abondant dans beaucoup d'habitats mais restreint géographiquement
	petite partout	Largement distribué et présent dans beaucoup d'habitats, mais en abondance toujours faible	Présent dans beaucoup d'habitats mais toujours en faible abondance et restreint géographiquement
		Généraliste	Spécialiste
		Degré de spécialisation	

© L'Espace géographique, 2010 (AWLB).

Fig. 1/ Propositions de définition de la « nature ordinaire »

Figure 1. trois définitions de la nature ordinaire (Godet, 2010).

A- Conserver la nature ordinaire

Si des générations de scientifiques se sont attachées à décrire, comprendre, et plus récemment, à préserver la diversité des composantes et des processus biologiques, c'est que, comme le résume Rousseau, "l'homme tient à tout ce qui l'environne" (cité par Larrère & Larrère, 1998). Ce qui l'environne, c'est avant tout le vivant qu'il côtoie, admire, exploite, éventuellement détruit au quotidien, sans nécessairement le percevoir. Pourtant, la nature dont le Wilderness Act de 1964 légitime la préservation est essentiellement celle des grands espaces, du spectaculaire, de l'exceptionnel. Les pionniers de la biologie de la conservation se sont, de fait, attachés à des espaces ou des espèces rares, charismatiques, et visiblement menacées (Norris, 2004; Fazey *et al.*, 2005). A l'inverse, la volonté de préserver la nature ordinaire, celle qui nous environne le plus directement et dont l'étude fait pourtant le quotidien de la majorité des écologues et naturalistes, est plus récente (Godet, 2010). Comment définir cette nature ordinaire? En premier lieu, c'est une diversité d'espèces communes, qui vivent au contact des activités humaines, en bénéficient parfois, voire y contribuent (Luck *et al.*, 2003). C'est aussi une diversité de processus (la chasse d'un Faucon, le vieillissement d'un peuplement forestier, la pollinisation par les abeilles...) qui nous sont si familiers que leur complexité, voire leur importance pour notre propre existence, nous échappe. C'est donc à la fois une matrice dans laquelle les activités humaines s'inscrivent et leur produit; située à l'intermédiaire d'un gradient entre la dominance des "forces naturelles" que le Wilderness Act cherche à préserver, et des forces (ou forçages?) anthropiques que l'on résume sous le qualificatif d' "artificiel" (Fig. 1).

D'un statut de "décor", la nature ordinaire devient peu à peu un centre de préoccupation majeur pour les biologistes de la conservation. Sa vulnérabilité est désormais flagrante : le déclin des Moineaux, Alouettes, Perdrix, lié aux nouvelles pratiques agricoles, fait craindre un "nouveau printemps silencieux" (Krebs *et al.*, 1999), celui des pollinisateurs sous l'effet des pesticides et des perturbations d'habitats pourrait compromettre la production agricole mondiale (Gallai *et al.*, 2009). Bien au-delà de la simple disparition d'espèces auxquelles nous sommes plus ou moins attachés, par sentiment ou par profit, ce sont des groupes écologiques entiers

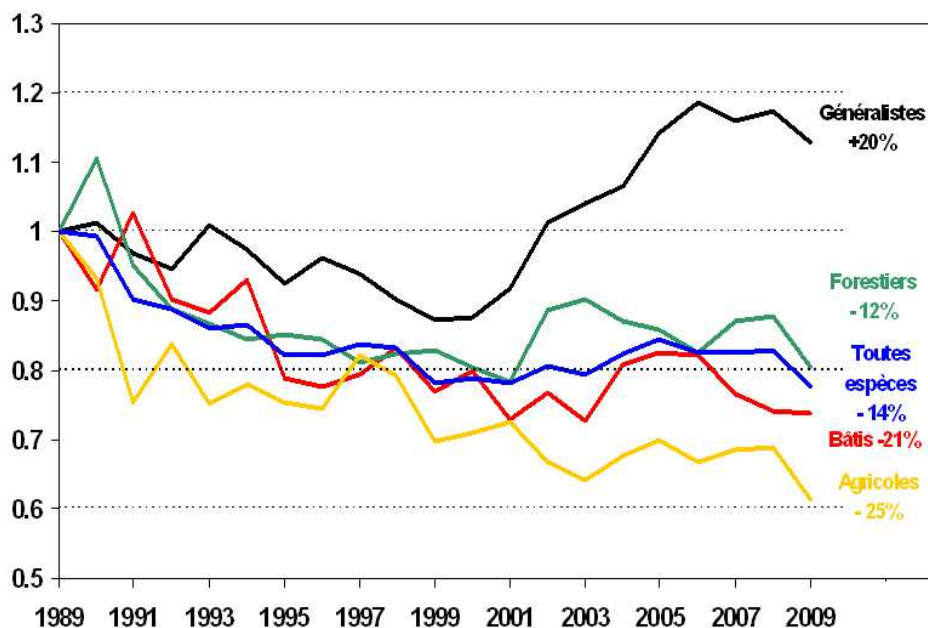


Figure 2. Tendances populationnelles dans l'avifaune commune, à échelle française, telles que révélées par le programme de suivi STOC EPS (Fiche Méthode 5). (source: Vigie Nature, <http://vigienature.mnhn.fr/>)

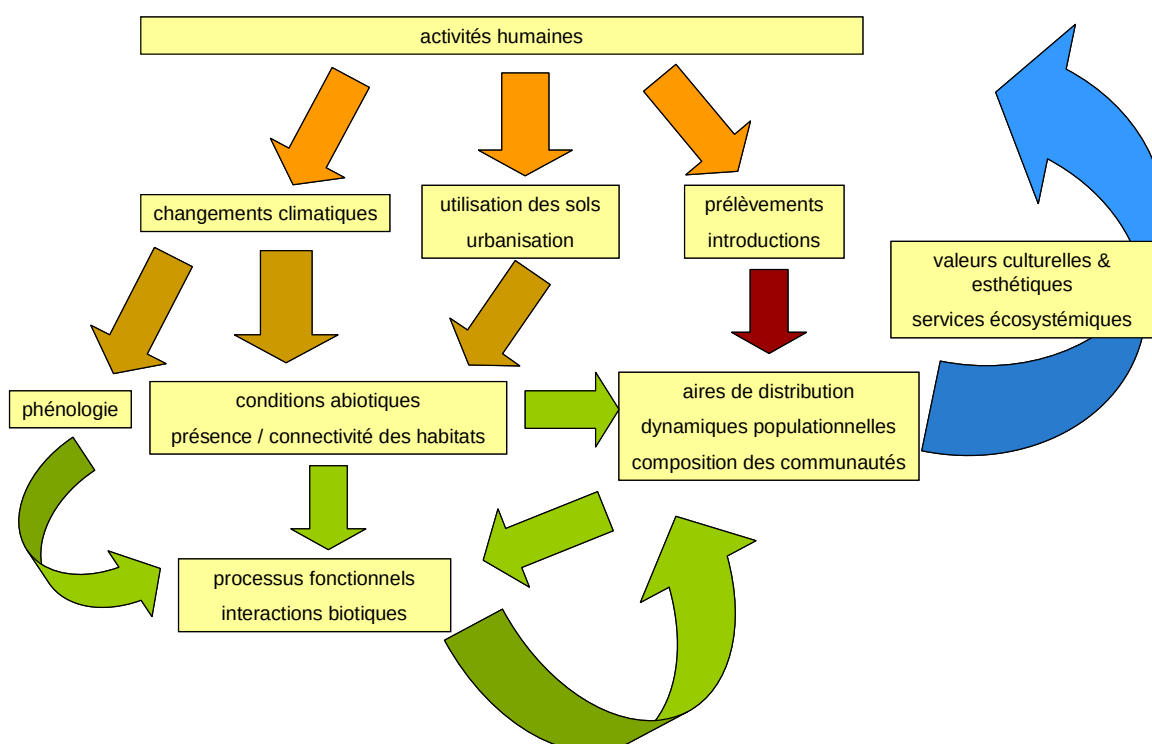


Figure 3. Schéma simplifié des pressions d'origine anthropique sur la biodiversité (inspiré de Chapin *et al.*, 2000). Les activités humaines affectent des paramètres environnementaux biotiques ou abiotiques (flèches oranges) qui modifient les conditions abiotiques, l'agencement des habitats (flèches marron) ou les écosystèmes (flèche rouge). Les réponses écologiques multiples (flèches vertes) peuvent affecter, par rétroaction, les activités humaines (flèche bleue).

moins attachés, par sentiment ou par profit, ce sont des groupes écologiques entiers qui sont menacés : un exemple flagrant en est le déclin des espèces spécialistes (Fig. 2, Julliard *et al.*, 2004; Munday, 2004; Clavel *et al.*, 2011), auquel nous reviendrons largement.

B- Faire face à la crise écologique

Si ces déclin nous préoccupent tant, c'est surtout parce que les activités humaines semblent y contribuer fortement (Vitousek *et al.*, 1997; Millenium Ecosystem Assessment, 2005). On considère parfois les changements globaux en cours comme la "sixième crise d'extinction" de l'histoire du vivant (Leakey & Lewin, 1992; Barnosky *et al.*, 2011): à l'origine de cette formule se trouve l'universalité de leur impact sur l'ensemble des composantes et des processus de la biosphère. Les changements climatiques modifient les distributions spatiales de nombreuses espèces (Parmesan & Yohe, 2003; Parmesan, 2006), imprimant leur marque sur les communautés biotiques à l'échelle locale (Devictor *et al.*, 2008a). Les modifications des paysages, ici par la déforestation, là par l'intensification agricole ou l'urbanisation, affectent (et souvent, diminuent) la disponibilité et la connectivité des habitats (Saunders *et al.*, 1991; Fahrig, 2003). Les introductions d'espèces modifient les relations interspécifiques, parfois au détriment d'espèces indigènes (Chapin *et al.*, 2000). Globalement, les activités humaines homogénéisent la biodiversité, c'est-à-dire qu'elles réduisent la diversité des espèces, des structures et des processus écologiques, à diverses échelles spatiales et sur des pas de temps courts (voir par exemple Mc Kinney & Lockwood, 1999; Olden *et al.*, 2004; Olden, 2006; Ladle & Whittaker, 2011). L'histoire ne s'arrête cependant pas là: les pressions humaines, causes de perturbations écologiques, peuvent en devenir les conséquences (Fig. 3). Ces rétroactions, auxquelles les visions utilitaristes de la nature n'échappent plus, ont largement contribué à la prise de conscience des problèmes environnementaux (Larrère & Larrère, 1998).

C- Une conservation multidimensionnelle

Préserver la nature ordinaire se conçoit donc comme un impératif, d'ordre moral pour certains (dont Aldo Leopold, voir par exemple Callicott, 1990), d'ordre économique pour d'autres (Costanza *et al.*, 1997). L'une comme l'autre de ces deux approches ne peuvent se satisfaire de conserver quelques espèces ou habitats dans leur état initial (ou que l'on imagine comme tel, en acceptant ou non un écart à cette référence, Balent, 1994). La biologie de la conservation cherche désormais à faire coexister la plus grande diversité biologique (la biodiversité) possible et les activités humaines, plutôt que de sanctuariser l'exceptionnel (Thomas, 2011). Ainsi, elle vise désormais plus à préserver le potentiel évolutif du vivant que l'immuabilité des conditions actuelles (Erwin, 1991; Crandall *et al.*, 2000; Mace *et al.*, 2003). Elle se situe donc dans un espace multivarié, multi-échelle et dynamique.

- **Multivarié**, parce qu'il ne s'agit pas que d'une diversité d'espèces : un écosystème est avant tout un réseau de relations fonctionnelles, auxquelles les écologues portent une attention croissante (Mc Gill *et al.*, 2006).
- **Multiéchelle**, car la biodiversité s'exprime par définition à divers niveaux de temps et d'espace (Blondel, 1995), des variations quotidiennes de l'activité photosynthétique à l'évolution des espèces ; de l'individu au biome.
- **Dynamique**, puisque le paradigme de la stabilité des écosystèmes a laissé place à celui des perturbations : la nature est changeante et hétérogène, et cette instabilité est une condition nécessaire à la diversité (Plutynsky, 2008).

On retrouve, dans ces trois termes, les fondements de la biogéographie évolutive : décrire et comprendre la répartition spatiale des formes de vie et de leurs interactions à travers leur évolution et celle de leur environnement (Blondel, 1995). L'apparition, et la montée en puissance, de la biogéographie de la conservation, se

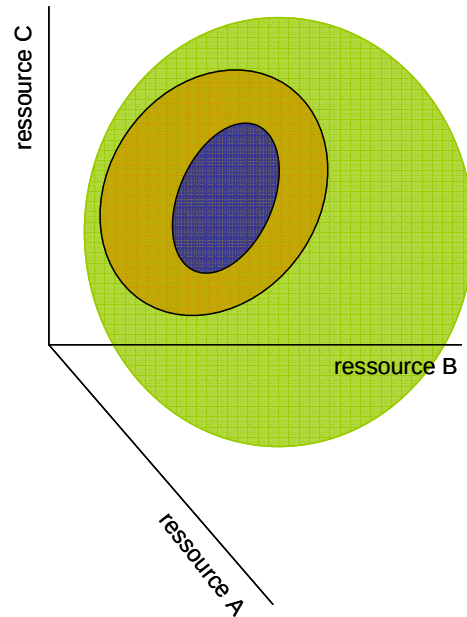


Figure 4. La niche de Grinnell. L'espace environnemental (en vert) est défini ici selon 3 ressources hypothétiques, dans lesquelles s'inscrit la niche fondamentale d'une espèce (en orange). La niche réalisée (en bleu) est l'expression de la niche fondamentale dans un contexte biotique donné.

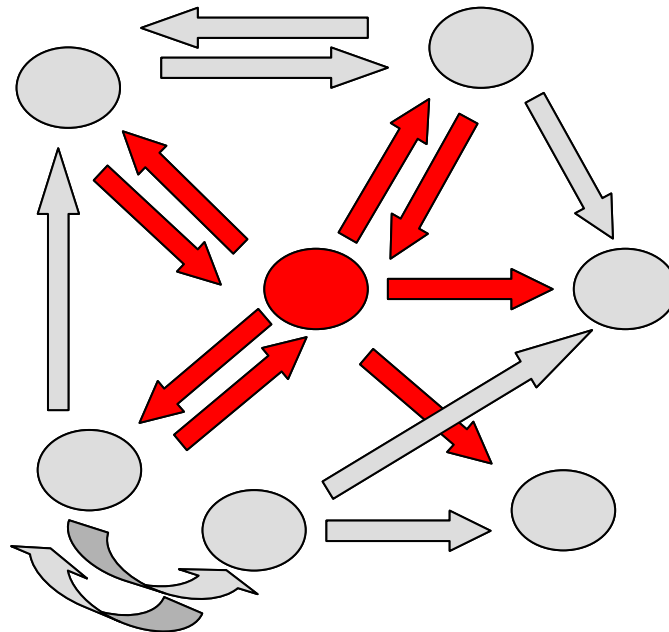


Figure 5. La niche d'Elton. Dans un écosystème constitué d'un réseau entre 7 espèces hypothétiques, la niche de l'espèce rouge est constituée de l'ensemble des relations qu'elle entretient avec les autres espèces.

conçoit donc aisément : il s'agit d'appliquer "*les principes, théories et analyses biogéographiques, étant ceux qui s'intéressent à la dynamique des distributions des taxa individuellement et collectivement, aux problèmes relatifs à la conservation de la biodiversité*" (Whittaker et al., 2005).

D- L'apport de la théorie de la niche

Identifier les menaces qui pèsent sur une espèce, ou un groupe d'espèces, revient bien souvent à quantifier les conditions environnementales qui en influencent la démographie, et les traits qui sous-tendent chaque réponse. Il devient alors indispensable de définir une interface conceptuelle entre conditions environnementales (facteurs extrinsèques) et traits (fonctionnels, d'histoire de vie) de l'espèce (facteurs intrinsèques), que nous apporte la théorie de la niche écologique.

De manière formelle, la niche écologique est un hypervolume dont chacune des n dimensions correspond à une ressource ou une condition environnementale (Hutchinson, 1957). Cette définition ne pose pas de conditions quant à la nature exacte d'une dimension, et, pour cela, la niche d'une espèce représente aussi bien ses traits fonctionnels, ses caractéristiques écologiques, ses préférences climatiques ou d'habitat (Polechová & Storch, 2008). Elle unifie de ce fait deux formulations antérieures du concept de niche:

- **la formulation de Grinnell** (Fig. 4, Grinnell, 1917b): la niche est la réponse d'une espèce à un ensemble de conditions environnementales ; et, symétriquement, l'ensemble des conditions dans lesquelles elle peut se maintenir.
- **la formulation d'Elton** (Fig. 5, Elton, 1927) : la niche est l'impact d'une espèce sur son environnement. Elle décrit donc un ensemble de fonctions, soit, la position de l'espèce dans le réseau que constitue l'écosystème auquel elle appartient.

Si la définition de la niche que j'adopterai par la suite correspond à celle de Grinnell, c'est essentiellement parce qu'elle s'accorde mieux avec les données corrélatives sur lesquelles reposent la plupart des études à large échelle. Elle est aussi, du point de vue du biologiste de la conservation, plus opérationnelle : l'humain a une longue expérience de la modification des conditions environnementales (c'est d'ailleurs une des raisons de la crise écologique actuelle, voir plus haut), mais ne peut modifier les fonctions écologiques. Il est plus critique de définir clairement la distinction entre niche fondamentale et niche réalisée (Fig. 4, voir aussi Pulliam, 2000), qu'Hutchinson met en valeur dès son article fondateur (Hutchinson, 1957). Schématiquement :

- **La niche fondamentale** correspond aux conditions auxquelles une espèce est adaptée. Elle est donc déterminée par son histoire évolutive. Elle ne tient donc compte que de l'effet des ressources et conditions environnementales elles-mêmes.
- **La niche réalisée** correspond au sous-ensemble de la niche fondamentale qui subsiste une fois prises en compte les interactions biotiques. Elle dépend donc à la fois des préférences évolutivement déterminées de l'espèce, et du contexte d'interactions interspécifiques dans lequel elle se trouve.

Notons enfin que si l'on définit le plus souvent implicitement la niche à l'échelle d'une espèce, elle peut très bien se concevoir relativement à d'autres niveaux d'organisation: population (Roughgarden, 1972), individu (Bolnick *et al.*, 2003; Bolnick *et al.*, 2010b), voire à échelle interspécifique, communautés (Julliard *et al.*, 2006). Je discuterai ultérieurement les implications de ce caractère multi-échelle dans l'application du concept de niche à l'étude de l'effet des changements globaux.

E- Appliquer le concept de niche écologique

La niche fondamentale est difficilement accessible, puisqu'elle ne peut être quantifiée qu'en l'absence de contexte écologique (donc, en conditions contrôlées), ou de manière indirecte (Colwell & Rangel, 2009). C'est donc la niche réalisée, dans

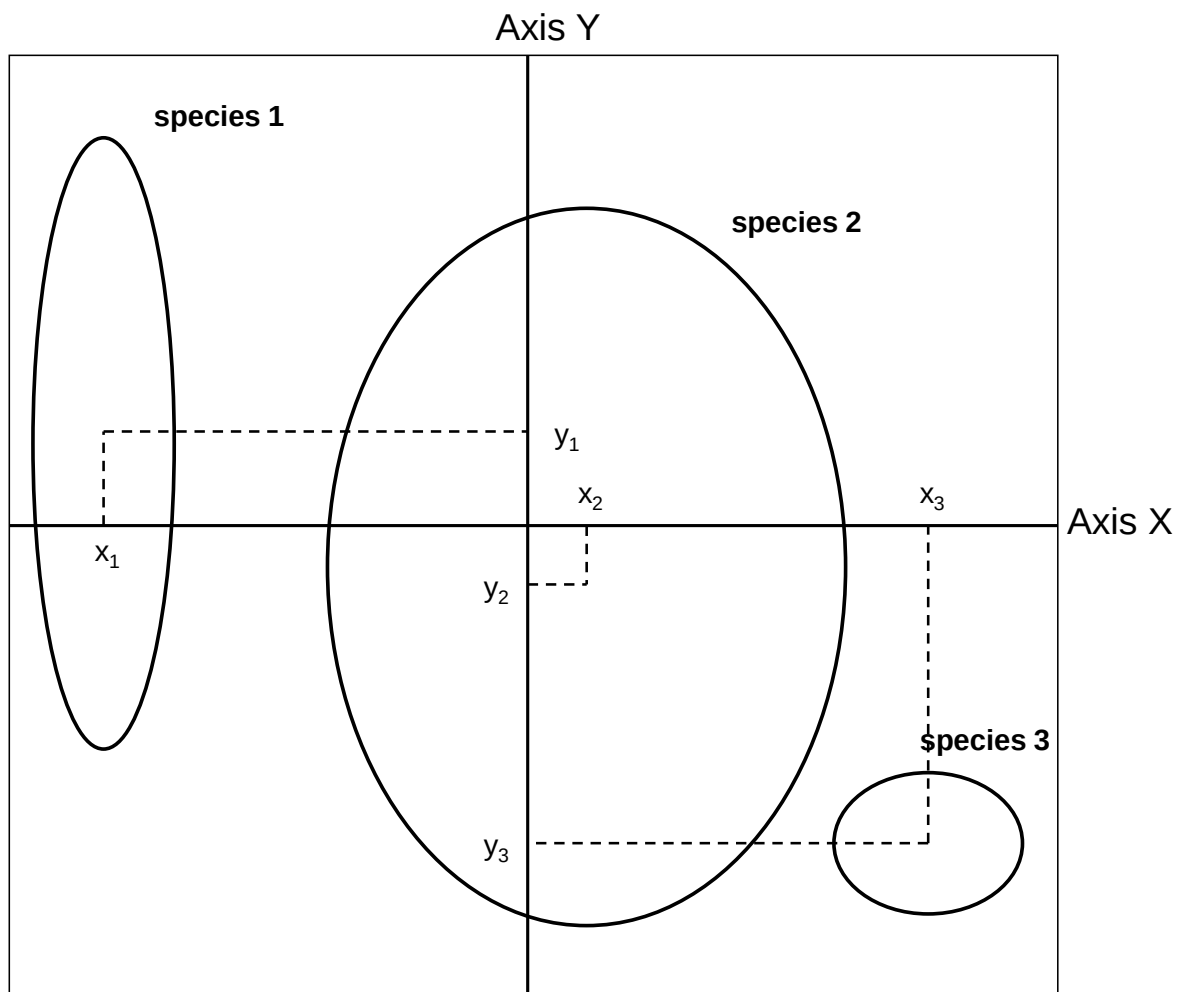


Figure 6. Projection des niches de 3 espèces sur deux axes arbitraires X et Y. Chaque espèce a une position moyenne sur chaque axe, et tolère une déviation plus ou moins grande à cette position (largeur de niche). L'espèce 2 est généraliste sur les 2 axes, l'espèce 3 est spécialistes sur les deux axes, et l'espèce 1 spécialiste sur l'axe 1 et généraliste sur l'axe 2.

un contexte biotique lui-même en mouvement, qui fait l'interface entre la menace et la réponse de l'indicateur. Il s'agit alors pour le biologiste de la conservation de trouver la description de la niche la plus adaptée au contexte de changements environnementaux dans lequel il se trouve. Schématiquement, une niche prend la forme, comme illustré en Fig. 4, d'un espace ayant autant de dimensions que d'axes de ressources ou de conditions, et occupant une partie de l'espace environnemental.

On peut définir l'espace occupé par la niche d'une espèce le long d'un axe par deux paramètres (Fig. 6) :

- **la position de l'espèce sur l'axe** est son barycentre sur un ou plusieurs axes. Elle peut s'envisager soit de manière relative (comme le décalage moyen d'une espèce par rapport à sa communauté), soit de manière absolue, comme le niveau de ressource que l'espèce exploite prioritairement;
- **la largeur de la niche** est la gamme de la ressource exploitée de part et d'autre de la position (qui peut être quantifiée par la variance de la position sur un axe d'ordination comme proposé par entre autres Thioulouse & Chessel, 1992; Doledec *et al.*, 2000). Elle est directement liée à la spécialisation, et ces deux termes sont souvent employés de manière interchangeable. Si la spécialisation est considérée comme le produit d'un processus évolutif, elle se réfère à la largeur de la niche fondamentale, puisque celle de la niche réalisée peut être restreinte ou étendue par une diversité de processus incluant notamment la dispersion, l'exclusion compétitive et les dynamiques sources-puits (Futuyma & Moreno, 1988; Pulliam, 2000). Si la spécialisation mesure le lien effectif entre une espèce et une ressource ou une condition environnementale, elle se réfère alors à la largeur de la niche réalisée (Devictor *et al.*, 2010).

La persistance d'une espèce sur une aire géographique donnée dépend d'autant plus de l'adéquation entre la position de sa niche sur un ensemble d'axes et les conditions environnementales, que sa niche est étroite. Si l'on cherche à analyser et prédire les effets des changements globaux par une approche basée sur la niche écologique, on peut donc formuler deux hypothèses:

- **une espèce est présente là où les conditions environnementales se situent dans sa gamme de tolérance autour de sa position de niche.** C'est sur ce principe que se basent les modèles qui visent à prédire l'évolution des distributions en fonction des scénarios de changements globaux (Elith *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2009). On suppose dans ce cas qu'une espèce est présente partout (et uniquement) où les conditions sont en adéquation avec sa niche: cet équilibre, rarement réalisé, est la plus sérieuse limitation au pouvoir prédictif de ce type de modèle (Araújo & Pearson, 2005);
- **un changement environnemental conduisant à un déséquilibre entre les conditions locales et la niche d'une espèce entraîne son extinction locale.** Les espèces spécialistes sont plus vulnérables que les généralistes, étant moins tolérantes à des variations de l'environnement autour de leur position de niche (Wilson & Yoshimura, 1994).

Les paramètres de la niche d'une espèce (position et spécialisation) sont ainsi assimilables à des traits écologiques qui peuvent permettre de quantifier sa réponse à une pression, à l'image des traits d'histoire de vie (voir par exemple Julliard *et al.*, 2004; Broenniman *et al.*, 2006; Pocock, 2011).

F- Objectifs des travaux

De nombreux travaux se sont attachés à caractériser les réponses des espèces ou de leurs assemblages aux perturbations d'origine anthropiques à travers la niche écologique. Dans ce contexte, les effets des positions et spécialisations sont généralement modélisés comme des fonctions additives de traits. Pourtant, les positions sur chaque axe de la niche ne sont pas indépendantes: elles résultent de pressions de sélection simultanées, dont certaines sont corrélées entre elles (Byars *et al.*, 2007). Les spécialisations peuvent également être corrélées:

- **négativement**, sous l'hypothèse d'un trade-off évolutif qui compense le coût de la spécialisation sur un axe par le généralisme sur d'autres (Futuyma & Moreno, 1988; Berenbaum, 1996);
- **positivement**, si la distribution géographique d'une espèce est fortement limitée par un petit nombre de ressources elles-mêmes corrélées (Brown, 1984).

De plus, des ressources stables et induisant des pressions sélectives fortes favorisent l'évolution de la spécialisation (Futuyma & Moreno, 1988; Wilson & Yoshimura, 1994): position et largeur de la niche sont de ce fait susceptibles d'être liées sur des axes séparant des ressources plus ou moins variables (temporellement ou spatialement).

Par ailleurs, les paramètres de la niche sont généralement considérés comme invariants à l'échelle temporelle à laquelle se produisent les perturbations anthropiques (quelques décennies au plus). Pourtant, si de fortes contraintes sélectives impliquent que la niche fondamentale est bien conservée à l'échelle évolutive (Peterson *et al.*, 1999; Peterson, 2011), la niche réalisée, de par sa nature contextuelle, pourrait s'avérer plus labile, par plasticité ou du fait de variations dans les interactions biotiques (Holt, 2009).

Les interactions entre paramètres de la niche réalisée et leur variabilité sont donc largement ignorées de l'analyse des effets écologiques des changements globaux. En comprendre les causes et les effets est pourtant susceptible de contribuer à identifier les processus qui sous-tendent ces réponses en l'absence de données expérimentales, comme c'est souvent le cas dans les approches multispécifiques et à large échelle spatiale.

C'est ce que je m'attacherai à montrer, en prenant pour exemple deux dimensions de la niche écologique, dont la relation avec la vulnérabilité aux changements globaux est bien identifiée: d'une part des axes liés à une ressource, "l'habitat", d'autre part à une condition environnementale, "le climat". J'utiliserai comme modèle d'étude l'avifaune commune française, dont je justifierai la pertinence ultérieurement.

Table 1. Les attributs-clé d'un indicateur écologique. (Gregory *et al.*, 2005).

Table 1. Key attributes of effective indicators of biodiversity.

attribute	details
representative	includes all species in a chosen taxon, or a representative group.
immediate	capable of regular update, ideally, at least on an annual basis.
simplifying information	transparent, easy to interpret and visually attractive. Complex information must be presented simply to have impact and communicate.
easily understood	non-experts, from policy makers to members of the public, must be able to grasp the issues to have any ownership of them.
quantitative	accurate measurement with assessment of error. Shows trends over time, measures a rate of change and changes in the rate.
responsive to change	sensitive to environmental change over relatively short time-scales.
timeliness	allows rapid identification of trends—an early warning of issues.
susceptible to analysis	data can be disaggregated to help understand the underlying patterns and shed light on the potential causes of trends.
realistic to collect	quantitative data are available or can be collected readily. Does not require excessive or unrealistic financial resources.
indicative	representing more general components or attributes of biodiversity than just the constituent species trends, ideally reflecting ecosystem health.
user driven	developed in response to the need of stakeholders.
policy relevant	indicators aim to provide signals to policy customers to help them develop and then review policy measures.
stability	buffered from irregular, large natural fluctuations.
tractable	susceptible to human influence and change.

Précisément, ma présentation s'articulera autour d'une étude approfondie de trois questions :

1 - Comment la prise en compte de la multidimensionnalité de la niche d'habitat affecte-t-elle notre compréhension des tendances des espèces communes et de leurs assemblages?

2 - Comment la niche climatique interagit-elle avec la niche d'habitat?

3 - Quel est l'impact de la dynamique à court terme de la niche d'habitat sur l'homogénéisation observée des communautés avifaunistiques?

G- Le compromis de l'indicateur écologique

De toute évidence, chercher à accéder à l'ensemble des dimensions de la biodiversité est illusoire. L'étude de la biodiversité et des menaces qui pèsent sur elle repose donc sur des données partielles, supposées refléter des tendances plus globales. Ce faisant, on sacrifie l'exhaustivité de la connaissance des processus au profit de l'efficacité des mesures prises pour en limiter les effets jugés négatifs. C'est la justification de l'indicateur biologique (Butchart *et al.*, 2010), taxon, ou groupe de taxa dont on peut soutenir que la dynamique spatiale et temporelle renseigne suffisamment sur l'état d'un écosystème pour servir de base aux décisions de gestion ou de conservation (Table 1).

L'indicateur, aussi efficace soit-il, n'est cependant pas universel : il n'est utile qu'à une échelle donnée, et ne renseigne que sur un sous-échantillon des processus écosystémiques et sources de vulnérabilité que l'on cherche à quantifier (Lindenmayer *et al.*, 2000). Puisqu'il s'agit de mesurer des processus écologiques, le taxon indicateur en lui-même n'est de plus qu'un support : c'est la réponse de ses traits fonctionnels, écologiques, et d'histoire de vie aux changements

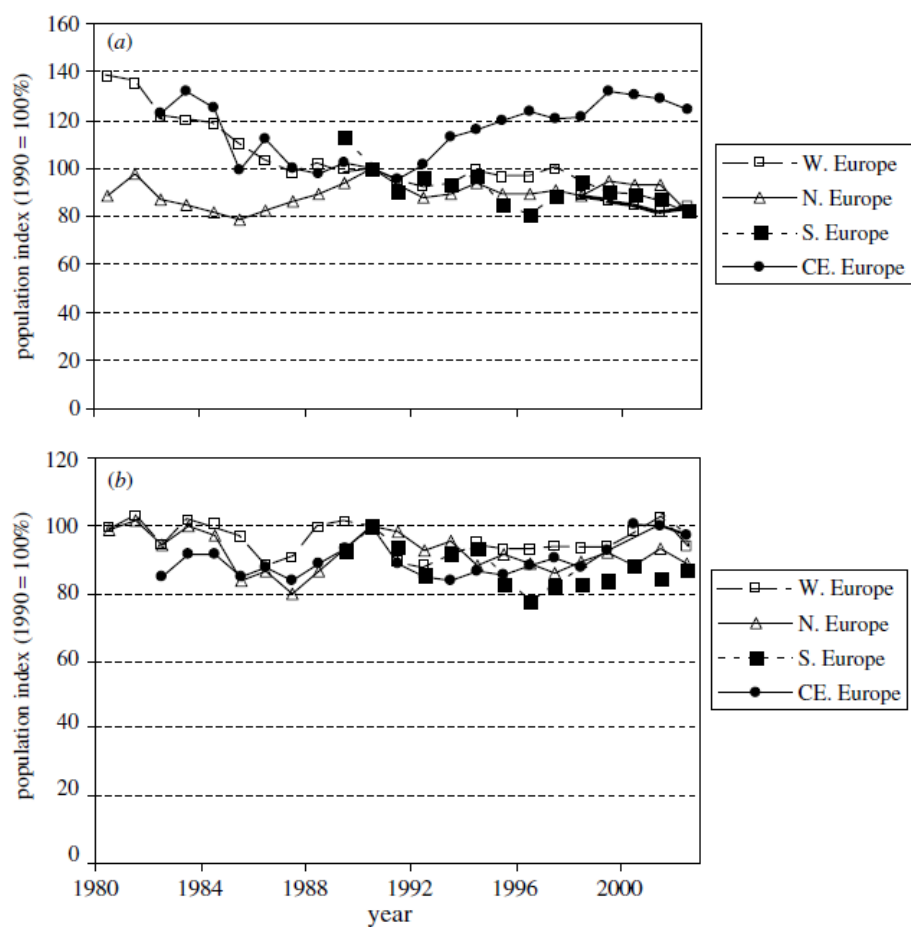


Figure 5. Pan-European common bird indicators for (a) farmland and (b) woodland, park and garden birds for the four regions used to construct indicators.

Figure 7. Tendance des indicateurs avifaunistiques (a: oiseaux de milieux agricoles, b: oiseaux forestiers) entre 1980 et 2004 pour 4 régions européennes.(Gregory et al, 2005).

environnementaux que l'on cherche avant tout à décrire (Mc Gill *et al.*, 2006). C'est donc plus le trait lui-même que le taxon qui le porte qui constitue le véritable indicateur (Balmford *et al.*, 2003).

Que justifie l'emploi de l'avifaune commune comme modèle? Reprenons les grandes lignes de la description d'un indicateur efficace résumées dans le Tableau 1:

- **Représentatif** : l'avifaune européenne est bien décrite, et il est donc probable que le "biais linnéen", lié à une connaissance incomplète de la diversité d'un groupe taxonomique (Ladle & Whittaker, 2011), est négligeable.
- **Facile à comprendre** : l'écologie des oiseaux est bien connue, et les ressources qu'ils exploitent sont directement quantifiables (quantités de proies, de graines...).
- **Réactif aux changements** : l'avifaune apparaît comme un groupe particulièrement réactif à des changements d'habitat et de climat à court terme (Newton, 1998; Gaston & Blackburn, 2000; Crick, 2004; Gregory *et al.*, 2009).
- **D'échantillonnage réaliste, quantitatif et régulier** : les méthodes de dénombrement de l'avifaune sont variées, extensivement testées et adaptées à des contextes divers (Bibby, 2000). Le réseau d'ornithologue amateurs permet la collecte de données à des échelles spatiales et avec une régularité temporelle inégalée chez les autres groupes animaux ou végétaux (Pereira & David Cooper, 2006; Schmeller *et al.*, 2009).
- **Informatif** : Les tendances de l'avifaune commune sont cohérentes entre régions européennes (Fig. 7). Du fait de leur position au sommet des chaînes alimentaires, les oiseaux subissent les répercussions de changements dans les dynamiques de nombreux autres composants des écosystèmes, et en particulier de leurs proies et de la végétation (Gregory *et al.*, 2005).
- **Intéressant pour le décideur** : les caractéristiques citées ci-dessus font de l'avifaune commune un indicateur bien connu, peu onéreux, visible du public,

et susceptible de répercuter l'effet d'actions de gestion à une échelle temporelle compatible avec l'exigence d'immédiacité de la plupart des acteurs environnementaux. D'un point de vue purement utilitariste, ils fournissent enfin des "services écosystémiques" bien identifiés (Sekercioglu, 2006).

La richesse de l'indicateur "oiseaux communs" réside largement dans la multiplicité des programmes de suivi à long terme et large couverture spatiale basés sur les sciences participatives (à l'image du Suivi Temporel des Oiseaux Communs français dont l'essentiel de nos données est issu, Jiguet *et al.*, in press). L'avifaune, omniprésente, bien connue, affectée par les activités humaines dont elle profite parfois, est donc bien l'exemple type de cette "nature ordinaire" que nous cherchons à comprendre et préserver.

H- Pourquoi s'intéresser à l'habitat et au climat?

Puisque nous disposons d'un indicateur flexible, assez universel, et peu coûteux, on peut envisager de le relier à une large gamme de gradients environnementaux, plus ou moins directement reliés aux changements globaux. Il est donc possible de caractériser de nombreux axes de la niche écologique de la plupart des espèces d'oiseaux, la seule réelle limitation étant la disponibilité des données pour les plus rares. La démarche a en soi un intérêt, mais, pour la question à laquelle mes travaux cherchent à répondre, il n'est pas réellement nécessaire d'identifier un grand nombre d'axes de la niche. Le choix de se focaliser sur le climat et l'habitat n'est évidemment pas arbitraire : les changements du climat et de l'utilisation des sols sont identifiés comme deux des principales menaces qui pèsent sur la biodiversité (Foley *et al.*, 2005; IPCC, 2007).

- La dimension "habitat"

L' "habitat" est une notion vague qui inclut aussi bien des paramètres abiotiques (édaphiques, microclimatiques, topographiques...) que biotiques (structure et composition de la végétation, et par extension, pathogènes,

compétiteurs...). La littérature emploie ce terme d'une manière assez hétéroclite, et les appels à une définition unificatrice (Hall *et al.*, 1997) ont été peu suivis d'effets. Dans un contexte où l'impact des activités humaines sur les processus écologiques est prépondérant, l'habitat est parfois assimilé à l'utilisation des sols (Balmford *et al.*, 2003; Green *et al.*, 2005) : on distingue alors des habitats forestiers, prairiaux, agricoles, urbains. Il s'agit en fait d'un ensemble de gradients, surtout définis par des structures de végétation et les constructions humaines, sur lesquels les espèces se répartissent en fonction de la disponibilité des ressources qu'elles exploitent (proies, sites de nidification, etc) et des contraintes qu'elles subissent (taille de territoire, compétition, pathogènes, prédation). On décrit ainsi une "niche d'habitat" par des axes que sous-tendent un ensemble de gradients directement influencés (voire créés) par l'Homme. De cette manière, on se situe clairement dans cette "interface" entre facteurs intrinsèques et extrinsèques de vulnérabilité (ou tout simplement, de variation) des espèces qui constitue l'un des principaux intérêts du concept de niche aux yeux du biologiste de la conservation.

Concrètement, notre modèle d'étude, l'avifaune, est fortement influencée par l'utilisation des sols. A l'échelle la plus locale, structure et composition de la végétation sont directement liées au choix du site de nidification (Blondel, 1995; Newton, 1998). A de plus larges échelles, les compositions taxonomique et fonctionnelle des communautés d'oiseaux sont affectées par la configuration, la composition des paysages (Berg, 1997; Berg, 2002; Benton *et al.*, 2003) et l'urbanisation (Devictor *et al.*, 2007).

- La dimension "climat"

La composante la plus visible (médiatiquement parlant) des changements globaux est climatique, et son effet sur la biodiversité en général est extensivement étudié (voir par exemple Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003; Araùjo & Rahbek, 2006). Les oiseaux répondent aussi au climat, à diverses échelles de temps et d'espace. D'abord, évolutive : le climat a contribué à la mise en place des grands patrons actuels de distribution de l'avifaune, à échelle mondiale et régionale (Newton, 2003) ; il est d'ailleurs identifié comme un des principaux déterminants des aires de distributions actuelles (chapitre 2, Huntley *et al.*, 2007; Araùjo *et al.*, 2009;

ENCADRE 1. Descriptif des questions

1- Comment la prise en compte de la multidimensionalité de la niche d'habitat affecte-t-elle notre compréhension des tendances des espèces communes et de leurs assemblages?

Dans cette première partie, j'étudie comment l'identification de la position et la spécialisation sur trois axes de la niche d'habitat permettent de cibler les processus sous-jacents aux tendances de l'avifaune commune. Dans un deuxième temps, je montre l'apport d'une étude conjointe de la spécialisation et de la richesse taxonomique des communautés pour notre compréhension des effets écologiques des changements de pratiques agricoles.

2- Comment la niche climatique interagit-elle avec la niche d'habitat?

Je propose de dépasser la hiérarchie classique entre le climat, qui définit les grandes limites des aires de distributions, et l'habitat, dont l'influence est censée se limiter aux petites échelles spatiales. Je montre d'abord que les niches d'habitat et de climat covarient à échelle spécifique, et envisage comment cette relation est susceptible d'affecter notre compréhension des mécanismes qui définissent les distributions spatiales. Je montre ensuite que les variations de l'habitat local ségrègent les assemblages de niches climatiques de manière cohérente avec des prédictions relatives aux variations microclimatiques et à l'histoire biogéographique des espèces.

3- Quel est l'impact de la dynamique à court terme de la niche d'habitat sur l'homogénéisation des communautés avifaunistiques?

La spécialisation réalisée, considérée comme un trait de vulnérabilité des espèces, est souvent considérée comme temporellement stable sur le court terme. Je montre au contraire que des dynamiques de densité-dépendance, associées à d'autres facteurs à plus large échelle, induisent une tendance vers la généralisation des espèces, qui se répercute à l'échelle des communautés.

Pigot *et al.*, 2010). A l'autre extrême du gradient temporel, les variations annuelles et journalières des paramètres climatiques influencent les paramètres démographiques des oiseaux comme de la plupart des autres organismes vivants terrestres (Stenseth *et al.*, 2002; Saether *et al.*, 2004). Entre les deux, les tendances climatiques pluriannuelles, sur lesquelles influent les activités humaines, affectent les tendances populationnelles, la phénologie et les distributions de nombreuses espèces (Cotton, 2003; Crick, 2004; Huntley *et al.*, 2008; Tingley *et al.*, 2009...).

I- Structure des travaux

Chacune des trois questions formulées dans la section F et résumées dans l'Encadré 1 se présente sous la forme d'un ou deux articles dont les méthodes et principaux résultats sont résumés de manière volontairement synthétique, et accompagnés d'éléments de contexte et d'ouverture qui m'ont semblé nécessaires à un assemblage cohérent. Les manuscrits des articles qui forment le travail de recherche proprement dit, sont disponibles en annexes. Je résume par ailleurs un certain nombre de points méthodologiques récurrents sous forme de fiches auxquelles on pourra se référer indépendamment. Enfin, deux fiches sont dédiées à la description des jeux de données exploités.

PARTIE I.

Une perspective
multidimensionnelle pour
les réponses écologiques
aux changements
anthropiques

A- Les réponses aux gradients d'habitats vues à travers la niche

MANUSCRIT 1: Revisiting species' vulnerability to land-use changes through niche multidimensionality

Barnagaud, J.Y.; Devictor, V.; Jiguet, F.; Archaux, F.

Soumis à Diversity & Distribution.

1- Contexte

Le concept de niche multidimensionnelle formalise l'idée qu'étudier la relation d'une espèce à une ressource (ou une condition) isolée a peu de sens, et ainsi reconnaître que les "choses ne sont jamais égales par ailleurs" dans la nature (Larrère & Larrère, 1998) : chaque contrainte peut être modifiée en l'absence des autres. L'idée que la vulnérabilité est liée à une combinaison de traits en lien direct avec les changements environnementaux à travers l'interface de la niche écologique est bien intégrée dans la littérature (par exemple Jiguet *et al.*, 2007; Wiens *et al.*, 2009; Pocock, 2011). Cependant, cette combinaison est en général modélisée à travers des relations additives. Cette approche présente le défaut majeur d'ignorer que les traits écologiques d'une espèce ne sont pas indépendants, mais partagent une histoire évolutive commune (Stearns, 1992), qui peut être un facteur de nuisance dans une analyse (Fiche Méthode 4), mais aussi résulter en des effets interactifs.

De plus, si la diversité des traits (fonctionnels, écologiques) et des axes de niche est effectivement reconnue, celle de la spécialisation sur ces axes l'est moins. L'intérêt de quantifier une largeur de niche "globale" a été argumenté (Fridley *et al.*, 2007; Colles *et al.*, 2009) et son apport comme un prédicteur de la vulnérabilité est largement démontré (Colles *et al.*, 2009; Devictor *et al.*, 2010; Clavel *et al.*, 2011). L'idée des mesures univariées de la spécialisation se base sur l'hypothèse développée par Brown (1984) que des covariances entre les contraintes environnementales, ainsi que le niveau de rareté des espèces, devraient générer des niches soit globalement larges, soit globalement étroites, sur de nombreux axes de

ressources. Elle est cependant difficilement compatible avec la théorie du compromis, qui propose que le coût de la spécialisation à une ressource doit être compensé par le généralisme pour d'autres ressources ("jack of all trades is master of none", Futuyma & Moreno, 1988; Berenbaum, 1996). Outre ce débat théorique, mesurer un niveau "global" de spécialisation est difficilement compatible avec l'identification fine des mécanismes écologiques liés à l'effet des gradients environnementaux et de leurs variations (Clavero & Brotons, 2010). A cette fin, des indices basés sur des axes de niche clairement définis, et associant la spécialisation à la position sur ces axes, paraît plus appropriée (Fig. 6, Gregory & Gaston, 2000; Entling *et al.*, 2007).

Dans ce manuscrit, nous abordons explicitement la question de ces interactions à travers le cadre de la niche d'habitat : **comment les relations entre positions et spécialisations sur des axes de la niche affectés par les changements globaux contribuent-elles aux tendances populationnelles d'espèces communes?**

Dans l'esprit que l'intégralité des axes de la niche ne peut être prise en compte dans une seule analyse (Wiens *et al.*, 2009), nous avons basé a priori notre analyse sur des axes connus pour correspondre à des conditions environnementales fortement affectées (voire générées) par les activités humaines: la composition du paysage, sa configuration, et l'urbanisation. Notons que considérer une "niche de paysage" n'est pas classique (mais a déjà été étudiée dans un contexte similaire: Clavero & Brotons, 2010): le paysage n'est pas en soi une ressource au sens où les organismes ne l'exploitent pas directement. Il s'agit donc d'une niche de condition environnementale (grinnellienne), synthétique (car englobant de nombreuses ressources elles-mêmes en interaction), quantifiable, et directement façonnée par les activités humaine.

ENCADRE 2: L'OMI : une description multivariée de la niche écologique

La niche écologique est par définition multivariée (Hutchinson, 1957), et peut s'envisager comme les réponses d'une espèce à un ensemble de gradients environnementaux (selon l'approche Grinnellienne, Grinnell, 1914). Les méthodes statistiques multivariées offrent un cadre de travail particulièrement adapté à représenter et comparer les niches d'un échantillon d'espèces, ne serait-ce que parce qu'elles explicitent ce cadre multidimensionnel (voir par exemple Hirzel *et al.*, 2002; Dray *et al.*, 2003; Basille *et al.*, 2008; Calenge & Basille, 2008). L'objet n'est pas de faire une revue exhaustive des forces et faiblesses de la diversité des méthodes disponibles (dont quelques éléments sont donnés par Carnes & Slade, 1982) mais de présenter brièvement celle que nous utilisons dans les analyses du manuscrit 1 : l'Outlying Mean Index (OMI, Doleddec *et al.*, 2000).

Principe: décrire la niche d'un échantillon d'espèces à partir d'une matrice site-habitat Z constituée de données quantitatives et d'une matrice site-espèces Y exprimée en présence absence, densités ou abondances (Fig. A).

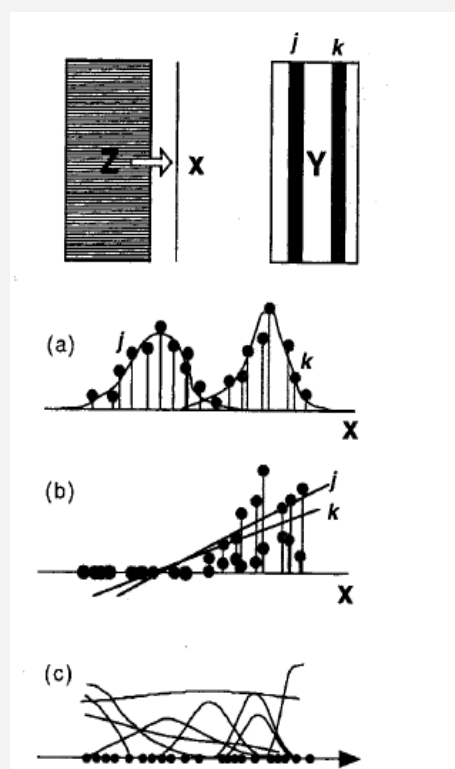


Figure A. Principe de l'analyse multivariée de niche basée sur données quantitatives. L'analyse met en œuvre une matrice site-habitat (Z) et une matrice site-espèces (Y) qui peut être exprimée en présence-absence, abondance, densités ou toute autre mesure de la composition en espèces à un site donné. Dans le premier cas (a), la réponse des espèces à un gradient synthétique est unimodale, et peut être quantifiée par une analyse canonique des correspondances. En (b), un facteur limitant fort à une extrémité du gradient de X implique une distribution linéaire des espèces j et k , cas typique d'une analyse de redondance (RDA). Enfin, le cas (c) implique des courbes de réponses unimodales, éventuellement incomplètes (réponses presque linéaires), pour lesquelles l'OMI est typiquement adaptée.

Méthode: l'analyse place sites et espèces sur des composantes principales construites à partir des matrices Z et Y , à la manière de l'analyse canonique des correspondances.

2- Questions posées

► La niche d'habitat est-elle isotrope?

Nous testerons l'hypothèse qu'une espèce est soit spécialiste, soit généraliste, sur les axes majeurs de sa niche (Brown, 1984), par opposition à l'hypothèse du compromis évolutif qui implique que le coût de la spécialisation sur un axe est compensé par le généralisme sur d'autres axes ("jack of all trades is master of none", Futuyma & Moreno, 1988).

► Existe-t-il un lien entre spécialisation et position sur chaque axe de la niche?

L'attendu est que les spécialistes sont situés à des positions extrêmes (Wilson & Yoshimura, 1994; Entling *et al.*, 2007).

► Qu'apporte la prise en compte de la multidimensionnalité de la niche inter-axes (diversité des gradients environnementaux) et intra-axes (axes de position et de spécialisation) dans l'explication des tendances populationnelles?

ENCADRE 2: suite

Interprétation: Les coordonnées des espèces sur chaque composante sont interprétées comme leurs positions sur autant d'axes de la niche définie par les variables d'habitat; la variance des positions peut être assimilée à leur spécialisation. Deux indices sont également dérivés: une marginalité, distance relative de chaque espèce à la distribution des autres espèces; un indice de tolérance, la largeur de niche (spécialisation) "globale" d'une espèce; et une tolérance résiduelle, qui estime l'adéquation des gradients environnementaux utilisés pour définir la niche de l'espèce (Fig. B). La position (et la variance associée, interprétée comme une mesure de spécialisation) de chaque espèce sur chaque composante peut également être obtenue: ce sont ces mesures que nous exploitons dans le manuscrit 1.

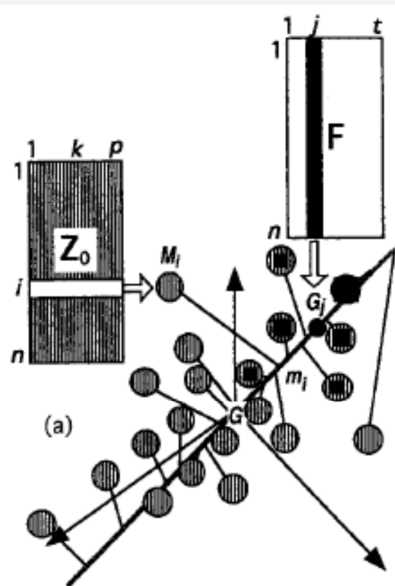


Figure B. Marginalité et tolérance dans l'OMI (Dolédec *et al.*, 2000). A partir de la matrice sites-habitat Z basée sur n sites et p variables, et de la matrice des profils d'espèces F (la matrice Y à t espèces, exprimée en proportions par colonne), on définit un espace multidimensionnel dont le centre de gravité est G (les conditions d'habitat les plus générales dans le jeu de données). Les cercles gris représentent les positions des sites; les carrés noirs celles de l'espèce j (la taille des carrés est proportionnelle à la fréquence de j). La marginalité de j est définie par le décalage entre son centre de gravité G_j et G . La tolérance est une mesure de la variance inter-axes de cette marginalité.

Caractéristiques de la méthode: L'OMI constitue une amélioration des analyse canonique (CCA) et de redondance (RDA, Fig. A), en cela qu'elle ne fait pas d'hypothèse sur la distribution de chaque espèce le long des axes. Par ailleurs, Dolédec *et al.* (2000) listent trois avantages de l'OMI sur les autres méthodes d'analyse multivariée : (i) la construction des axes à partir de la matrice site-habitats n'est pas affectée par des différences de richesse spécifiques entre sites; (ii) la référence n'est ni une espèce "moyenne", ni une espèce très abondante, mais une espèce ubiquiste théorique qui tolère les conditions environnementales les plus représentées dans le jeu de données; (iii) il est possible de tester (par permutations) si la position d'une espèce dans l'espace multidimensionnel est différente de ce que l'on attend sous l'effet du hasard seul.

DONNEES

Données avifaunistiques:

STOC EPS (Fiche Méthode 5)

- échelle du carré 2x2 km
- 726 carrés échantillonnés en 2006
- 72 espèces.

Données d'habitat:

- CORINE-Landcover 2006 (Fiche Méthode 6)

- 5 variables de composition du paysage : % de zones urbanisées, cultivées, prairies, buissons, forêt

- 3 variables de configuration : nombre de patches dans le carré, diversité de l'aire des patches, diversité de la composition des patches

Tendances de l'avifaune:

- 767 carrés STOC EPS suivis au moins 3 années sur la période 2002-2008

METHODES

Quantification de la niche:

► Etape 1

- OMI (Encadré 2)

- 3 axes, interprétés comme (a) la composition arborée du paysage, (b) le degré d'urbanisation du paysage, (c) l'hétérogénéité du paysage

- la position et la spécialisation de chaque espèce sur chaque axe comme mesures de la niche

► Etape 2

- GLS sur les positions et spécialisations issues de l'OMI tenant compte des relations phylogénétiques entre les 72 espèces (Fiche Méthode 4)

- sélection des modèles par AIC (AIC, Burnham & Anderson, 2002).

► **Relations inter-axes:** liens entre les spécialisations de chacun des axes

► **Relations intra-axes:** liens entre positions et spécialisations pour chaque axe

► **Relations entre tendance et une fonction additive de la position et de la spécialisation** sur chaque axe.

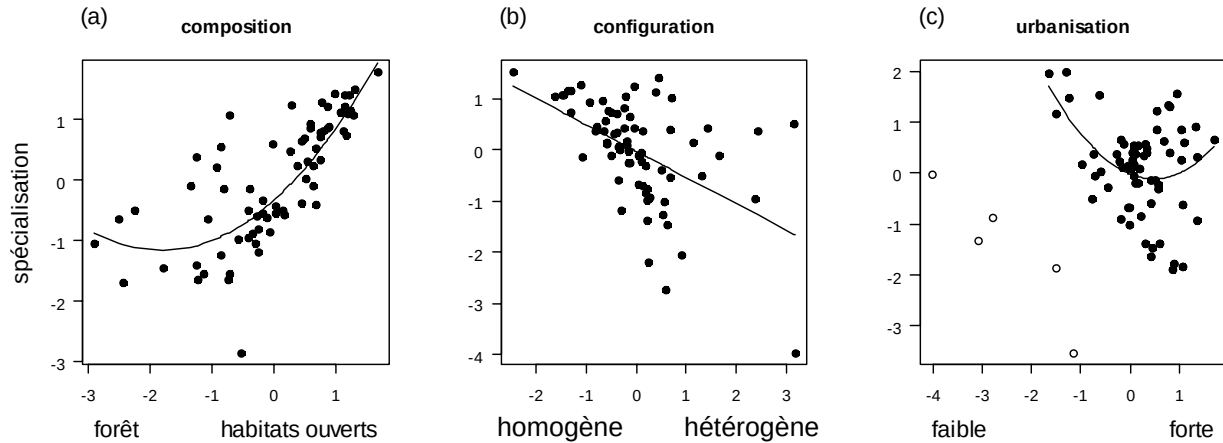


Figure 9. Relation entre spécialisation et position pour 72 espèces de l'avifaune commune française sur 3 axes de la niche d'habitat : composition, urbanisation, configuration. Les espèces les plus spécialistes ont des valeurs élevées sur l'axe des ordonnées.

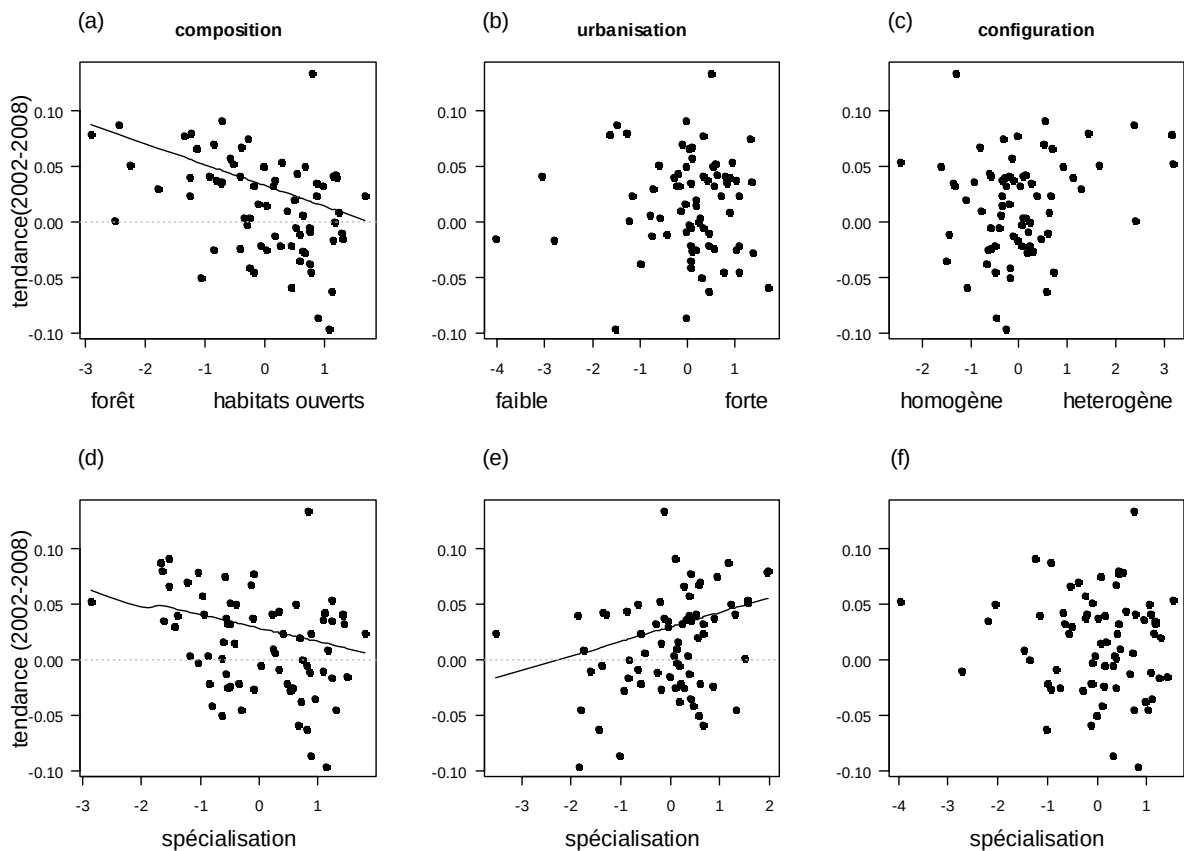


Figure 10. Relations entre tendances populationnelles (2002-2008) et position – spécialisation sur trois axes de la niche d'habitat (composition et configuration du paysage, urbanisation) pour 72 espèces de l'avifaune commune française.

3- Résultats

a/ Les spécialisations à la composition et configuration de l'habitat sont liées positivement. Les spécialistes sur l'axe de l'urbanisation sont généralistes sur l'axe de composition des habitats. En revanche, spécialisation pour la configuration et l'urbanisation semblent indépendantes (Fig. 8).

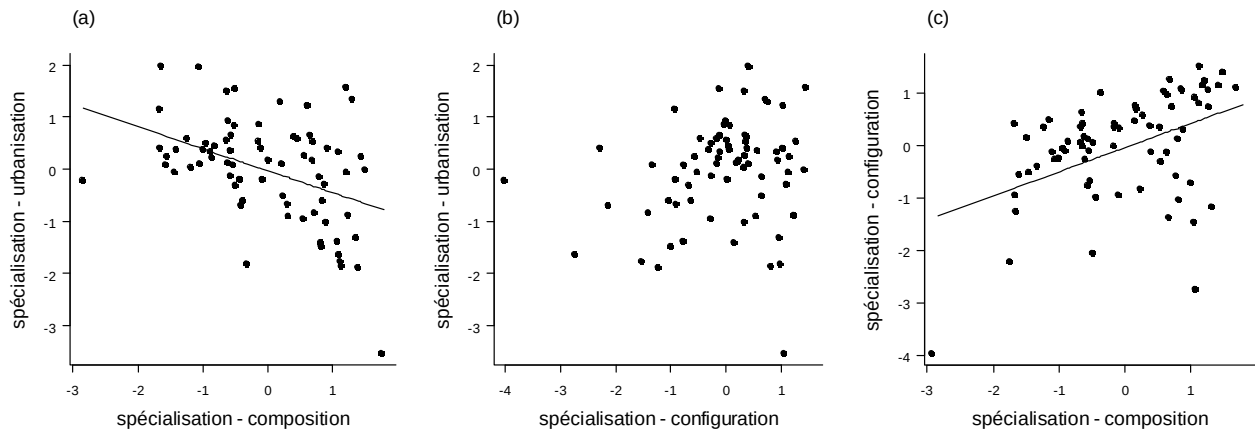


Figure 8. Relation entre spécialisations sur trois axes de la niche d'habitat pour 72 espèces de l'avifaune commune française: composition et configuration du paysage, et urbanisation.

b/ Le lien entre position (abscisses) et spécialisation (ordonnées) est hétérogène entre axes de la niche (Fig. 9), et surtout marqué sur l'axe de composition des habitats. La prédiction que les spécialistes sont concentrés aux extrêmes des axes ne se vérifie pas réellement: les espèces d'habitats ouverts sont plus spécialistes que les espèces forestières (Fig 9a) ; et les espèces d'habitats homogènes tendent à être plus généralistes (Fig 9b). Il n'y a pas réellement de spécialistes de paysages peu urbanisés (Fig. 9c).

c/ L'axe de composition des habitats, et en particulier, la position sur cet axe, explique le mieux les tendances populationnelles (Fig.10a). Les spécialisations sur les axes de composition et d'urbanisation contribuent également à l'explication des tendances (Figure 10d,e), qui ne semblent en revanche pas impactées par la configuration des habitats (Figure 10c, f).

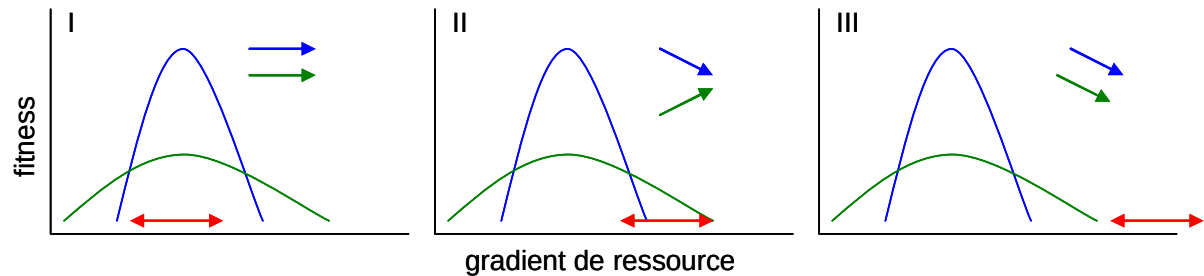
4- Principales conclusions

► **Le caractère spécialiste ou généraliste d'une espèce dépend de l'axe d'habitat considéré.** Les indices qui mesurent la spécialisation de manière synthétique (comme la tolérance de Doledec *et al.*, 2000; le SSI de Julliard *et al.*, 2006 que nous exploitons ailleurs dans cette thèse ; ou l'indice de Fridley *et al.*, 2007) sont donc susceptibles de constituer des prédicteurs pertinents de la vulnérabilité aux changements globaux (Julliard *et al.*, 2004; Gregory *et al.*, 2005) dès lors que les axes de la niche auxquels ils sont reliés sont clairement définis et que la spécialisation n'est pas elle-même l'objet d'étude, mais un trait des espèces parmi d'autres.

► **Les spécialisations se structurent de manière hétérogène entre les axes.** Ce résultat révèle deux enseignements. D'une part, une espèce n'est pas spécialiste ou généraliste; elle est spécialiste ou généraliste d'une position sur un axe de la niche. D'autre part, les patrons de relations entre position et spécialisation suggèrent que la niche réalisée est à la fois la cause des réponses des espèces aux changements environnementaux en cours ou à venir, et la conséquence de leurs réponses aux changements passés. Cela soutient l'idée d'une niche réalisée contextuelle, qui dépend non seulement d'une interaction entre niche fondamentale et contextes biotiques présents et passés, mais aussi de la distribution actuelle et passée des ressources.

► **Séparer explicitement les effets de la position et de la spécialisation sur des axes de niche bien définis permet d'affiner les hypothèses sur les traits de vulnérabilité des espèces,** et de hiérarchiser les effets des gradients environnementaux pris en compte.

(a)



(b)

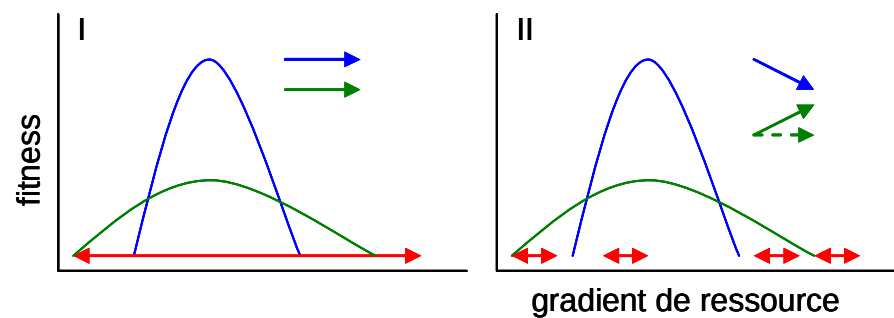


Figure 11. Projection de la niche de deux espèces (spécialiste, en bleu; généraliste, en vert) sur un gradient arbitraire de ressource. La gamme de ressource disponible est indiquée en rouge. Les flèches à droite du schéma indiquent les tendances populationnelles prédites de chaque espèce. **Dans le cas a, la ressource se décale entre les périodes I, II et III.** Au temps I, la ressource disponible est incluse dans la gamme de tolérance des deux espèces, qui devraient rester stable ou augmenter. En II, elle sort en grande partie de la niche de l'espèce spécialiste, mais pas de l'espèce généraliste: on peut s'attendre à une dynamique de "gagnants-perdants" liée à la relaxation de la pression de compétition pour l'espèce généraliste, et au manque de ressource pour la spécialiste. Alternativement (flèche pointillée), les généralistes ne bénéficient pas de la disparition des spécialistes, mais ne sont pas ou peu affectés par le déplacement de la ressource. Enfin, en III, la disponibilité de la ressource sort de la niche des deux espèces, auquel cas tant le généraliste que le spécialiste devraient décliner du fait du décalage entre les conditions environnementale et leur position de niche. **Dans le cas b, la ressource ne se déplace pas, mais se fractionne entre (I) et (II):** la probabilité qu'un des fragments de ressource soit inclus dans la niche du spécialiste est diminuée.

B- Quelles hétérogénéités se cachent derrière le "syndrome de spécialisation"?

La relation entre position et spécialisation, au centre de ce manuscrit, a peut-être été sous-estimée. Nos résultats ne remettent pas en cause le "syndrome de spécialisation" (Devictor & Robert, 2009), qui fait de la spécialisation en général une source de vulnérabilité aux changements globaux, mais questionnent les mécanismes sous-jacents:

- **entre axes de la niche** : un spécialiste n'est "perdant" que si c'est l'axe (ou les axes) sur lequel il est spécialiste qui est modifié. Les indices de spécialisation intégratifs (qui reflètent la largeur de niche globale) masquent cette première source de variabilité, et, de ce fait, ne permettent pas d'identifier le mécanisme qui cause le déclin d'une espèce spécialiste.
- **intra-axes** : nos résultats suggèrent que ce n'est pas la spécialisation per se qui est facteur de vulnérabilité face à des changements environnementaux directionnels, mais le fait qu'un spécialiste est moins tolérant (par définition) qu'un généraliste à une déviation de la ressource "moyenne" disponible par rapport à sa position de niche (Fig. 11). S'il existe une corrélation entre spécialisation et position (comme en Fig. 9), les deux effets peuvent se confondre, particulièrement si le changement environnemental se situe dans la portion du gradient occupé par les spécialistes. Cette hypothèse pourrait contribuer à expliquer que tant la position que la spécialisation à la composition d'habitat sont liées aux tendances populationnelles de l'avifaune (Fig.10), d'autant plus que la quantité et la qualité des habitats ouverts a plus diminué que pour les milieux forestiers au cours des dernières décades (voir <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/teruti2005T1-2.pdf>, Inventaire Forestier National, 2009).

ENCADRE 3: Utiliser la spécialisation comme un indicateur de composition des communautés

La spécialisation se conçoit à diverses échelles : individu (Bolnick *et al.*, 2002), population (Roughgarden, 1972), espèce (voir plus haut). Rien n'empêche alors de la mesurer à une échelle supra-spécifique, celle, par exemple, de la communauté locale. Considérons une communauté constituée de N espèces j chacune d'abondance A_j et ayant le niveau de spécialisation pour une ressource quelconque S_j . On peut calculer le niveau de spécialisation de la communauté par une simple moyenne des spécialisations de chaque espèce, pondérées par leurs abondances afin de tenir compte des relations d'abondance-dominance : on définit alors un "Index de Spécialisation des Communautés" (Community Specialisation Index, CSI, Julliard *et al.*, 2006):

$$CSI = \frac{\sum_{j=1}^N S_j \times A_j}{\sum_{j=1}^N A_j}$$

Qu'apporte le CSI par rapport aux autres indices de description des communautés (richesse spécifique, abondance totale, indices de diversité) ?

► une mesure fonctionnelle : il varie en fonction de la diversité dans l'utilisation d'une ressource et non du nombre d'espèces (dont certaines peuvent répondre de manière similaire à la ressource)

► un indicateur de l'état de la biodiversité : ses variations temporelles reflètent l'homogénéisation biotique des communautés sous l'effet de la baisse de qualité des habitats (Devictor *et al.*, 2008a)

Si la baisse du CSI ne peut être due qu'à une augmentation de la proportion de généralistes dans la communauté (et donc, une perte de diversité fonctionnelle), sa hausse ne reflète pas nécessairement des communautés plus diverses (Fig. A). L'explication de ses variations nécessite donc une comparaison à celles des indices compositionnels descriptifs. Le manuscrit (2) en donne un exemple.

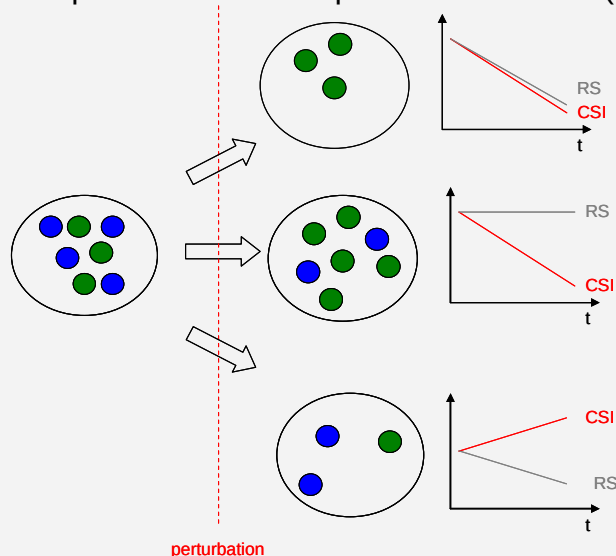


Figure A. Trois réponses possibles d'une communauté à une perturbation de l'environnement local. A t_0 , des spécialistes (en bleu) et des généralistes (en vert) coexistent. La perturbation peut entraîner (i) la disparition de tous les spécialistes, (ii) le déclin des spécialistes au profit des généralistes, (iii) un filtre d'extinction qui ne conserve que les quelques spécialistes adaptés aux conditions post-perturbations

C- Comment varie la spécialisation des communautés en paysages agricoles changeants?

MANUSCRIT 2: Contrasted taxonomic and ecological responses of bird assemblages to landscape dynamics.

Bonthoux, S.; Barnagaud, J.Y.; Goulard, M.; Balent, G.

Soumis à Agriculture Ecosystems and Environment

1- Contexte

La perte et la fragmentation des habitats liées aux activités humaines constituent une menace pour la biodiversité (Chapin *et al.*, 2000; Fahrig, 2003; Foley *et al.*, 2005). En particulier, les stratégies agricoles visant à l'intensification des pratiques culturales entraînent, aux échelles locales et paysagères, des changements de la composition et de la configuration des ressources qui impactent les communautés floristiques et faunistiques (Tilman *et al.*, 2001; Tscharntke *et al.*, 2005; Filippi-Codaccioni *et al.*, 2010). L'intensité de tels changements dépend non seulement de l'intensité de la modification des habitats elle-même, mais aussi de l'hétérogénéité des réponses des espèces qui composent la communauté (Burel *et al.*, 2004). Cela implique que mesurer la composition taxonomique des communautés ne suffit pas : des descripteurs directement liés aux processus qui sous-tendent les réponses aux changements dans l'environnement local deviennent nécessaires (Mc Gill *et al.*, 2006; Garnier *et al.*, 2007). Bien que la spécialisation ne réponde pas directement à la définition du trait fonctionnel (Violle *et al.*, 2007), elle répond toutefois aux exigences d'un indicateur de processus (voir Introduction). En calculant un indice de spécialisation des communautés (Encadré 3), nous pouvons donc comparer les variations de la diversité taxonomique et de la spécialisation des communautés locales.

Il ne suffit cependant pas d'identifier les indicateurs adéquats et d'en comparer les variations le long de gradients environnementaux. Les changements anthropiques, dont on cherche à comprendre les effets sur la biodiversité, se matérialisent par des gradients spatiaux, mais sont avant tout des processus temporels. Nombre d'études font l'hypothèse que la variation spatiale des ressources a des effets comparables à leur variation temporelle (la substitution du temps par l'espace, Fukami & Wardle, 2005) : bien qu'il s'agisse souvent, en l'absence d'études à long terme, de la seule manière de prédire les effets des activités humaines sur la biodiversité, cette approche a ses limites. **Nous cherchons donc dans ce manuscrit à identifier explicitement les modifications dynamiques de l'habitat susceptibles d'affecter la composition taxonomique et la spécialisation des communautés avifaunistiques.**

2- Questions posées

- ▶ **La variation compositionnelle des communautés avifaunistiques le long de gradients statiques de composition d'habitats reflète-t-elle leur réponse à des changements dynamiques dans l'utilisation des sols?**

- ▶ **Les compositions taxonomiques et fonctionnelles des communautés avifaunistiques répondent-elles de manière similaire aux gradients d'habitat et à leur variation temporelle?**



Figure 12. Répartition spatiale des 256 points d'écoute exploités dans le manuscrit n°2. La composition du paysage est figurée par un code de couleurs: noir = forêts, gris foncé = prairies, gris clair = terres arables, hachures = constructions humaines

DONNEES

Données avifaunistiques :

► Étude localisée dans une région agricole du Sud-Ouest de la France (Fig. 12).

► 256 points d'écoute de 20 minutes répartis sur un gradient d'habitats et répétés en 1982 et 2007.

► Les communautés sont décrites par leur richesse spécifique et deux mesures de CSI (Encadré 3) basé sur deux des indices calculés dans le manuscrit 1.

NB : contrairement aux autres articles exploitant cette métrique, le CSI varie dans ce manuscrit des communautés les plus spécialistes (petites valeurs) aux communautés les plus généralistes (grandes valeurs).

Données d'habitat :

► 6 variables compositionnelles en chaque point (linéaire cumulé de haies pourcentages de cultures, prairies, forêts, jachères arbustives, jachères à genévriers,)

► indice de diversité des habitats basé sur l'indice de Shannon (Botequilha Leitao *et al.*, 2006)

METHODES

Les analyses sont basées sur les présences-absences par espèce (modèles généralisés binomiaux) et sur les variables de description des communautés (régressions gaussiennes ou de Poisson).

► **Patrons spatiaux :** le lien entre variables avifaunistiques et descripteurs de l'habitat est modélisé et comparé entre les deux dates.

► **Patrons temporels :** modélisation des liens entre taux de colonisation / d'extinction de chaque espèce et changements compositionnels entre 1982 et 2007. A l'échelle des communautés, la variation de la richesse spécifique et des CSI sont quantifiées à partir des résidus de régressions reliant l'indice de l'année 1982 à l'indice de l'année 2007.

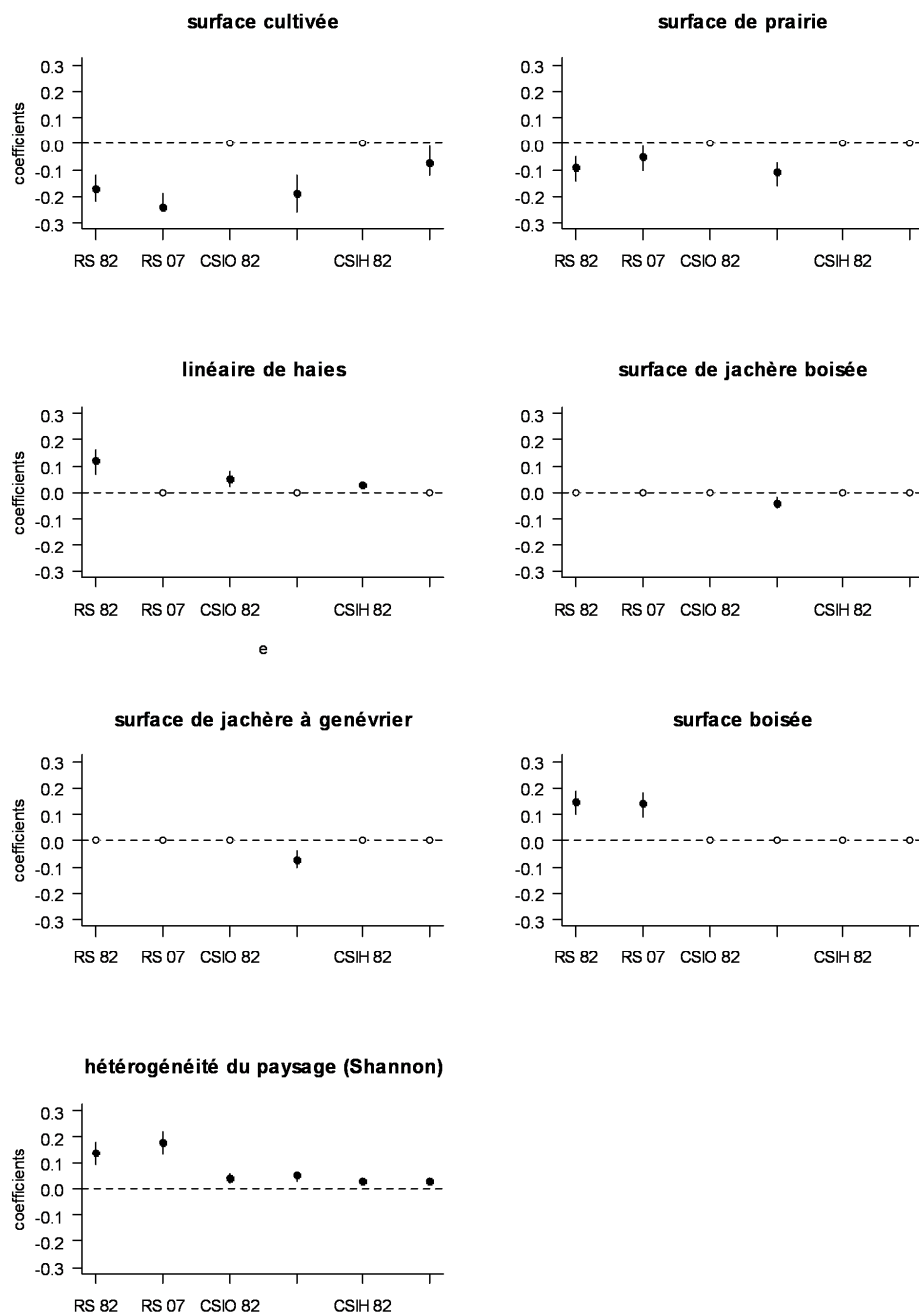


Figure 13. Relations statiques entre la richesse spécifique (SR) ou les CSI basés sur la spécialisation à la composition (CSIO) et la configuration des habitats (CSIH) et les variables de paysage en 1982 et 2007. Les coefficients sont issus de modèles moyennés suite à une approche par sélection de modèle selon le critère d'information d'Akaike (AIC). Les coefficients non significatifs sont représentés en blanc.

3- Résultats

a/ La richesse spécifique est négativement influencée par le pourcentage de cultures et de prairies, positivement par les éléments arborés et les jachères. Inversement, les communautés sont plus spécialistes en paysage fortement agricole (Fig. 13). La variation du CSI va en apparence à l'encontre des études qui montrent que les spécialistes sont défavorisés par l'intensification agricole (Devictor *et al.*, 2008b; Filippi-Codaccioni *et al.*, 2010). C'est néanmoins probablement le cas : la spécialisation apparente des communautés accompagnée d'une baisse de la richesse spécifique suggère plutôt que les zones cultivées constituent un filtre défavorable à la plupart des espèces, à l'exception de quelques spécialistes d'habitats ouverts et homogènes (Encadré 3).

b/ L'augmentation de la surface cultivée conduit à une baisse de la richesse spécifique, mais à une hausse de la spécialisation des communautés (Fig. 14).

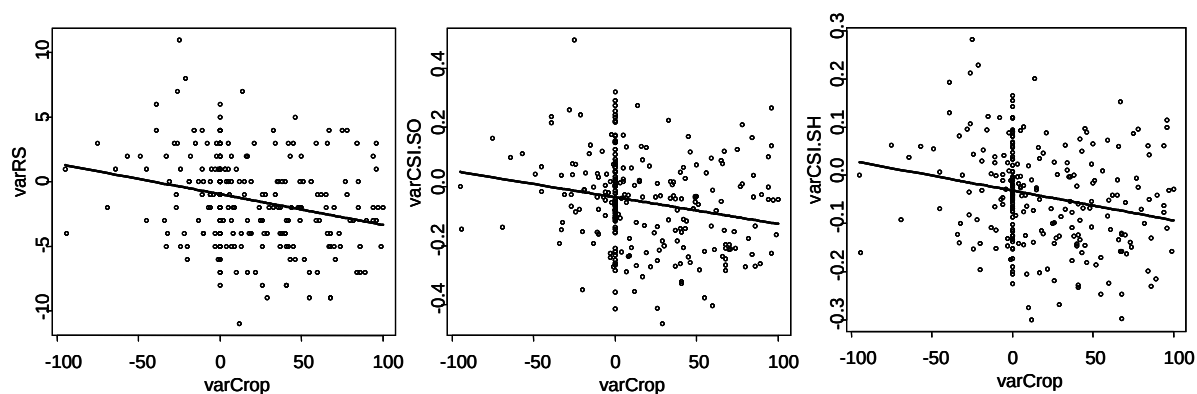


Figure 14. Effet de la variation du pourcentage de zones cultivées par point entre 1982 et 2007 sur la variation de la richesse spécifique et du CSI lié à la spécialisation à la composition des habitats (CSI.O) et à leur configuration (CSI.H). Les communautés spécialistes ont des valeurs de CSI faibles.

4- Principales conclusions

► **Les diversités taxonomiques et fonctionnelles doivent être analysées conjointement** pour être informatives sur les processus qui sous-tendent les effets de gradients environnementaux sur les communautés. En effet, une apparente hausse de la spécialisation des communautés peut refléter non pas, comme attendu, une augmentation de la diversité fonctionnelle, mais au contraire sa réduction en quelques espèces spécialisées dans des habitats très homogènes. La divergence entre ce patron régional et la tendance nationale vers une généralisation des communautés (Chapitre 3) suggère de fortes variations locales des effets des pressions anthropiques et de la vulnérabilité des spécialistes.

► **Les analyses statiques permettent d'évaluer l'effet de gradients environnementaux sur la distribution spatiale des communautés, mais ce résultat n'est pas directement transposable à des effets dynamiques.** La rareté des jeux de données à très long terme, en particulier sur l'évolution des habitats à l'échelle spatiale à laquelle les communautés biotiques sont échantillonnées (quelques hectares), ne permet pas toujours de pallier à cette difficulté : les approches diachroniques peuvent alors constituer un compromis efficace. De manière générale, les conclusions sur l'homogénéisation des communautés basées sur des patrons spatiaux et non temporels nécessitent donc d'être interprétées avec prudence.

PARTIE II.

A travers les échelles : la niche d'habitat influe sur la niche climatique (et inversement).

A- Climat et habitat, filtres des distributions spatiales...

Si nous avons exploré en premier lieu l'effet de la niche d'habitat sur la vulnérabilité des espèces et de leurs assemblages à des changements environnementaux temporels rapides, son objectif initial, dans la vision de Joseph Grinnell, était plutôt de formaliser l'observation que chaque espèce occupe une aire de distribution distincte contrainte par un ensemble de conditions environnementales (Grinnell, 1914; Grinnell, 1917a). Expliquer les distributions géographiques, en particulier en fonction de celle des conditions biotiques et abiotiques, est, de fait, presque par définition, l'un des objectifs premiers de la biogéographie (Blondel, 1995). Dans ce contexte, la niche devient un ensemble de filtres hiérarchisés qui définissent les zones de présence potentielle – les enveloppes (Huntley *et al.*, 1995; Woodward & Beerling, 1997; Berry *et al.*, 2002) – à diverses échelles spatiales (Fig. 15).

Parmi ces filtres, le climat reçoit une attention particulière. En premier lieu, il apparaît comme le meilleur prédicteur des distributions à large échelle pour de nombreux groupes tant végétaux qu'animaux (Grinnell, 1917; Gaston, 2000; Gaston & Blackburn, 2000; Araùjo *et al.*, 2009). Les conditions climatiques sont supposées refléter la distribution spatiale et temporelle de l'apport d'énergie sur Terre (approche d'ailleurs critiquée par Clarke & Gaston, 2006), et ainsi influencer directement la végétation et les cortèges faunistiques associés. D'autre part, les changements climatiques en cours sont à la fois une source de vulnérabilité pour la biodiversité qu'il faut comprendre, quantifier et prédire (Chapin *et al.*, 2000; Parmesan, 2006; Lavergne *et al.*, 2010), et une opportunité de tester "in natura" les mécanismes qui sous-tendent la dynamique des distributions spatiales à larges échelles (Gaston & Blackburn, 2000).

Schématiquement, la hiérarchisation des filtres liés à la niche écologique fait donc intervenir le climat comme principal facteur limitant des distributions à l'échelle spatiale la plus vaste, à laquelle se structurent les gradients climatiques (Fig. 15, Davis *et al.*, 1998; Araùjo & Pearson, 2005). Habitats et interactions biotiques (incluant les pathogènes) sont alors relégués au rang de facteurs dits "locaux" ou

"secondaires", c'est à dire qu'ils déterminent les zones de présence d'une espèce à petite échelle (Root, 1988; Luoto *et al.*, 2007; Pigot *et al.*, 2010). A une perspective multispécifique, cela revient à dire que le climat détermine la composition régionale du pool d'espèces, les communautés se répartissant ensuite selon des gradients de ressources plus fins (Willis & Whittaker, 2002). Cependant, tout habitat favorable à une espèce n'est pas nécessairement occupé à partir du moment où il se situe à l'intérieur de l'enveloppe climatique. Une diversité de facteurs (hasard, barrières à la dispersion, activités humaines...) est susceptible de créer des inadéquations entre les distributions prédites par les modèles de niche et celles effectivement réalisées (appelées "déséquilibres de niches" par Araújo & Pearson, 2005). Ces absences non prédites, en conjonction avec la complexité difficilement modélisable des interactions biotiques locales et des variations intraspécifiques de la niche, contribuent alors à diminuer le pouvoir prédictif des modèles de distribution des espèces et, par voie de conséquence, de leurs assemblages (Baselga & Araújo, 2010).

La question des processus qui sous-tendent les patrons issus de modèles de distribution des espèces (Species Distribution Models, SDM, voir par exemple Guisan & Zimmermann, 2000; Elith *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2009) reste généralement en suspens : les réponses distributionnelles aux gradients climatiques sont-elles directes (physiologiques) ou indirectes (auquel cas le climat est une proxy de facteurs plus bruités)? En l'absence d'approche expérimentale, pratiquement infaisable à l'échelle de tels modèles (continentale, voire au-delà), **une réponse possible réside dans la recherche de patrons d'interaction entre niche d'habitat et niche climatique, qui fait l'objet de cette partie.**

B- ...en interaction du fait de l'histoire évolutive et des patrons biogéographiques actuels

MANUSCRIT 3: Relating habitat and climatic niches in birds.

*Barnagaud, J.Y.; Barbet-Massin, M.; Jiguet, F.; Devictor, V.; Le Viol, I.; Archaux, F.
soumis à PLoS One.*

1- Contexte

Dans ce manuscrit, nous explorons le lien entre niche d'habitat et niche climatique à l'échelle spécifique – la plus fréquente dans les SDM. **La question est simple: comment covarient ces deux dimensions de la niche écologique?** A l'image de la première partie, nous décrivons chaque axe de manière binaire, à travers la position et la spécialisation (que par commodité nous exprimons ici en termes de largeur de niche) de chaque espèce. Les hypothèses émises sont de deux natures:

- **Biogéographique** : les habitats sont essentiellement formés par des assemblages végétaux eux-mêmes sous influence climatique. Les distributions des espèces animales (et en particulier avifaunistiques) doivent coïncider avec celles de leurs habitats (Hewitt, 1999), créant de facto un lien entre optimum climatique et préférence pour la structure de végétation qui prédomine à cet optimum.
- **Evolutive** : les axes d'habitat et de climat peuvent se contraindre mutuellement, particulièrement s'ils sont covariants, comme suggéré dans l'hypothèse précédente.

2- Questions posées

► Comment la position climatique est-elle reliée à la position d'habitat?

Compte tenu des histoires climatique et biogéographique sur le continent européen, on s'attend à ce que les espèces forestières soient majoritairement liées à des climats froids.

► **Les spécialistes climatiques sont-ils spécialistes d'habitat?** Deux hypothèses alternatives sont possibles : un compromis évolutif rendant impossible la spécialisation simultanée sur deux axes majeurs de la niche écologique; ou une niche globalement large ou restreinte (voir Chapitre 1).

DONNEES

Données avifaunistiques :

► 74 espèces de l'avifaune française.

Niche d'habitat :

► indices basés sur un gradient d'ouverture des habitats en 8 classes à partir des données du STOC EPS (Fiche Méthode 5 et manuscrit 5).

Niche climatique (acquisition des données et calculs: M. Barbet Massin, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris):

► numérisation des cartes de distribution à échelle du Paléarctique Occidental de chacune des 74 espèces (à partir de Cramp & Simmons, 1977), et couplage à des grilles de température de résolution 0.5×0.5°C provenant de la base Worldclim (www.worldclim.org).

METHODES

Indices de niche :

► *Niche d'habitat*: la position est le barycentre des densités sur le gradient d'habitat en 8 classes ; la largeur de niche est donnée par l'indice de spécialisation SSI (indices présentés plus exhaustivement dans le Chapitre 3)

► *Niche climatique*: la position est la température moyenne sur l'aire de distribution d'une espèce ; la largeur de niche correspond à la différence de température entre les 5% de cellules Worldclim les plus chaudes et les 5% les plus froides (Jiguet *et al.*, 2007).

Analyses: deux relations sont testées : entre positions d'une part, entre largeurs de niche d'autre part. Les analyses font appel à des GLS intégrant les relations phylogénétiques entre les 74 espèces (Fiche Méthode 4).

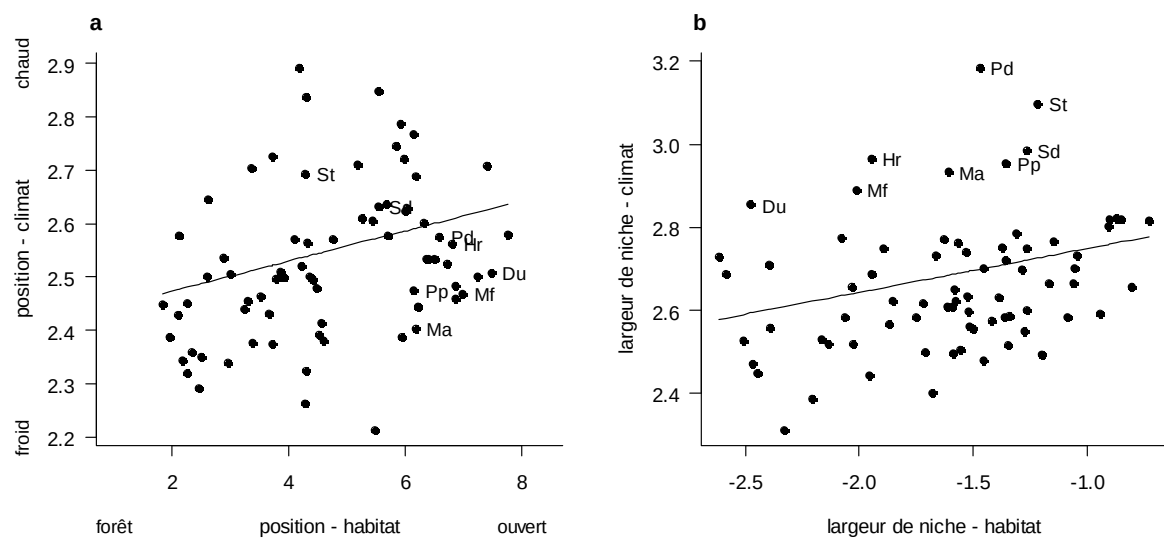


Figure 16. Relation entre niche climatique et niche d'habitat: (a) positions, (b) largeurs. positions et largeurs de niche climatique sont log transformées. Les droites sont ajustées par régressions phylogénétiques. Les espèces qui contrastent avec le patron en (b) sont indiquées: Du *Delichon urbicum*, Hr *Hirundo rustica*, Mf *Motacilla flava*, Ma *Motacilla alba*, Pd *Passer domesticus*, Sd *Streptopelia decaocto*, Pp *Pica pica*, St *Streptopelia turtur*.

3- Résultats

a/ Les espèces forestières privilégient les climats froids (Fig. 16a). Le patron observé est cohérent avec la distribution post-glaciaire des habitats européens : les habitats ouverts sont essentiellement restreints aux zones chaudes (à l'exception des zones boréales dont l'avifaune n'est pas représentée dans notre jeu de données) du fait de la conjonction entre contraintes climatiques et activités humaines; la forêt ayant recolonisé l'essentiel du continent après la dernière glaciation (Hewitt, 1999; Olson *et al.*, 2001; Sanderson *et al.*, 2002).

b/ Les espèces spécialistes d'habitat sont aussi spécialistes climatiques (Fig. 16b). Un changement dans la distribution d'une espèce dépend de son aptitude à s'adapter localement aux conditions en marge d'aire de distribution et de sa capacité de dispersion (Gaston, 2009; Holt, 2009; McInnes *et al.*, 2009). De ce fait, les spécialistes d'habitat sont contraints aux exigences climatiques de leur habitat optimal.

c/ Huit espèces ont des niches climatiques plus larges que les autres, et se situent de ce fait nettement au-dessus du nuage de point. Six d'entre elles (à l'exception de la Tourterelle des bois, *Streptopelia turtur* et de la Bergeronnette printanière, *Motacilla flava*) sont nettement anthropophiles.

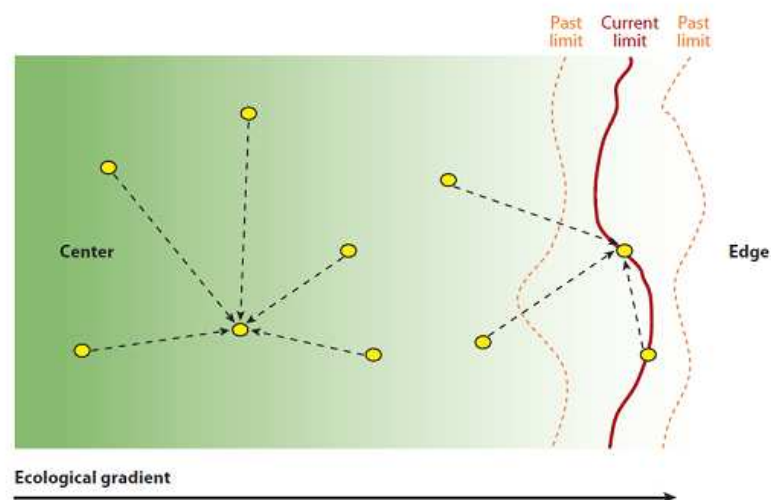


Figure 17. Différences entre populations centrales et marginales. En centre d'aire, une population est alimentée par une immigration multidirectionnelle, dans un environnement relativement stable. En marge d'aire, le flux d'immigration est unidirectionnel, et la population se situe dans un environnement temporellement plus variable (Sexton *et al.*, 2009).

4- Principales conclusions

► **La niche climatique est probablement contrainte par la niche d'habitat.** Les espèces urbaines ont une niche climatique plus large que les autres, quelle que soit leur niche d'habitat. Le climat aurait peu d'influence directe sur la distribution de l'avifaune, mais plutôt de manière indirecte à travers les structures de végétation ou ressources alimentaires par exemple.

► **L'influence de la niche d'habitat sur les aires de distribution pourrait avoir été sous-estimée.** L'inadéquation des variables d'habitat utilisées, le bruit élevé à larges échelles spatiales, la variabilité interspécifique, les covariations liées à l'histoire biogéographique peuvent conduire à confondre les effets du climat et de variables plus locales.

La prétention de ces résultats n'est évidemment pas de démontrer un quelconque processus, mais de chercher à dépasser le clivage entre facteurs influant exclusivement à grande ou à petite échelle spatiale. Il est en effet bien admis que les limites géographiques des espèces sont avant tout liées à la capacité à coloniser localement des îlots d'habitats dans un contexte environnemental plus variable qu'en cœur d'aire (Fig. 17, Holt & Keitt, 2000; Holt, 2003; Sexton *et al.*, 2009).

Dès lors, mettre en compétition habitat et climat dans le cadre des modèles de distribution a-t-il un sens? Oui, lorsqu'il s'agit de trouver des variables qui prédisent efficacement les distributions présentes (et par hypothèse, futures) à une résolution spatiale donnée (voir par exemple Huntley *et al.*, 2007). Identifier et tenir compte des variables relatives à des grains plus fins a cependant un apport prédictif non négligeable (Luoto *et al.*, 2007) et constitue une étape de plus vers la clarification des processus qui sous-tendent les aires de distributions.

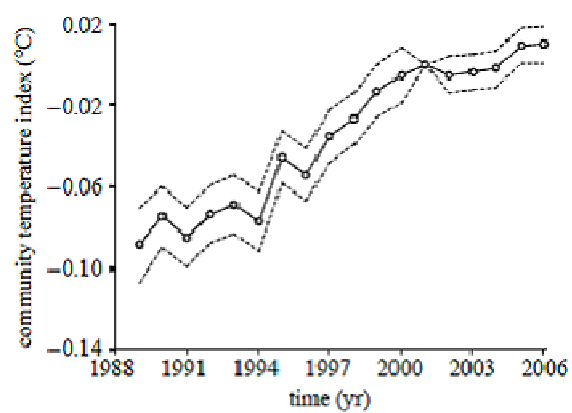


Figure 18. Tendance temporelle du CTI en France, préférence thermique moyenne des communautés locales d'oiseaux communs (Devictor et al, 2008a).

C- Inverser les filtres: le rôle de l'habitat dans la ségrégation locale des niches climatiques

MANUSCRIT 4. Cross-scale effects of forest structure and composition on the average climatic niche in bird communities.

Barnagaud, JY.; Barbaro, L.; Jiguet, F.; Barbet-Massin, M.; Archaux, F.

Soumis à Journal of Biogeography

1- Contexte

Les changements climatiques induisent des modifications rapides des aires de distribution, et de ce fait, remanient les assemblages d'espèces à échelle régionale et locale, que ce soit suite à des glaciations (Hewitt, 1999) ou aux activités humaines (Chapin *et al.*, 2000; Parmesan & Yohe, 2003; Parmesan, 2006; Lavergne *et al.*, 2010). Ainsi, les communautés d'oiseaux communs suivent-elles la montée latitudinale des isothermes, mais "pas assez vite" (Fig.18, Devictor *et al.*, 2008a). En calculant l'optimum climatique moyen d'une communauté locale (de manière analogue au calcul du CSI, Chapitre I), on obtient un Indice Thermique des Communautés (CTI, Devictor *et al.*, 2008a) qui, quantifié en unités de température, est directement comparable à la température ambiante locale.

Nous avons suggéré plus haut qu'explicitier les interactions entre patrons locaux et à large échelle permet, même en l'absence de données expérimentales, d'approcher les processus qui sous-tendent les dynamiques distributionnelles. Dans cet esprit, **l'habitat pourrait-il jouer un rôle dans la composition climatique des communautés que reflète le CTI?** Le manuscrit 4 aborde cette question à travers une approche multi-échelles, dans laquelle il ne s'agit pas simplement de retourner le système de filtres de la Fig. 15, mais d'étudier les conditions dans lesquelles l'habitat peut contribuer à assembler des espèces aux préférences climatiques similaires. Les processus en jeu se distinguent, comme souvent, en deux classes :

- **des facteurs microclimatiques directs** : des habitats qui tamponnent les variations de température et limitent le flux de chaleur devraient abriter des communautés aux optima climatiques plus froids que le pool régional.
- **des facteurs indirects** : conséquence directe des résultats du manuscrit 3, les liens entre niche d'habitat et climatique devraient se refléter dans l'effet des habitats sur le CTI.

2- Questions posées

► **Quel est l'effet de la proportion de forêts dans un paysage sur l'optimum thermique des assemblages d'oiseaux communs?** Le CTI devrait baisser avec la quantité de forêt, quel qu'en soit le déterminant principal : effet refroidissant de la forêt sur le climat local, ou effet du lien entre niche climatique et d'habitat.

► **Comment le CTI répond-il à la structure et à la composition forestière?** Le CTI devrait baisser avec la distance aux lisières, avec la maturité du peuplement (du fait d'une plus forte interception lumineuse et évapotranspiration) et varier selon la composition en essences, notamment entre essences feuillues et résineuses, pour des raisons biogéographiques ou microclimatiques.

DONNEES

Données avifaunistiques :

► 641 carrés STOC EPS (Fiche Méthode 5) échantillonnés en 2006, en distinguant deux régions, Atlantique et continentale.

► Le CTI reflète, à cette échelle, la préférence climatique de l'avifaune à l'échelle d'un paysage de 4 km².

► analyse à échelle locale: 713 points d'écoute effectués sur 6 massifs forestiers du Perche (Fiche Méthode 5)

Données d'habitat :

► quantité de forêt à l'échelle du carré STOC EPS à partir de CORINE LANDCOVER (voir Chapitre I et Fiche Méthode 6).

► A l'échelle locale, les variables de structure et composition des peuplements autour des points d'écoute ont été extraites par photointerprétation (Fiche Méthode 6).

METHODES

Nous procédons par inférence multimodèles (Fig. A) selon une approche prédictive, similaires à échelle locale et paysagère:

► On se base sur une structure de modèle par moindres carrés généralisés tenant compte de la structuration spatiale des données (Fiche Méthode 3)

► un modèle maximum est construit et paramétré sur chaque région (ou massif). Par sélection de modèle basée sur l'AIC, nous estimons des paramètres moyens pour chaque variable apportant de l'information au modèle (Burnham & Anderson, 2002).

► Chaque modèle est projeté sur les données de la région restante (ou des massifs restants). La performance des prédictions est estimée par une régression des valeurs prédites par le modèle sur les valeurs observées.

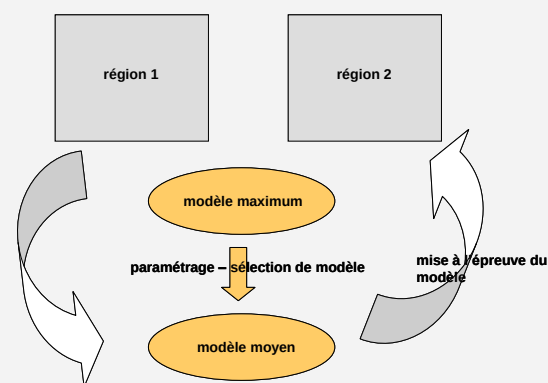


Figure A. Procédure suivie pour les analyses du manuscrit 4.

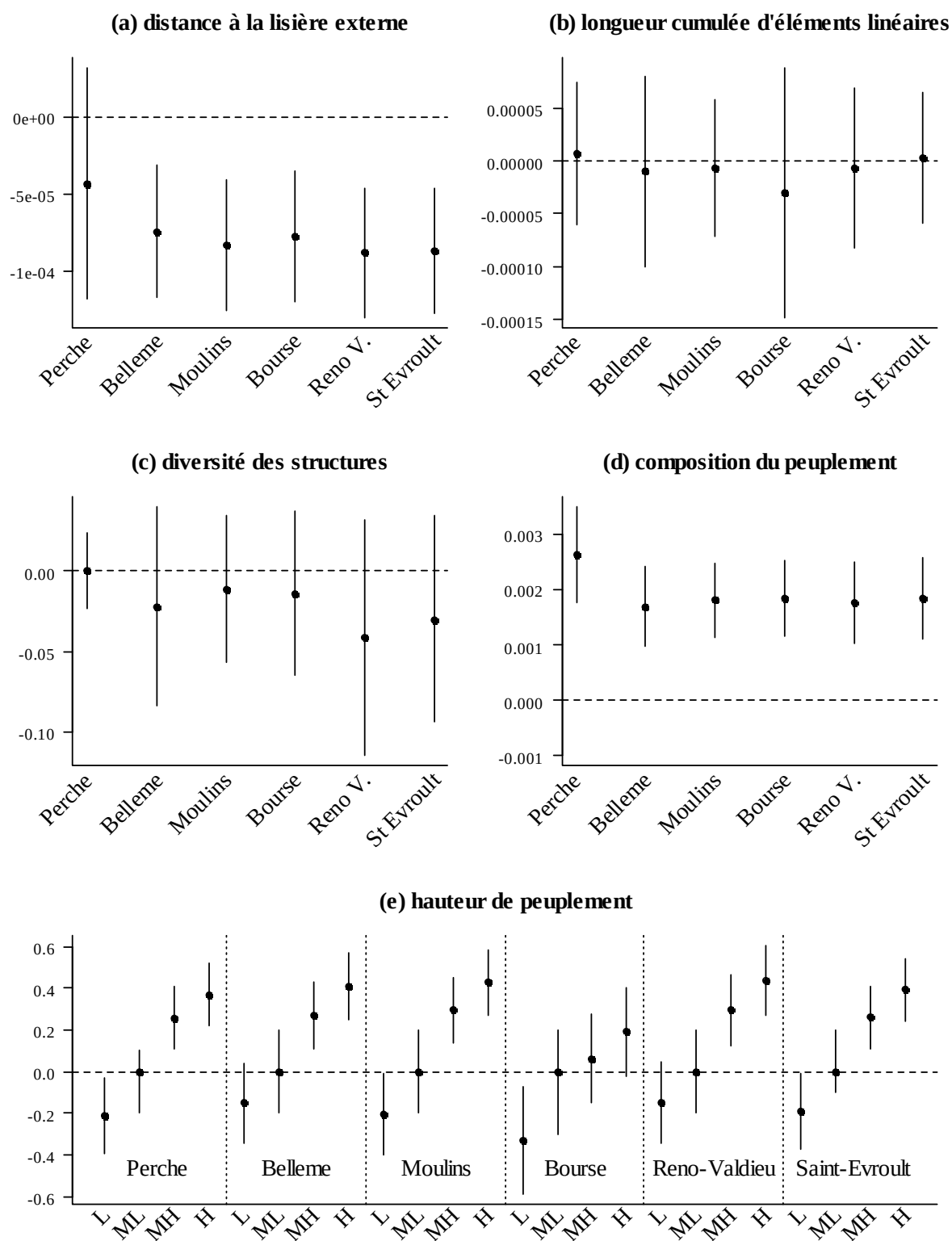


Figure 20. Coefficients des modèles reliant le CTI à l'habitat local en forêt. Un modèle est paramétré sur chaque massif forestier. Pour les hauteurs de peuplements, L = "bas", ML = "intermédiaire – bas", MH = "intermédiaire – haut", H = "mature".

3- Résultats

a/ Le CTI baisse avec la proportion de forêt. Ce résultat est structuré spatialement : l'effet des forêts de conifères diminue avec la latitude, de même que l'effet des feuillus en région Atlantique (Fig. 19).

b/ A échelle locale, la composition et la structure de la forêt influencent le CTI. Le CTI baisse avec la distance à la lisière, la proportion de conifères dans le peuplement local, mais augmente avec la hauteur du peuplement (Fig. 20).

c/ La capacité prédictive des relations entre CTI et habitat est élevée tant à l'échelle paysagère qu'à l'échelle locale: les R^2 entre valeurs réelles et prédites varient entre 0.28 et 0.44, supérieures à ce que l'on peut attendre de données écologiques en moyenne (Möller & Jennions, 2002).

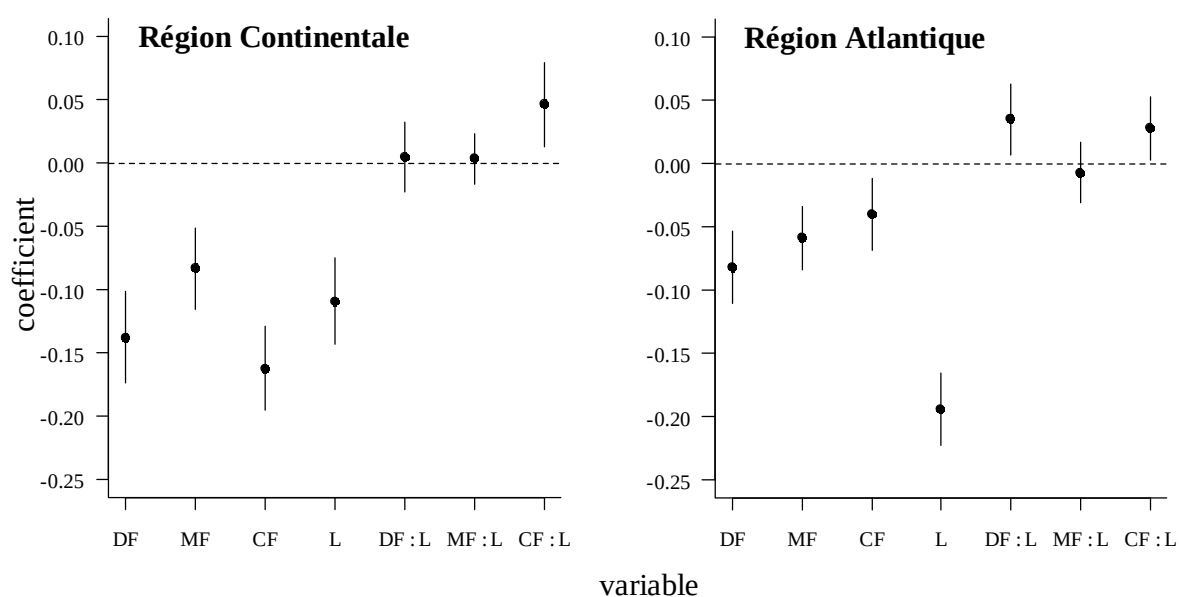


Figure 19. Coefficients des modèles reliant le CTI à la couverture forestière dans des paysages de 2x2km. DF proportion de forêt feuillue, MF de forêt mélangée, CF de forêt de conifères, L latitude. Un modèle est paramétré sur chacune des deux régions bioclimatiques prises en compte (Continental ou Atlantique). Les variables sont standardisées (moyenne = 0, écart type = 1) afin de permettre la comparaison des coefficients.

4- Principales conclusions

► **A l'échelle du paysage, la forêt tend à favoriser des assemblages aux optima thermiques plus froids que le pool régional.** La forte structuration spatiale de l'effet des forêts de conifères suggère que le processus sous-jacent est plus d'ordre biogéographique que microclimatique : les peuplements de conifères de la région étudiée tamponnent et refroidissent moins le climat que les espèces décidues (Porté *et al.*, 2004), pourtant, on y trouve des assemblages aux optima thermiques plus froids que dans les peuplements feuillus.

► **Le CTI se structure aussi à une échelle très locale,** de la même manière qu'à l'échelle paysagère. L'effet de l'éloignement à la lisière et celui, inattendu, de la hauteur de peuplement, suggèrent que les variations microclimatiques et les liens entre préférence climatique et sélection d'habitat ont des impacts relatifs différents entre échelles spatiales.

► **L'habitat pourrait être plus limitant que le climat lui-même à la limite Sud des aires de distribution,** comme tend à le montrer l'effet des forêts de conifères, d'implantation récente dans le centre de la France. Ce résultat s'accorde bien avec l'idée développée dans le manuscrit 3 que l'effet du climat sur les limites d'aires pourrait concerner plus les habitats que l'avifaune elle-même (voir aussi à ce sujet Hampe & Petit, 2005).

► **La forêt pourrait donc jouer un rôle important dans la mitigation des effets des changements climatiques en cours (Brockhoff *et al.*, 2008).** Nos résultats suggèrent en effet qu'une espèce peut se maintenir dans une région tant que son habitat reste favorable localement.

5- Perspectives

En inversant la séquence des filtres abiotiques et biotiques censés définir les distributions (Fig. 15), nous mettons en évidence un nouveau patron : l'habitat peut affecter, de manière prédictible, la composition climatique des communautés. Même si nos données ne permettent ni une perspective temporelle directe, ni d'identifier formellement les mécanismes en jeu (ce qui, à une telle échelle spatiale, semble de toute façon compromis), cela suggère une question : est-ce parce que l'avifaune ne remonte "pas assez vite" que le CTI est décalé par rapport à la remontée des isothermes en France (Devictor *et al.*, 2008a)? Ou est-ce parce que les espèces peuvent subsister localement plus longtemps que prédit par le climat seul, tant que les ressources alimentaires et l'habitat le permettent? La mitigation des changements climatiques par la végétation a déjà été évoqué, mais généralement sous l'angle de son influence directe sur les conditions climatiques locales (Woodward & Beerling, 1997). Les relations entre niche climatique et niche d'habitat ont en revanche reçu peu d'attention, particulièrement à l'échelle des communautés : sont-elles de nature à influencer les réponses distributionnelles à un climat changeant? Ajouter une dimension temporelle aux résultats du manuscrit 4 est le point de départ le plus évident de la poursuite de cette réflexion. Toujours est-il que nos résultats suggèrent que les distributions spatiales (des espèces ou des communautés) sont déterminées par des processus plus complexes qu'un simple emboîtement hiérarchique de filtres abiotiques et biotiques.

PARTIE III.

Une flexibilité dans le conservatisme: des changements temporels dans la spécialisation à l'habitat.

MANUSCRIT 5: When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization.

Barnagaud, J.Y.; Devictor, V.; Jiguet, F.; Archaux, F.

Global Ecology and Biogeography 2011 - 20: 630-640.

A- Contexte

Les effets écologiques des variations spatiales et temporelles des conditions environnementales, sont, on l'a vu, assez bien décrits à diverses échelles d'espaces et de temps. Les chapitres précédents s'inscrivent ainsi dans le cadre d'une littérature désormais abondante qui porte un intérêt croissant à la réponse des traits fonctionnels (au sens le plus large), au détriment des réponses taxonomiques dont la portée explicative et prédictive sont jugées moindres (Mc Gill *et al.*, 2006).

On s'interroge en général sur l'impact moyen de ces traits (De Bello *et al.*, 2010; Pocock, 2011), qui sont dans ce cas le plus souvent considérés comme des facteurs stables au sein d'une espèce, variant généralement à une échelle évolutive différente de celle à laquelle opèrent les changements rapides de l'environnement, notamment induits par l'Homme. Pourtant, l'idée que ces mêmes changements (en particulier, climatiques) peuvent conduire à des évolutions rapides de traits considérés comme sources de vulnérabilité est extensivement étudiée (que ce soient par exemple le comportement migratoire, Berthold, 1995; la phénologie, Both *et al.*, 2004; la niche climatique, Tingley *et al.*, 2009). De plus, et bien qu'elle ait été, dans les dernières décennies, largement reléguée à l'arrière-plan, la variabilité intraspécifique des traits est à la base de nombreux modèles d'écologie évolutive, dont celui de la niche écologique (Bolnick *et al.*, 2010a). Il existe donc un découplage entre d'une part, la reconnaissance d'une certaine variabilité spatiale et temporelle des traits fonctionnels à échelle intraspécifique, induite par des changements environnementaux rapides, et d'autre part, l'utilisation de ces mêmes traits comme des prédicteurs de la vulnérabilité des espèces aux mêmes changements, et à la même échelle de temps et d'espace.

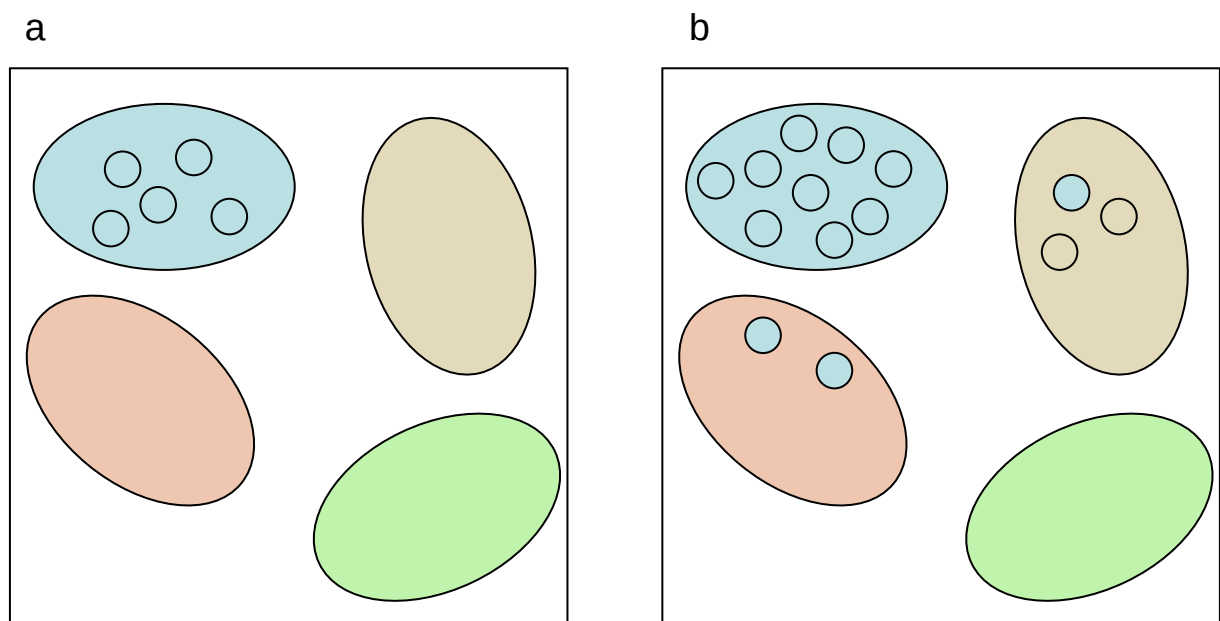


FIGURE 21. Baisse intraspécifique de la spécialisation à l'habitat entre les temps (a) et (b) suite à l'augmentation des densités. En (a), l'ensemble des individus occupent leur habitat optimal, bleu. En (b), l'augmentation des densités conduit au dépassement de la capacité d'accueil de l'habitat bleu; des individus se dirigent alors vers les habitats suboptimaux rouge et marron. De plus, par effet d'échantillonnage, un phénotype plus rare avec des individus préférant l'habitat marron apparaissent dans la population.

La spécialisation pourrait-elle aussi varier sur un pas de temps court? Il semble peu raisonnable d'envisager des changements à court terme de la niche fondamentale (et à plus fort raison, son élargissement), en raison des coûts en fitness liés à la microévolution et à la plasticité (Dall & Cuthill, 1997). De fait, la niche fondamentale est conservée évolutivement (Peterson *et al.*, 1999; Wiens *et al.*, 2010; Peterson, 2011): l'idée n'a pas vocation à être rediscutée ici et semble bien acceptée (Wiens & Graham, 2005).

Les mesures de spécialisation (et de la position associée) généralement exploitées comme indicateurs de vulnérabilité reposent cependant sur la niche réalisée, dépendante du contexte biotique du modèle et de l'espace étudiés (Devictor *et al.*, 2010). Elle est donc susceptible de varier à fine échelle temporelle, en fonction de l'intensité des pressions diverses susceptibles de restreindre une espèce à une ressource (ou un ensemble limité de ressources): compétition inter et intraspécifique, prédation, densité locale. La relaxation d'une pression de compétition peut par exemple ouvrir l'accès à des ressources non exploitées, entraînant un élargissement de la niche réalisée (Agrawal, 2001). Une augmentation des densités locales peut également conduire à un patron similaire (Fig. 21), soit par effet d'échantillonnage (accumulation d'individus chacun spécialisés à un niveau de ressource légèrement différent, comme proposé par Bolnick *et al.*, 2002), ou parce que la qualité d'une ressource est densité dépendante. Les processus d'extinction et de création de populations-puits dans des habitats suboptimaux (voire même défavorables) sont également de nature à faire varier la niche réalisée (Pulliam, 2000). En bref, une diversité de facteurs, éventuellement eux-mêmes affectés par des changements environnementaux générés par les pressions anthropiques, est susceptible de faire varier les traits liés à la niche réalisée malgré le conservatisme de la niche fondamentale.

A l'échelle des assemblages d'espèces, l'homogénéisation biotique est reconnue comme l'une des manifestations majeures de la diminution de la diversité biologique (Mc Kinney & Lockwood, 1999; Olden *et al.*, 2004; La Sorte & McKinney, 2007; Ladle & Whittaker, 2011). Initialement, elle correspond, pour une échelle spatiale donnée et sur un pas de temps connu (généralement court), au remplacement d'une diversité large d'espèces indigènes par quelques espèces allochtones (Olden & Poff, 2004;

Olden & Rooney, 2006). Au-delà de l'échelle taxonomique, l'homogénéisation est aussi fonctionnelle: en particulier, le remplacement d'un grand nombre d'espèces spécialistes (les "perdants") par quelques espèces généralistes (les "gagnants") a été observé chez divers taxa, et largement attribué aux perturbations d'origine humaine (Fig. 22, Mc Kinney & Lockwood, 1999; Clavel *et al.*, 2011). **Il manque donc à ce raisonnement une dimension intraspécifique : les communautés pourraient-elles se généraliser aussi parce que les espèces elles-mêmes se généralisent?**

B- Questions posées

- La spécialisation à l'habitat est-elle un trait fixé sur le court terme?
- La spécialisation à l'habitat (réalisée) est-elle densité-dépendante?
- Les éventuelles variations de la spécialisation à l'habitat contribuent-elles à l'homogénéisation apparente des communautés d'oiseaux communs?

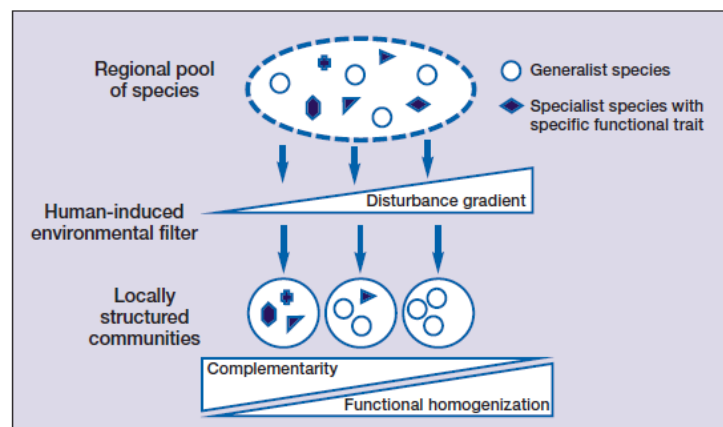


Figure 2. Diagram describing how loss of specialists engenders loss of functional complementarity and thus functional homogenization.

Figure 22. Processus d'homogénéisation biotique sous l'effet de dynamiques différentielles entre généralistes ("gagnants") et spécialistes ("perdants") en réponse à une perturbation anthropique (Clavel *et al.*, 2011).

DONNEES

Données avifaunistiques:

► le programme STOC EPS (Fiche Méthode 5), de 2002 à 2008. Les données sont exploitées à l'échelle du point d'écoute

Données d'habitat:

un gradient d'habitat en 8 classes ordonnées du milieu le plus fermé au plus ouvert est construit à partir de la classification hiérarchique effectuée chaque année par les observateurs du STOC EPS (Fiche Méthode 6)

Quantification de la spécialisation :

- à échelle intraspécifique: indice univarié: SSI (Fiche Méthode 1)
- A l'échelle de la communauté locale, CSI (Chapitre 1, Encadré 3)

METHODES

Variations temporelles de la spécialisation

► SSI calculé pour chaque espèce et chaque année (7 années)

► modèle multiespèces : variation moyenne de la spécialisation sur le pas de temps considéré, tenant compte de la spécialisation initiale (année 2002), de la préférence d'habitat (ouvert vs fermé) et du statut migratoire.

Densité dépendance de la spécialisation

► les analyses sont symétriques à celles de la première étape, le facteur année étant remplacé par la densité moyenne annuelle des espèces.

Effet des variations intraspécifiques de la spécialisation sur l'homogénéisation

- comparaison des tendances temporelles de deux indices de spécialisation des communautés
 - un indice basé sur une mesure de spécialisation fixe (SSI de l'année de référence 2002)
 - un indice basé sur une mesure de spécialisation temporellement variable (SSI calculé annuellement)

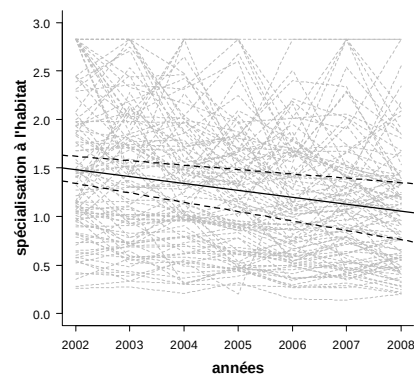


Figure 23. Variations temporelles de la spécialisation à l'habitat pour 94 espèces de l'avifaune commune française sur 2002-2008. Les lignes grisées correspondent aux variations spécifiques. Le trait noir plein matérialise la tendance linéaire estimée par un modèle multispèces tenant compte de la structuration taxonomique de l'échantillon d'espèces. Les lignes tiretées indiquent l'intervalle de confiance de cette tendance.

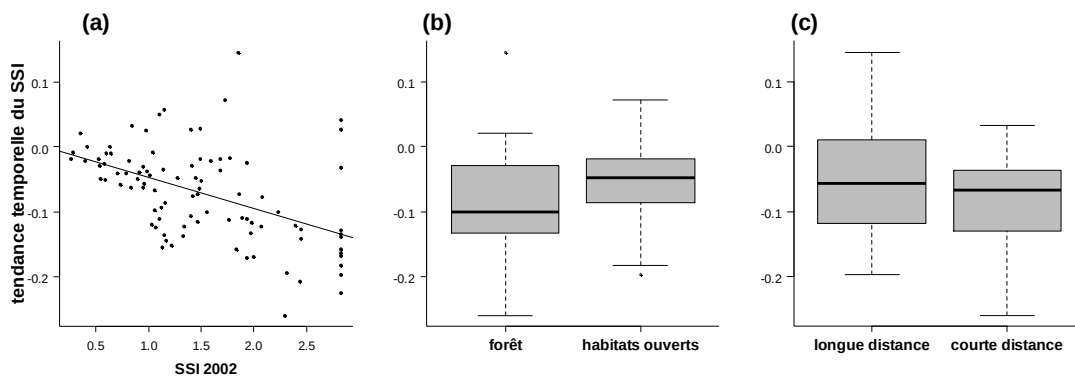


Figure 24. Lien entre tendance temporelle de la spécialisation à l'habitat et (a) spécialisation lors de la première année de l'étude, prise comme référence (2002); (b) préférence pour des milieux fermés ou ouverts; (c) comportement migratoire. 94 espèces de l'avifaune commune française sont prises en compte.

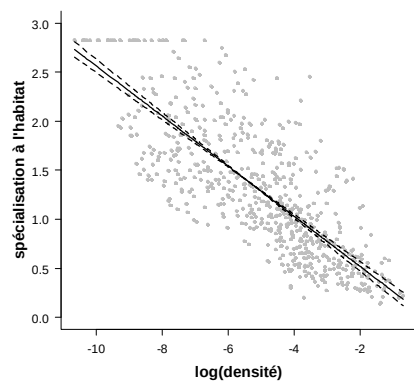


Figure 25. Lien entre spécialisation à l'habitat et densité moyenne (par ha, log transformée) pour 94 espèces de l'avifaune commune française. Chaque point représente la densité d'une espèce pour une année de l'étude (de 2002 à 2008). Le trait plein noir matérialise l'effet de la densité estimé par un modèle multispèces prenant en compte la structure taxonomique de l'échantillon d'espèces. Les traits tiretés noirs montrent l'intervalle de confiance.

C- Résultats

a/ La spécialisation diminue significativement sur 2002-2008 pour 37% des espèces, non significativement pour 47%, et augmente non significativement pour 13%. Globalement, la spécialisation des 94 espèces prises en compte diminue sur la période (Fig.23)

b/ Plus une espèce est spécialiste initialement, plus elle tend à se généraliser (Fig. 24). Les espèces d'habitats fermés se généralisent plus.

c/ Les espèces généralistes apparaissent en plus fortes densités que les spécialistes et 34% des espèces tendent à être plus généralistes en périodes de fortes densités (Fig. 25). Globalement, la spécialisation apparaît densité dépendante.

d/ La prise en compte des variations interannuelles intraspécifiques de la spécialisation dans le calcul du CSI accroît d'un facteur 10 la tendance à la généralisation des communautés locales, par comparaison à un CSI basé sur une spécialisation fixe dans le temps (Fig. 26).

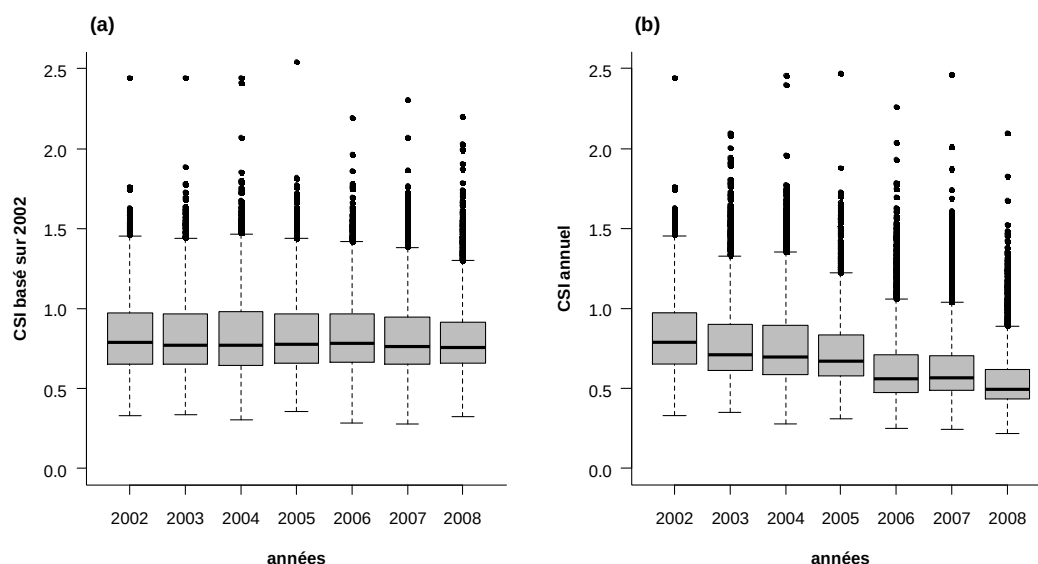


Figure 26. Tendance temporelle de la spécialisation moyenne des communautés (CSI). (a): le CSI est calculé à partir d'une spécialisation fixe dans le temps, l'intégralité de sa variation résulte donc de changements dans les densités relatives des espèces au sein de chaque communauté. (b): le CSI est calculé à partir d'une spécialisation variant chaque année, et tient compte à la fois de la variation intraspécifique de la spécialisation et des dynamiques relatives des espèces au sein de chaque communauté.

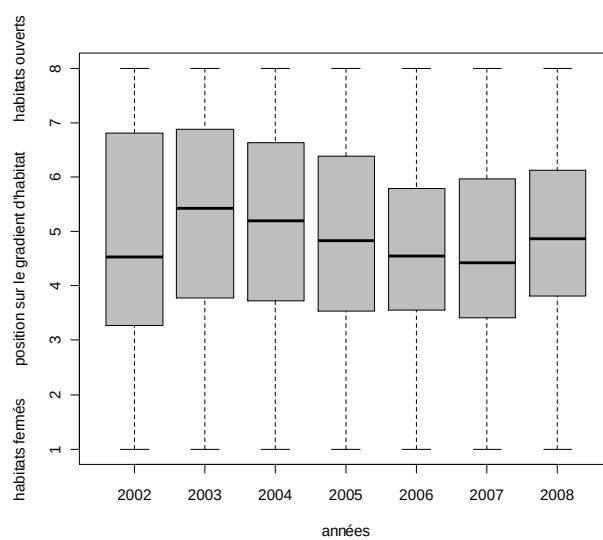


Figure 27. Variation temporelle de la position d'habitat pour 94 espèces de l'avifaune commune française sur la période 2002-2008.

D- Principales conclusions

► **La spécialisation réalisée est un trait écologique labile**, qui peut varier à très court terme. Les généralistes ont une spécialisation moins variable, (i) parce qu'ils occupent déjà une large proportion des habitats disponibles, (ii) parce qu'ils perçoivent moins les variations de l'habitat que les spécialistes.

► **La spécialisation est densité dépendante** : de fortes densités peuvent favoriser l'utilisation d'habitats suboptimaux y compris par les espèces les plus spécialistes. Cependant, toute la variabilité temporelle de la spécialisation ne peut être attribuée aux variations de densité : d'autres facteurs sont susceptibles d'influencer la spécialisation réalisée (par exemple, des conditions climatiques permettant d'exploiter une plus large gamme d'habitats).

► **Prendre en compte la variabilité intraspécifique de la spécialisation accentue la tendance à la généralisation des communautés**. Il ne s'agit pas là d'une dimension de l'homogénéisation biotique à proprement parler (car elle est liée par définition à des dynamiques différentielles entre espèces), mais d'un processus supplémentaire ignoré jusqu'ici, dont les variations accentuent son effet à échelle de la communauté locale.

Notons que, contrairement à la spécialisation, la position des espèces sur le même gradient varie peu au cours du temps, et de manière non directionnelle (Fig. 27).

Autrement dit, la généralisation des espèces correspond à un élargissement homogène de la niche de part et d'autre de la position – que nous n'avons cependant pas testé formellement. Ce résultat correspond assez bien aux prédictions formulées sur la stabilité spatio-temporelle de la niche : la position sur un axe, soumise à une forte pression sélective, serait essentiellement déterminée à l'échelle évolutive et peu variable localement et à court terme (Peterson *et al.*, 1999; Rannap *et al.*, 2009). A l'inverse, on attend plus de variations dans la largeur de niche (i.e., la

spécialisation), en fonction de contextes abiotiques et biotiques plus ou moins favorables à l'expression de la plasticité d'un trait (par exemple, en fonction des co occurrences d'espèces, Agrawal, 2001; Miner *et al.*, 2005) ou à générer une hétérogénéité liée à des processus d'adaptation locale (Murphy & Lovett-Doust, 2007).

E- Perspectives : quels mécanismes en jeu?

S'il est hors de question de tester formellement la nature des mécanismes sous jacents au vu des données disponibles, un certain nombre de prédictions sont possibles. Au-delà des processus à échelle populationnelle évoqués dans le manuscrit 5, comment une espèce se "généralise"-t-elle? Sans discuter extensivement de cette question, trois processus peuvent sous-tendre le patron observé:

- ▶ exclusion compétitrice liée à une fitness densité-dépendante.
- ▶ une microévolution favorisant la généralisation par la sélection des individus les plus généralistes au sein de la population
- ▶ un relâchement des pressions contextuelles qui s'appliquent sur les individus, de telle sorte qu'une plus large proportion de la niche fondamentale s'exprime à l'échelle de l'espèce. Cela revient à un accroissement de la plasticité de l'espèce pour le trait concerné (sélection d'habitat). Ce type de réponse est fréquemment densité-dépendant (Miner *et al.*, 2005).

Différencier micro-évolution et plasticité dans l'évolution rapide d'un trait est un débat en soi (Gienapp *et al.*, 2008) qui dépasse largement notre cadre. Cela suppose en premier lieu de s'intéresser au caractère adaptatif des variations de la spécialisation. Cette question soulève un problème d'échelle sous-jacent à toutes les questions posées à travers ce chapitre et les précédents: que signifie "spécialisation d'une espèce?" Cette question revient, à peu de chose près, à rechercher les patrons

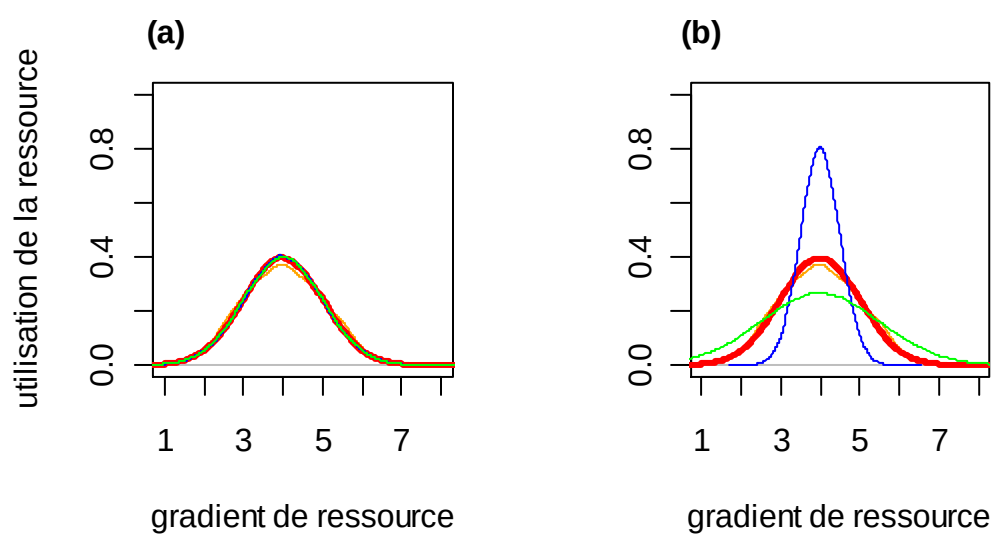


Figure 28. Patterns d'agrégation à échelle spécifique (courbe rouge) de l'utilisation d'un gradient de ressources en 8 classes par 3 espèces (courbes verte, orange et bleue). (a): tous les individus ont la même spécialisation à leur ressource optimale. (b): chaque individu a un niveau de spécialisation différent, mais la résultante à échelle spécifique est la même qu'en (a).

à échelle populationnelle ou individuelle qui sous-tendent la spécialisation d'une espèce. Deux processus peuvent être envisagés (Fig. 28):

- **tous les individus d'une espèce peuvent avoir le même niveau de spécialisation.** Cette situation peut se réaliser lorsque de fortes pressions de sélection s'opèrent sur la largeur de niche (par exemple, si le coût du généralisme est élevé, ou si la spécialisation pour une position particulière confère un avantage sélectif). La spécialisation à échelle spécifique est alors le reflet de la spécialisation de chaque individu; et ses variations directionnelles sont de ce fait dues à un changement simultané de la tolérance de tous les individus.
- **une espèce peut être composée d'individus spécialisés chacun à un niveau de ressource différent, ou à degrés de tolérance variables** (Bolnick *et al.*, 2002; Bolnick *et al.*, 2010b). Dans ce cas la spécialisation à échelle spécifique est une moyenne de la diversité des stratégies individuelles. Dans une telle situation, une variation directionnelle de la spécialisation à échelle spécifique peut être due (i) à des changements directionnels dans le niveau de spécialisation de chaque individu, en fonction de l'imposition ou de la relaxation de nouvelles pressions qui s'exercent simultanément sur toute la population; (ii) à un processus de sélection favorisant les individus spécialistes ou généralistes, selon les contextes.

Naturellement, il s'agit là des extrema d'un gradient dans lequel les deux processus contribuent en proportion variées à la spécialisation à échelle spécifique et à ses variations : la spécialisation individuelle est nécessairement bornée par la niche fondamentale (bien que, dans certaines conditions, la niche réalisée puisse s'étendre au-delà, Pulliam, 2000). Celle-ci fixe donc les limites à l'intérieur desquelles une variabilité interindividuelle est disponible pour générer des processus d'adaptation locale, de sélection directionnelle liée à des facteurs à large échelle, ou d'expression de la plasticité.

Discussion

J'ai introduit la niche écologique, du point de vue d'un biologiste de la conservation, comme une interface conceptuelle entre les changements spatiaux ou temporels de l'environnement d'une espèce et ses variations distributionnelles ou démographiques. Dans la vision biogéographique classique, chacun de ses axes détermine la présence ou l'absence d'une espèce à un grain spatial et temporel donné, en fonction de son histoire évolutive (niche fondamentale) et du contexte biotique (niche réalisée). Les travaux que j'ai présentés dans les trois chapitres précédents suggèrent que l'analyse des réponses écologiques aux changements globaux peut gagner à dépasser cette hiérarchie en ajoutant trois composantes au raisonnement :

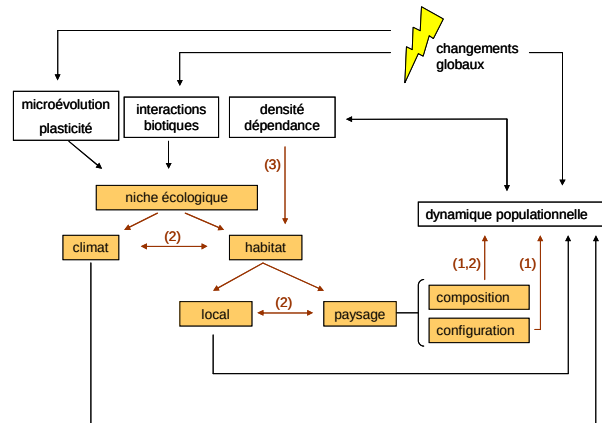
- **une analyse bivariée de l'axe de niche intégrant sa position et sa largeur;**
- **la compréhension des relations entre ces deux descripteurs;**
- **une dimension dynamique, incluant la variabilité de la niche réalisée.**

Je tenterai, dans cette dernière partie, d'expliciter l'intérêt de chacune de ces composantes dans l'objectif proposé en Introduction d'une conservation orientée vers les processus écologiques d'une nature ordinaire.

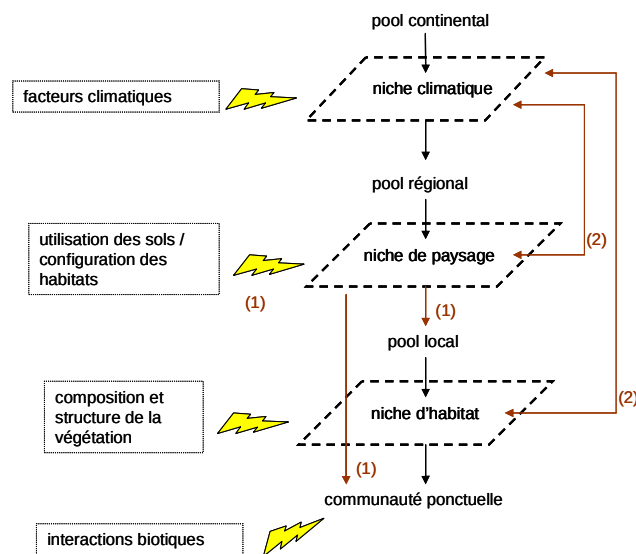
A- Hiérarchies et interactions dans la niche écologique

La compréhension des effets des changements globaux commence par isoler une somme de facteurs environnementaux ou de traits de vulnérabilité qui influent sur la dynamique du système étudié. Savoir que les spécialistes déclinent ou que les espèces de climats froid changent leurs aires de distribution peut suffire dans le but de construire des modèles prédictifs simples et efficaces. Notre compréhension des processus sous-jacentes à ces traits de vulnérabilité requiert cependant une analyse plus fine, qui tienne compte à la fois de l'histoire évolutive des espèces et du contexte dans lequel elles répondent aux pressions environnementales.

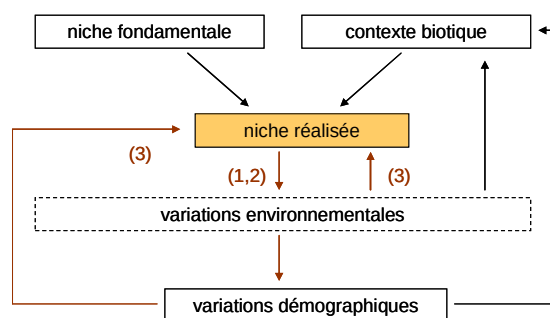
Le chapitre 1 illustre ainsi comment quantifier des interactions entre positions et largeurs de niche sur les axes préalablement identifiés par cette approche



(a) échelle intraspécifique: relations entre changements globaux, niche et dynamique populationnelle



(b) échelle interspécifique: assemblages des communautés par filtres hiérarchisés en interactions



(c) variations de la niche réalisée en fonction du contexte environnemental

Figure 29. La niche écologique dans un contexte de changements globaux. Le cadre des travaux présentés est matérialisé par des flèches rouges; les flèches noires correspondent à des résultats déjà bien documentés dans la littérature. Les principaux résultats sont indiqués par le numéro du chapitre correspondant.

réductionniste permet, sinon de démontrer (voir plus bas), au moins d'inférer un ensemble de processus par lesquels les espèces répondent aux gradients environnementaux (Fig. 29a). De cette manière, les interactions entre les causes (extrinsèques ou intrinsèques) de ces réponses ne constituent plus un obstacle méthodologique à la compréhension des dynamiques écologiques (Ewers & Didham, 2006), mais en deviennent une composante à part entière que l'on cherche à analyser explicitement.

Comme le montre le chapitre 2, ces interactions dépassent la vision traditionnelle d'une hiérarchie de filtres biotiques à sens unique. La niche climatique fixe certes la gamme de tolérance physiologique d'une espèce à l'intérieur de laquelle la niche d'habitat peut évoluer, mais les limites climatiques d'un habitat conditionnent directement sa distribution. Inversement, les habitats rassemblent des espèces en fonction, non seulement de leur niche d'habitat, mais aussi de leur niche climatique (Fig. 29b). Il s'agit en fait de reconnaître que le caractère multi-échelle de la niche écologique n'est qu'une conséquence du grain auquel s'expriment les gradients environnementaux, puisque son évolution résulte de processus de sélection qui opèrent sur les individus, donc en fonction de pressions locales (MacArthur, 1972; Holt, 2003; Wiens & Graham, 2005). Les interactions entre ses axes sont donc en premier lieu le résultat (temporaire) d'une succession de compromis qui se sont imposés à l'espèce et ses ancêtres au cours de leur histoire.

Dans le même ordre d'idée, puisque l'assemblage des communautés locales est essentiellement contextuel et dépend des interactions changeantes entre un pool régional d'espèces formé à échelle des temps évolutifs et des gradients écologiques plus ou moins stables temporellement (Fig. 28b, voir aussi Ricklefs, 1987; Ricklefs, 2008), on ne peut se contenter de l'envisager en fonction de processus à une échelle unique (Willis & Whittaker, 2002). Le manuscrit 4 montre ainsi comment des gradients environnementaux locaux sont susceptibles d'influencer une mesure de la communauté basée sur la niche climatique, que l'on associe habituellement à la formation des aires de distribution et, par conséquent, des pools régionaux (Gaston, 2000; Gaston & Blackburn, 2000). Les règles d'assemblage des communautés sont, finalement, le reflet multispécifique des interactions entre des axes de la niche écologique qui s'expriment à diverses échelles, associées à l'effet des interactions

locales entre espèces co-occurentes (Keddy, 1992; Poff, 1997). Pour cela, l'explication de la diversité d'un échantillon de communautés n'a de sens que si les facteurs explicatifs dépassent la seule échelle d'échantillonnage. Inversement, des prédictions sur l'évolution de communautés locales face à des changements qui s'expriment à des échelles spatiales larges (comme ceux du climat) peuvent gagner sensiblement à tenir compte de paramètres locaux dont le pouvoir explicatif peut sembler mineur en première approche (manuscrit 4, voir aussi Jetz *et al.*, 2007).

B- La niche, une interface dynamique

La dimension évolutive est omniprésente dans les patrons et processus discutés au cours de ces travaux. A l'échelle spécifique, les axes de la niche fondamentale évoluent (quoiqu'avec un degré de conservatisme élevé, Peterson *et al.*, 1999) par les processus classiques de la sélection naturelle au même titre que les autres traits du phénotype. Une conséquence flagrante en sont les covariances d'axes que j'ai mis en évidence dans le Chapitre 2 et évoqué à nouveau dans le paragraphe précédent. A l'échelle plurispécifique, la proximité phylogénétique crée des similitudes entre niches d'espèces proches, et influe sur les caractéristiques des pools d'espèces à toutes les échelles spatiales.

On ne peut cependant attribuer toutes les interactions entre les processus soumis au filtre de la niche écologique à l'effet de l'évolution. La niche que l'on mesure, et qui affecte directement la réponse des espèces aux changements globaux, est une niche réalisée dépendante d'un contexte biotique et variant avec lui. Le chapitre 3 montre que la spécialisation à l'habitat est influencée par des processus densité-dépendants, ainsi que de facteurs environnementaux qui restent à déterminer (Fig. 29c). Des changements rapides de traits d'histoire de vie ont été montrés à plusieurs reprises (Berthold, 1995; Pulido & Berthold, 2004; Charmantier *et al.*, 2008), ouvrant un débat sur l'influence relative de processus microévolutifs et de la plasticité dans les réponses aux changements de l'environnement (Gienapp *et al.*, 2007; Gienapp *et al.*, 2008). La même question se pose dans le cas de traits liés à la niche écologique : le seul contexte démographique n'explique pas l'intégralité

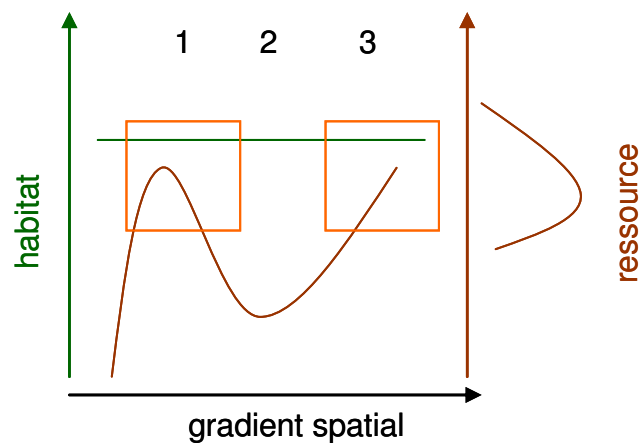


Figure 30. Variations spatiales d'un habitat et d'une ressource. La niche d'une espèce hypothétique est représentée sur l'axe vertical de la ressource. L'habitat reste constant, mais la ressource que l'espèce utilise ne lui est associée qu'en 1 et 3. En 2, le même habitat n'est plus inclus dans la niche de l'espèce car la ressource limitante en est absente.

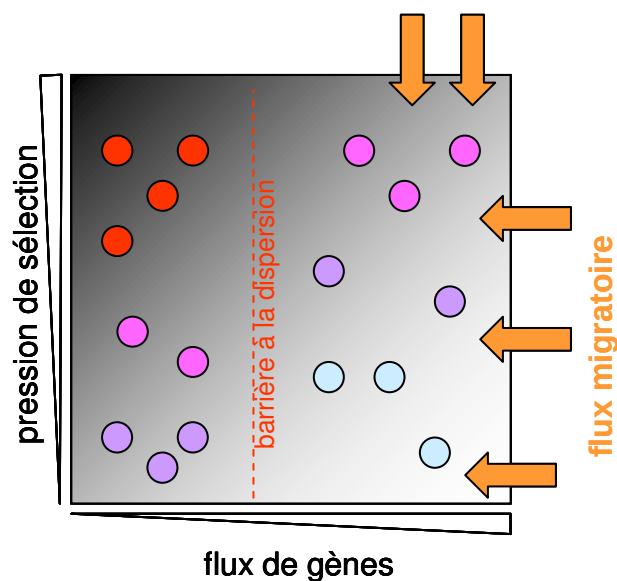


Figure 31. Variations spatiales de la niche par adaptation locale. Un flux de gènes réduit et une forte pression de sélection pour une ressource locale résulte en un gradient d'adaptation locale (du noir: forte au blanc: faible) qui conduit à des divergences locales (rouge: fortes, bleu: faibles) de la niche des populations par rapport à la niche moyenne de l'espèce.

des tendances temporelles de la spécialisation. Loin de constituer un bruit de fond, cette source de variabilité intraspécifique s'ajoute au processus interspécifique d'homogénéisation biotique : la baisse du niveau de spécialisation des communautés n'est pas uniquement l'effet d'un remplacement d'espèces sous l'effet d'une dynamique de gagnants-perdants (Mc Kinney & Lockwood, 1999), c'est également le reflet des réponses individuelles d'espèces à des changements de leur contexte biotique et démographique.

C - La variabilité spatiale de la niche

Sous-jacente à l'argumentaire qui précède, La variabilité spatiale des systèmes écologiques est, d'une manière ou d'une autre, contenue dans toutes les approches qui visent à comprendre les déterminants de la diversité. La dimension spatiale des interactions et de la variabilité de la niche écologique, que je n'ai pas exploré dans cette thèse pour diverses raisons d'ordre essentiellement pratique, constitue pour cela un prolongement immédiat des travaux présentés ici (voir notamment les perspectives proposées par Holt, 2009), pour lequel je propose un cadre de travail dans ce paragraphe.

En situant une analyse à l'échelle spécifique, on donne l'impression que la niche est un ensemble de traits écologiques uniformes entre individus conspécifiques. Cette approche se justifie dans la mesure où les structures internes des aires de distributions semblent remarquablement constantes au cours du temps (Brown *et al.*, 1996). D'un autre côté, la difficulté à transférer spatialement des modèles de distributions d'espèces suggère que la niche varie localement (Randin *et al.*, 2006; Schaub *et al.*, 2011). J'identifierai essentiellement trois facteurs :

- Un décalage entre la distribution des paramètres identifiés comme des axes de niche, et celle des ressources réellement exploitées par une espèce (Walter & Breckle, 1985 cités par Randin *et al.*, 2006). Tout comme nous avons proposé que le climat pourrait être une proxy de déterminants plus directs des aires de distribution (Chapitre 2), la qualité d'un même habitat peut

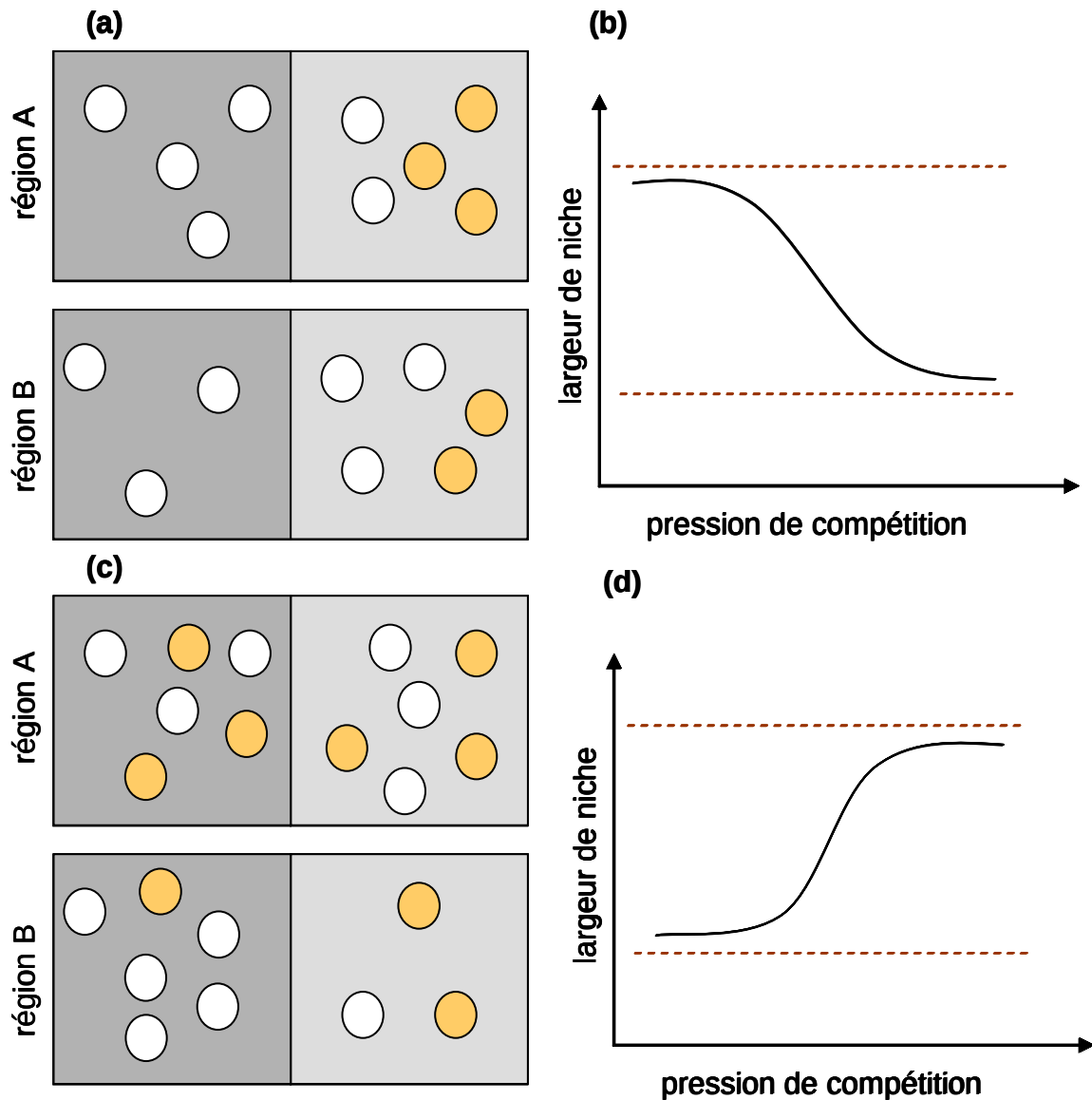


Figure 32. Variation régionale de la largeur de niche en relation avec la pression de compétition. (a) La moindre abondance du compétiteur orange dans la région B permet une rerépartition des effectifs de l'espèce blanche vers l'habitat de droite. (b) Ainsi, la largeur de la niche réalisée de l'espèce blanche augmente avec le relâchement de la pression de compétition, mais reste dans les limites imposées par la niche fondamentale (traits pointillés). (c) dans la situation inverse, la diminution de la compétition interspécifique permet à l'espèce blanche de se recentrer sur son habitat optimal, résultant en une réduction de sa largeur de niche (d).

varier localement en fonction des ressources qu'il contient et qui sont directement limitantes pour une espèce (Fig. 30).

- Une variation en lien avec les limites d'aires et la densité. Le lien positif entre abondance et largeur de niche s'observe à l'échelle interspécifique (Chapitre 3, Brown, 1984; Gregory & Gaston, 2000) ainsi qu'à l'échelle intraspécifique (Chapitre 3, Brown *et al.*, 1995). Les mécanismes impliquent des corrélations entre ressources limitantes, qui élargissent la niche en cœur d'aire (Brown *et al.*, 1995) et la réduisent vers ses marges, les individus se concentrant sur les ressources qui restent le plus stables (Holt & Keitt, 2000; Sexton *et al.*, 2009).
- Des patrons d'adaptation locale (Fig. 31). Les pressions de sélection varient géographiquement ; la niche peut alors varier régionalement, dans les limites imposées par l'intensité des flux de gènes entre populations (Lenormand, 2002; Murphy & Lovett-Doust, 2007; Holt, 2009). A échelle plurispécifique, des variations locales dans les relations entre position et spécialisation sont susceptibles de modifier la structure fonctionnelle des communautés et donc leurs réponses à un changement environnemental.
- Des variations locales des interactions biotiques. Une relaxation de la compétition intraspécifique peut conduire soit à une généralisation (des ressources alternatives deviennent disponibles lorsque le compétiteur disparaît) (Fig. 32), soit à une spécialisation (la disparition du compétiteur permet de se recentrer sur la ressource optimale) (Futuyma & Moreno, 1988).

Quantifier l'intensité des variations locales de la niche et en identifier les déterminants constitue un préalable indispensable à la compréhension des variations spatiales dans la réponse d'une espèce à un même type de changement environnemental. Dans cette perspective, je propose en Encadré 4 une liste ouverte de quatre perspectives de recherche.

Encadré 4. Perspectives de recherche sur l'effet de la variabilité spatiale de la niche écologique

► **Existe-t-il un syndrome d'adaptation locale?** Quantifier l'intensité des variations locales de la niche en relation avec les gradients environnementaux, et étudier sa constance entre espèces peut permettre d'identifier des régions où les conditions sont plus ou moins favorables à l'adaptation des espèces aux changements globaux. La question de l'échelle spatiale à laquelle l'adaptation locale s'exprime et influe sur les réponses aux changements est inhérente à cette question.

► **Pourquoi la niche réalisée varie-t-elle localement?** Une variabilité artefactuelle résultant d'une inadéquation entre l'échelle de quantification des gradients écologiques et la distribution des ressources exploitées par une espèce poserait des questions sur la pertinence du choix des variables environnementales à travers lesquelles nous décrivons les effets écologiques des changements globaux. Un effet de la compétition intraspécifique ou de la densité dépendance implique que des changements de composition des communautés peuvent influencer sur les réponses spécifiques aux changements de gradients locaux.

► **Comment la composition fonctionnelle des assemblages est-elle impactée?** Des variations locales du niveau de spécialisation moyen des communautés peuvent aussi bien refléter des variations dans la qualité des habitats locaux non détectées par les processus d'échantillonnage que des variations directionnelles de la niche des espèces liées à des paramètres indépendants des changements globaux.

► **La dynamique temporelle de la niche varie-t-elle spatialement?** Cette question vise à comprendre les hétérogénéités locales de la réponse démographique d'une espèce à des variations rapides de son environnement, et ses implications à l'échelle de la diversité des communautés.

D- Accepter le hasard : quelle place pour la neutralité?

J'ai jusqu'ici fait l'hypothèse que chaque relation modélisée entre un descripteur de biodiversité et un paramètre environnemental est sous tendue par un ou plusieurs mécanisme(s) écologique(s) identifiables (quoique pas nécessairement correctement identifiés). Ce présupposé mérite en lui-même un examen critique. Y-a-t-il un processus derrière chacun de ces patrons écologiques? L'élégance du schéma qui explique les assemblages d'espèces par des "règles" hiérarchisées dont le fonctionnement s'apparente à un processus de sélection (Keddy, 1992) donne l'impression que la diversité est une mécanique parfaitement réglée, ne laissant aucune place au hasard (à l'image de Darwin, 1859). Cette idée contraste avec les modèles prédictifs, dont l'incertitude montre à l'inverse qu'une certaine dimension stochastique contribue à la formation des communautés (par exemple, Baselga & Araújo, 2010; Svenning *et al.*, 2011). Une manière de la quantifier est de confronter les patrons empiriques à l'hypothèse issue de la théorie neutraliste que les communautés sont constituées d'espèces écologiquement équivalentes (Hubbell, 2001; Alonso *et al.*, 2006; Rosindell *et al.*, 2011). Comme on peut s'y attendre, ces tests donnent des résultats contrastés, qui poussent à proposer que la théorie de la niche et la théorie neutres sont les deux extrêmes d'un gradient le long duquel se situent les processus écologiques (Gravel *et al.*, 2006).

Qu'apporte réellement la théorie neutre à notre contexte? En premier lieu, elle permet d'identifier l'ensemble minimum de paramètres qui prédisent un système de manière satisfaisante, en les confrontant au modèle nul d'une égalité fonctionnelle entre les espèces (Alonso *et al.*, 2006). Une concordance entre une distribution et un gradient environnemental qui ne résiste pas à cette confrontation a peu de chances d'être soutenue par un processus, et donc de se maintenir si la configuration actuelle du gradient change. Cela ne doit pas conduire pour autant à ne voir dans les systèmes écologiques qu'un ensemble de contingences – l'objectif de la théorie neutre n'est d'ailleurs pas là (Hubbell, 2001; Rosindell *et al.*, 2011). Le risque est qu'un patron neutre apparaisse seulement parce que l'échelle d'échantillonnage et d'analyse n'est pas adapté au gradient environnemental étudié (Beale *et al.*, 2008; Araújo *et al.*, 2009). Ainsi, une approche neutraliste des assemblages de

communautés peut inciter à attribuer à de la stochasticité des processus non identifiés (Clark, 2009), comme, notamment, l'effet à large échelle des pathogènes (Ricklefs, 2011). Une manière plus constructive serait d'envisager la théorie neutre comme un outil pour quantifier l'incertitude sur notre compréhension et notre capacité à prédire les effets des changements globaux à partir de données d'observation ponctuelles.

E - Limites de l'approche corrélative: vers une quantification des processus

Le modèle statistique, dans l'utilisation que nous en avons, ne fait guère plus que chercher l'équation la plus parcimonieuse qui relie une variable de réponse à un ensemble de variables explicatives à travers la quantification de leur variance. Il ne peut être question de démontrer plus qu'un patron à partir d'une telle approche : toute proposition de processus résulte d'un ensemble d'inférences qui peuvent, on l'a vu, être biaisées par l'apparence mécaniste d'une organisation neutre (voir ci dessus, et Hubbell, 2001). Doit-on pour autant se détourner des méthodes corrélatives? Nous n'en avons tout simplement pas la possibilité. La plupart des échelles spatiales qui dépassent le cadre d'un paysage très local sont inaccessibles à l'expérimentation en conditions contrôlées, nécessaire à l'identification formelle de processus. Il en va de même pour des échelles temporelles supérieures à la décennie, à plus forte raison pour les processus évolutifs. Il faut donc impérativement recourir aux données observationnelles, en particulier issues de protocoles à larges échelles spatiales et temporelles, dont on espère que l'accumulation suffira à limiter le risque de ne détecter que des apparences. La reconnaissance que cette approche probabiliste ne constitue pas réellement un obstacle au développement d'une science écologique légitime cette vision (Plutynsky, 2008), mais implique de mesurer l'incertitude aussi précisément que possible.

Ainsi, les données observationnelles à échelle de populations ou de communautés ne permettent en général d'accéder aux réseaux de processus qui affectent directement tendances populationnelles ou paramètres démographiques

que par le truchement de méthodes statistiques complexes qui décomposent les structures de variance des données (comme par exemple les path analyses, Wright, 1921; dont des évaluations critiques sont proposées par Petraitis *et al.*, 1996; ou Smith *et al.*, 1997). Bien qu'analytiquement et méthodologiquement valides, de tels outils ne peuvent prétendre à remplacer la quantification directe des processus qui sous tendent un patron écologique. Il est donc nécessaire de quantifier le plus directement possible:

- **la variation des traits démographiques et de qualité individuelle dans l'échantillon suivi** du modèle d'étude, le long d'un gradient écologique dont l'influence est suspectée par une analyse corrélative (pour le modèle avien, les dispositifs de nichoirs ont prouvé leur efficacité: voir par exemple Blondel, 1990; Blondel, 1995; Garant *et al.*, 2004; Wilkin *et al.*, 2007).
- **la variation de la disponibilité des ressources** (en particulier trophiques) directement exploitées par l'espèce étudiée le long de ce gradient, ou de conditions environnementales susceptibles d'avoir un rôle direct sur le modèle d'étude (comme les variations microclimatiques).
- **l'effet du gradient écologique sur la ressource** (si le gradient n'est pas lui-même la ressource).

De tels protocoles capturent la variabilité interindividuelle (et éventuellement intra) de traits écologiques, et ainsi d'accéder à la structure d'une variance intrapopulationnelle qui n'est pas accessible à des suivis dont l'unité de base est la population. Bien que n'étant généralement pas expérimentaux à proprement parler (car ils n'impliquent pas de manipulation en conditions contrôlées), ils nécessitent le plus souvent un contact direct avec les individus du modèle étudié (prise de mesure biométrique ou d'échantillon, protocoles de capture etc.), et sont de ce fait lourds à mettre en œuvre. Il est donc nécessaire de bien cerner leur rôle dans le cadre des questions que nous posons. Quel est donc l'apport des suivis individuels dans notre contexte?

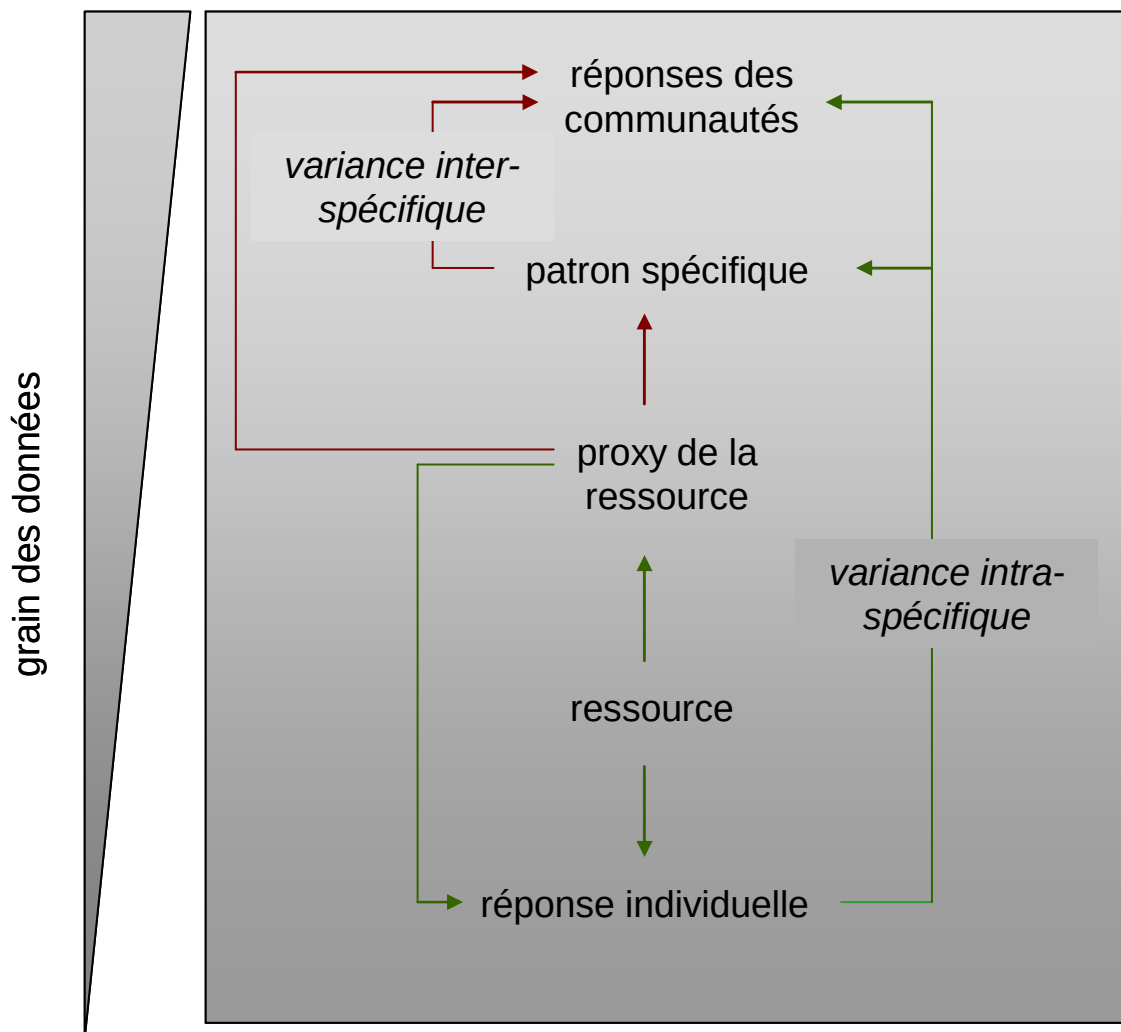


Figure 33. Structure des relations entre réponses à échelle individuelle, spécifique, des communautés; et une ressource. Les flèches vertes indiquent les processus écologiques mis en évidence par un protocole de suivi individuel, les flèches rouges les relations statistiques accessibles au travers de données à échelle supra individuelle.

En premier lieu, on ne quantifie plus le lien entre une variable de réponse et des variables explicatives faciles à mesurer et à relier statistiquement à grande échelle, mais entre des variables dont l'interaction est bien identifiée (qualité des jeunes – quantité et qualité de l'apport alimentaire; taux de prédation – niveau d'hormones de stress; etc...). On accède de cette manière aux déterminants directs de la réponse des espèces à un paramètre écologique, c'est-à-dire, à des axes de la niche réalisée directement affectés par les processus de sélection naturelle et les interactions interspécifiques. Il devient ainsi possible de relier ces axes (qu'on peut qualifier de "fonctionnels" au sens de Violle *et al.*, 2007) aux proxies exploitées par les approches corrélatives à des échelles d'études plus larges (Fig. 33), et, par voie de conséquence, évaluer la qualité des indicateurs que ces proxies ont permis d'établir (comme par exemple, les indices de spécialisation que je présente dans les différents volets de mon travail).

Deuxièmement, l'échelle individuelle donne accès à des mesures de qualité individuelle, succès reproducteur, taux de survie, variances génétiques (...) indispensables à la modélisation des paramètres démographiques qui sous-tendent les variations d'abondances ou les processus de colonisation / extinction à échelle métapopulationnelle. De telles données répondent à l'objectif proposé en Chapitre 1 de mesurer la réponse de populations ou d'espèces à des changements environnementaux spatiaux ou temporels de manière explicitement dynamique. Elles donnent aussi accès à une quantification de l'adaptation locale, et à la compréhension des mécanismes évolutifs qui la sous-tendent (que l'on peut relier au débat entre microévolution et plasticité, Gienapp *et al.*, 2008). Elles sont enfin un moyen d'évaluer l'influence des populations puits sur la représentation de la niche réalisée d'une espèce, dont j'ai souligné l'importance à plusieurs reprises (en particulier dans le Chapitre 3).

Les perspectives de travail liées à l'exploitation de données individuelles qui donnent directement accès aux processus écologiques sont nombreuses et l'objet de cette partie n'est pas d'en faire un inventaire exhaustif. Ces quelques exemples suggèrent plutôt que, bien au-delà d'une simple validation de patrons statistiques à large échelle, la prise en compte de processus fonctionnels est un pas essentiel dans notre capacité à définir des indicateurs de biodiversité pertinents (Mc Gill *et al.*,

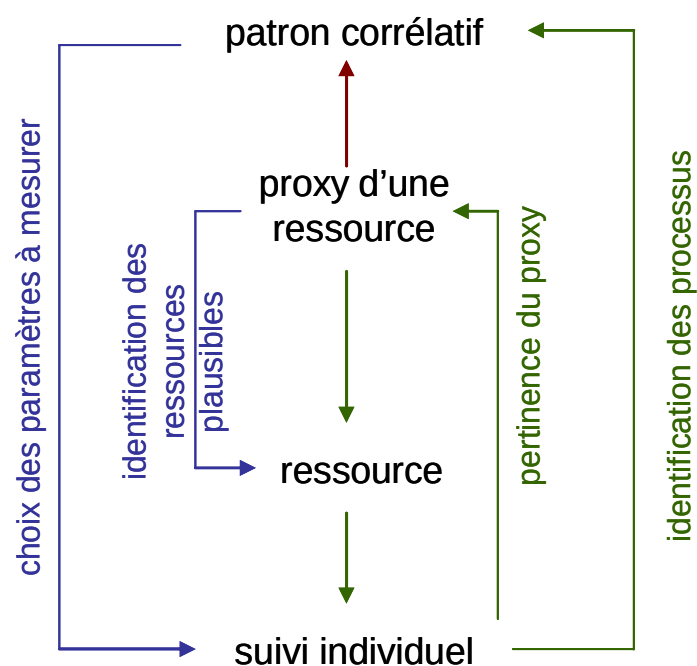


Figure 34. Relation bidirectionnelle entre protocoles de suivis individuels et analyses corrélatives à larges échelles. Le patron corrélatif permet d'identifier le design de suivi individuel à mettre en place, qui en retour renseigne sur la pertinence des proxies utilisées à large échelle et sur les processus impliqués.

2006). L'échelle individuelle donne en effet accès à la fois aux axes fonctionnels de la niche écologique qui sous-tendent directement les réponses aux gradients environnementaux et à leur variabilité (l'indicateur fonctionnel par excellence, basé sur des traits fonctionnels et des traits d'histoire de vie tel qu'envisagé par Mc Gill *et al.*, 2006). Elle permet également de distinguer de ces facteurs fonctionnels ceux qui résultent de la dynamique (méta)populationnelle de l'espèce (flux d'individus entre sources et puits). La finalité de tels objectifs réside en grande partie dans l'amélioration des modèles, essentiellement corrélationnels, sur lesquels se base notre compréhension et notre prédiction des effets des changements environnementaux à grande échelle (Fig.34). La relation entre étude des patrons et des processus se veut donc un échange bidirectionnel qui plaide pour leur unification dans l'objectif d'une modélisation unifiée des causes et des effets des changements environnementaux.

F- L'influence du point de vue anthropocentré

Que l'on justifie les objectifs fixés par la biologie de la conservation selon une morale anthropocentrée (que propose Hans Jonas¹) ou biocentrée (théorisée par Taylor, 1986), notre vision des processus écologiques est celle de l'humain : peut-on, comme le propose Aldo Leopold, "penser comme une montagne" (1949)? La question s'impose dans la mesure où la modélisation des processus écologiques implique un compromis entre la versimilitude des modèles et leur interprétabilité, (Mikkelsen, 2001), qui dépend d'une part des données que l'humain est capable d'acquérir, d'autre part des processus qu'il peut observer. Il semble raisonnable d'y proposer une réponse négative au vu de la complexité des processus en jeu, de la diversité des échelles et du caractère incomplet de notre connaissance descriptive de la diversité (Ladle & Whittaker, 2011).

La perception qu'un observateur a de son objet d'étude ne peut en effet prétendre à l'exhaustivité. Les biais liés à la mesure de variables écologiques sont nombreux et ne peuvent être tous contrôlés par la planification des échantillonnages.

¹ Jonas, H. 1979. Le principe responsabilité

Je propose, dans la Fiche Méthode 2, une brève illustration de l'effet d'un tel biais, la détectabilité, et des méthodes possibles pour en limiter l'impact. Mais cet exemple particulier est surtout le reflet du fait que notre perception de la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés est limitée par les moyens techniques, les capacités sensorielles des observateurs, et l'état des connaissances disponibles. J'ai ainsi évoqué à diverses reprises l'éventualité que des facteurs confondants biaisent notre compréhension des processus qui sous-tendent un patron (voir en particulier le paragraphe précédent). Le problème est particulièrement sensible si l'on utilise des indicateurs de biodiversité dérivés de données observationnelles (comme ceux que j'ai exploité au travers des travaux présentés ici): le STI reflète-t-il vraiment la niche climatique des espèces (Chapitre 2) ? Le déclin des spécialistes d'habitat est-il dû à l'habitat ou au fait que ces spécialistes sont des espèces nordiques qui subissent les conséquences des changements climatiques (comme proposé en Chapitre 3)? Les démarches hypothético-déductives qui se basent sur des prédictions issues de modèles théoriques tendent à limiter ce risque d'identifier de fausses relations en définissant précisément l'objet d'un test et les limites des inférences possibles à partir du résultat (Odenbaugh, 2005). Cependant, la théorie n'évite pas toutes les confusions liées à l'exploitation de concepts abstraits tels que la "niche écologique" ou la "communauté biotique" dont la définition n'est que rarement consensuelle (Godsoe, 2010).

D'ailleurs, qu'est-ce qu'une communauté, ce concept central dans mon travail comme dans beaucoup d'autres, et que nous peinons à définir? C'est avant tout la diversité que nous percevons à l'échelle du protocole d'échantillonnage : elle a de ce fait une dimension arbitraire, puisque ses frontières ne sont pas déterminées par des processus écologiques (Ricklefs, 2008). Néanmoins, la communauté peut aussi s'interpréter comme un assemblage de traits filtrés par les conditions environnementales à partir du pool régional (Keddy, 1992). Son étude peut alors renseigner sur la diversité des processus écologiques en jeu dans des conditions environnementales données (Roughgarden, 2009), éventuellement au regard des effets des activités humaines. Une communauté ne se résume donc pas à une juxtaposition d'espèces, comme le supposent plus ou moins implicitement de nombreux indicateurs de diversité. La richesse spécifique n'est pour autant pas plus un indicateur obsolète que des mesures fonctionnelles comme le CSI ou le CTI ne

sont des panacées : l'une comme l'autre, ces deux manières de décrire la diversité locale prises isolément masquent une composante de la diversité dont on a besoin pour mettre au jour ces processus. Il est donc nécessaire que la description d'une communauté associe des indicateurs taxonomiques à des indicateurs basés sur des traits écologiques ou fonctionnels (Purvis & Hector, 2000). Le manuscrit n° 2 montre les apports d'une telle démarche: les variations de la spécialisation moyenne associées à celles de la richesse spécifique donnent une vision très différente des effets de gradients d'utilisation des sols que l'un ou l'autre des indices pris séparément.

Il est donc vain de chercher un modèle unique rendu nécessairement faux par la vision strictement anthropique des problématiques écologiques, dans la mesure où ce point de vue particulier ne permet pas d'en appréhender l'intégralité des composantes et processus. Une alternative élégante est de baser nos inférences sur des ensembles de modèles reposant sur une diversité de données, formulations et mathématisations (Araújo & New, 2007): quoique cette solution ne permette pas d'établir avec certitude la réponse au problème écologique posé, elle permet au moins de fournir le cadre de travail et la mesure d'incertitude nécessaires aux démarches prédictives que l'on attend d'un biologiste de la conservation. Décrire la biodiversité à travers un ensemble d'indices complémentaires basés chacun sur une description différente des communautés (taxonomique, fonctionnelle, etc) est une première étape dans cet objectif de complémentarité.

G- Conclusion: une complexité ordinaire

Mesurer et comprendre la complexité et la dynamique de la nature sont un problème ancien, que Lucrèce résume en quelques vers qui reflètent remarquablement la démarche des écologues actuels:

Comment procède ici la Nature des choses?

Je ne sais. Je me borne à suggérer les causes

Qui peuvent expliquer le jeu des corps divers

Diversement construits qui peuplent l'univers.²

Aux descriptions narratives de l'Antiquité et des naturalistes classiques, se substitue désormais une science des processus écologiques, basée sur un cadre théorique parmi lesquels la niche écologique occupe une place prédominante. Ceci étant, les questions restent globalement les mêmes : quelles relations entretenons-nous avec la nature? Comment en décrire et en prédire les processus? Ces questions se font plus pressantes alors que les activités humaines semblent responsables d'une érosion de la diversité biologique comparable à celle des grandes crises d'extinction massive (Vitousek *et al.*, 1997). Si nous admettons que la préservation de la biodiversité est une nécessité, nous devons comprendre les processus et la dynamique de ses composantes, en particulier de celles qui peuvent être rendues vulnérables par des changements sur lesquels nous influons.

A travers une étude des relations entre ces sources de vulnérabilité, j'ai tenté de proposer une approche qui prenne en compte la complexité de leurs interactions, plutôt que de les considérer comme un ensemble de traits indépendants. Comme tous les modèles, les analyses et interprétations que je propose ici sont incomplètes, simplifiées, mais (je l'espère) utiles (Odenbaugh, 2005). Elles apportent en effet quelques éléments d'explication de processus que l'on ne peut étudier qu'à travers un ensemble d'inférences basées sur des données observationnelles à large échelle et sur un modèle bien connu – l'avifaune commune. En premier lieu, il y a les

² Lucrèce, Ier siècle B.C., De Rerum Natura, Livre V - Traduction A. Lefèvre, 1899

relations entre les axes de la niche : nous ne pouvons nous contenter d'additionner des facteurs qui sont liés par leur histoire évolutive ou biogéographique. C'est dans le même esprit que j'ai cherché à comprendre les relations entre positions et largeurs de niche : pour le dire trivialement, ce ne sont pas des "spécialistes" qui sont vulnérables aux changements globaux (Colles *et al.*, 2009), ce sont des "spécialistes d'une ressource" dont ces changements modifient la disponibilité. Enfin, la niche réalisée d'une espèce est non seulement une cause de sa réponse aux variations environnementales, mais elle fluctue aussi en conséquence. Que nous enseignent ces quelques résultats sur la nature ordinaire?

Un des mots-clés de l'écologie qui se reflète le mieux dans le cadre de travail que je propose est probablement "contexte". L'histoire évolutive d'une espèce se construit en fonction d'une succession de contextes environnementaux. La niche réalisée est l'expression de cette histoire dans un contexte biotique donné. L'assemblage d'une communauté est lui-même fonction des interactions entre un pool d'espèces régional et un contexte local. Notre compréhension des systèmes écologiques est contextuel, car il dépend des paradigmes dominants, des courants culturels, des questions qui semblent les plus urgentes. Enfin, la gestion des écosystèmes est elle aussi fonction des demandes d'une population et de ce sur quoi il est possible d'agir localement. Peut-être a-t-on négligé cette dimension contextuelle, dans l'idée de faire de l'écologie une science "dure", ce qui, à la réflexion, ne semble ni possible, ni nécessaire. Il n'est pas question de nier l'intérêt de chercher des patrons généraux qui structurent la diversité biologique. Cependant, la difficulté à prédire les effets locaux des changements globaux et la persistance d'une dimension apparemment neutre dans la constitution des patrons de diversité suggère que cette contextualité est l'un de leurs principaux déterminants.

La contextualité de notre perception de la nature ordinaire fait aussi appel à son caractère multi-échelle. Que l'on cherche à comprendre le comportement d'un Merle à une mangeoire ou les changements de son aire de distribution paléarctique sur plusieurs décennies, un Merle reste, observé à l'échelle spécifique, un Merle. La nécessité de croiser les échelles d'étude n'est cependant ni simple ni triviale, car chaque échelle implique des données, processus d'échantillonnage, théories qui lui sont propres. Le fait que les modèles prédictifs soient plus performants à expliquer

les distributions de nombreux taxa à partir de variables climatiques ne signifie ainsi pas que chaque individu est systématiquement affecté par les conditions climatiques locales. Cela veut plutôt dire, comme le suggèrent implicitement Jetz (2007) ou Luoto (2007) que le climat constitue une proxy efficace de déterminants qui varient à des grains plus fins et sont, pour cela, plus difficiles à modéliser à grande échelle (l'habitat, les ressources alimentaires par exemple). Ironiquement, ce sont sur ces déterminants locaux que nous avons tant de mal à modéliser explicitement que la biologie de la conservation peut agir directement.

Enfin, la nature ordinaire, loin d'être stable ou en équilibre comme ont pu le penser (le vouloir?) des générations de naturalistes, est un système en perpétuel mouvement (Cooper, 2001). Je n'en ai exploré qu'un aspect, à une échelle temporelle donnée : la spécialisation d'une espèce varie entre années en fonction, une fois encore, de son contexte (en particulier démographique). Mais la variabilité est présente à toutes les échelles. Les ressources alimentaires d'un Rougegorge (peut-être même sa niche entière?) changent entre l'hiver et l'été, la phénologie de la reproduction est fonction du climat (Moussus, 2010), les communautés changent en fonction des perturbations de l'habitat ou du paysage. La nature ordinaire est bien dynamique, de l'échelle journalière (la Fauvette qui chante sous le bureau sera-t-elle encore là demain) à celle des temps géologiques. Cette dynamique elle-même est hétérogène : certaines espèces sont sédentaires et peu flexibles, d'autres bougent d'un continent à l'autre et sont si plastiques qu'elles peuvent en quelques années changer leurs routes migratoires (Berthold, 1995).

Faut-il alors *conserver* la nature ordinaire face aux changements globaux? Ne changera-t-elle pas de toute façon? Notre volonté de préserver une certaine forme de nature, idéalisée à partir d'éléments issus d'une certaine échelle de perception et de courants culturels s'accorde mal avec les développements récents de l'écologie (Larrère & Larrère, 1998). De nombreux appels à passer d'une biologie de la conservation orientée sur un état vers la préservation des processus et d'un potentiel évolutif sont restés au stade théorique. Peut-être faut-il y voir une difficulté de mise en pratique, ou un manque de lisibilité. Le choix des indicateurs de ces processus est ici essentiel, comme je l'ai illustré au Chapitre 1 : ils doivent à la fois être basés sur des éléments théoriques solides, être validés par des données empiriques

suffisamment diverses pour en assurer la généralité, et rester compréhensibles d'un public non scientifique. Ces objectifs tranchent quelque peu avec la complexité des processus qu'on leur demande de refléter, et c'est aussi pour cela qu'il n'est pas envisageable de quantifier la nature par une mesure unique, qu'elle soit fonctionnelle, taxonomique ou autre. La proposition, formulée au long des chapitres de cette thèse, de décrire les espèces et communautés à travers un ensemble cohérent d'indicateurs basés sur la niche écologique, est une réponse (ni indépendante, ni exclusive d'autres méthodes) possible et relativement simple à mettre en œuvre à cet objectif.

Le véritable challenge réside donc plus dans la conservation des processus qui génèrent la diversité de la nature ordinaire, si quotidiennement présente qu'elle en passe parfois inaperçue, que sur quelques espèces rares dont la préservation est justifiée par d'autres critères essentiellement d'ordre sentimental. Cette omniprésence est à la fois l'assurance de sa pérennité et sa fragilité. Parce que la nature ordinaire peut s'observer sans effort « là où les gens vivent et travaillent » (Miller & Hobbs, 2002), elle peut faire l'objet de plans d'échantillonnage peu coûteux et à large échelle, ces « sciences citoyennes » dont l'apport à la biologie de la conservation a été largement démontré malgré les limitations qui leurs sont inhérentes (Schmeller *et al.*, 2009). Mais c'est aussi justement parce qu'elle est présente partout qu'elle interfère, souvent à son détriment, avec les activités humaines. L'urbanisation est certes source d'homogénéisation biotique (Mckinney, 2002), mais les villes, espaces anthropisés à l'extrême, sont colonisées par une diversité d'espèces qui peuvent éventuellement en bénéficier voire s'y spécialiser (Evans *et al.*, 2011). Il est donc possible de concilier préservation des processus de la nature ordinaire et activités humaines. Encore faut-il responsabiliser l'« humain ordinaire » face à la « nature ordinaire » qu'il côtoie et peut trouver insignifiante. Le succès des sciences citoyennes, pourtant encore débutantes en dehors des pays anglo saxons, laissent optimiste sur cette question. Peut-être l'humain a-t-il en fait simplement besoin de s'identifier à l'intérieur de cette complexité écologique en perpétuelle évolution dont il croyait s'être affranchi et qui se rappelle à lui sous l'effet de ses propres influences.

Bibliographie

- Agrawal, A. A. (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, **294**, 321-326.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P. & Lavorel, S. (2010) Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, **98**, 604-613.
- Allredge, M. W., Pollock, K. H., Simons, T. R., Collazo, J. A. & Shriner, S. A. (2007a) Time-of-detection method for estimating abundance from point-count surveys. *Auk*, **124**, 653-664.
- Allredge, M. W., Simons, T. R. & Pollock, K. H. (2007b) Factors affecting aural detections of songbirds. *Ecological Applications*, **17**, 948-955.
- Alonso, D., Etienne, R. S. & McKane, A. J. (2006) The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 451-457.
- Araújo, M. B. & New, M. (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 42-47.
- Araújo, M. B. & Pearson, R. G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, **28**, 693-695.
- Araújo, M. B. & Rahbek, C. (2006) How does climate change affect biodiversity? *Science*, **313**, 1396-1397.
- Araújo, M. B., Thuiller, W. & Yoccoz, N. G. (2009) Reopening the climate envelope reveals macroscale associations with climate in European birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, E45-E46.
- Balent, G. (1994) La qualité des systèmes écologiques. Le point de vue de l'écologue. *Etud. Rech. Syst. Agraires Dév.*, **28**, 259-266.
- Balmford, A., Green, R. E. & Jenkins, M. (2003) Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 326-330.
- Banbura, J., Lambrechts, M. M., Blondel, J., Perret, P. & Cartan-Son, M. (1999) Food handling time of Blue Tit chicks: constraints and adaptation to different prey types. *Journal of Avian Biology*, **30**, 263-270.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B. & Ferrer, E. A. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, **471**, 51-57.

- Bas, Y., Devictor, V., Moussus, J. P. & Jiguet, F. (2008) Accounting for weather and time-of-day parameters when analysing count data from monitoring programs. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 3403-3416.
- Baselga, A. & Araújo, M. B. (2010) Do community-level models describe community variation effectively? *Journal of Biogeography*, **37**, 1842-1850.
- Basille, M., Calenge, C., Marboutin, E., Andersen, R. & Gaillard, J. M. (2008) Assessing habitat selection using multivariate statistics: some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling*, **211**, 233-240.
- Beale, C. M., Lennon, J. J. & Gimona, A. (2008) Opening the climate envelope reveals no macroscale associations with climate in European birds. *Proceedings of the National Academy of Science*, **105**, 14908-14912.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182-188.
- Berec, M., Krivan, V. & Berec, L. (2003) Are Great Tits (*Parus major*) really optimal foragers? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **81**, 780-788.
- Berenbaum, M. R. (1996) Introduction to the symposium: on the evolution of specialization. *American Naturalist*, **148**, S78 - S83.
- Berg, A. (1997) Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study*, **44**, 355-366.
- Berg, A. (2002) Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland-forest mosaic landscapes. *Bird Study*, **49**, 153-165.
- Berry, P. M., Dawson, T. P., Harrison, P. A. & Pearson, R. G. (2002) Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 453-462.
- Berthold, P. (1995) Microevolution of migratory behaviour illustrated by the Blackcap *Sylvia atricapilla*: 1993 Witherby Lecture. *Bird Study*, **42**, 89-100.
- Bibby, C. J. (2000) *Bird Census Techniques, Second Edition*, edn. Academic Press, London.
- Blondel, J. (1990) Long term studies on bird communities and populations in mainland and island mediterranean forests. *Biogeography and ecology of forest bird communities* (ed. by A. Keast), pp 167-182. SPB Academic Publishings, The Hague.

- explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079-1093.
- Brown, J. H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, **124**, 255-279.
- Brown, J. H., Mehlman, D. W. & Stevens, G. C. (1995) Spatial variation in abundance. *Ecology*, **76**, 2028-2043.
- Brown, J. H., Stevens, G. C. & Kaufman, D. M. (1996) The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 597-623.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L. & Thomas, L. (2001) *Introduction to Distance Sampling. Estimating abundance of biological populations*, edn. Oxford University Press, Oxford.
- Burel, F., Butet, A., Delettre, Y. R. & Millàn De La Peña, N. (2004) Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning*, **67**, 195-204.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition*, edn. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B. E. N., Van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., Baillie, J. E. M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K. E., Carr, G. M., Chanson, J., Chenery, A. M., Csirke, J., Davidson, N. C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J. N., Genovesi, P., Gregory, R. D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J. F., Leverington, F., Loh, J., Mcgeoch, M. A., Mcrae, L., Minasyan, A., Morcillo, M. H., Oldfield, T. E. E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J. R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S. N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T. D., Vié, J. C. & Watson, R. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, **328**, 1164-1168.
- Byars, S. G., Papst, W. & Hoffmann, A. A. (2007) Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution*, **61**, 2925-2941.
- Calenge, C. & Basille, M. (2008) A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology*, **252**, 674-685.
- Callicott, J. B. (1990) Whither conservation ethics? *Conservation Biology*, **4**, 15-20.

- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. & Diaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.
- Charmantier, A., McCleery, R., Cole, L. R., Perrins, C. M., Kruuk, L. E. B. & Sheldon, B. C. (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, **320**, 800-803.
- Clark, J. S. (2009) Beyond neutral science. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 8-15.
- Clarke, A. & Gaston, K. J. (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society - series B*, **273**, 2257-2266.
- Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2011) Worldwide decline of specialist species: towards a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 222-238.
- Clavero, M. & Brotons, L. (2010) Functional homogenization of bird communities along habitat gradients: accounting for niche multidimensionality. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 684-696.
- Clutton-Brock, T. H. & Sheldon, B. C. (2010) Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 562-573.
- Colles, A., Liow, L. H. & Prinzing, A. (2009) Are specialists at risk under environmental change? Neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters*, **12**, 849-863.
- Colwell, R. K. & Rangel, T. F. (2009) Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19651-19658.
- Cooper, G. (2001) Must there be a balance of nature? *Biology and Philosophy*, **16**, 481-506.
- Costanza, R., D'arge, R., De Groot, R., Stephen, F., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P. & Van Den Belt, M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**, 253-259.
- Cotton, P. A. (2003) Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 12219-12222.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (1977) Handbook of the Birds of the Western Palearctic. pp 4898. Oxford University Press.

- Crandall, K. A., Bininda-Emonds, O. R. P., Mace, G. M. & Wayne, R. K. (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 290-295.
- Cressie, N. (1993) *Statistics for Spatial Data, Revised Edition*, edn. John Wiley & Sons, New York.
- Crick, H. 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.
- Crick, H. Q. P. (2004) The impact of climate change on birds. *Ibis*, **146**, 48-56.
- Dall, S. R. X. & Cuthill, J. C. (1997) The information costs of generalism. *Oikos*, **80**, 197-202.
- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, edn. John Murray.
- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B. & Wood, S. (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, **391**, 783-786.
- De Bello, F., Lavorel, S., Albert, C. H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., Janeček, Š. & Lepš, J. (2010) Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 163-174.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 15-25.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. (2008a) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society - series B*, **275**, 2743-2748.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A. & Jiguet, F. (2007) Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*, **21**, 741-751.
- Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008b) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **117**, 507-514.
- Devictor, V. & Robert, A. (2009) Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, **15**, 122-130.

- Dias, P. C. & Blondel, J. (1996) Breeding time, food supply and fitness components of Blue Tits *Parus caeruleus* in Mediterranean habitats. *Ibis*, **138**, 644-649.
- Doledec, S., Chessel, D. & Gimaret-Carpentier, C. (2000) Niche separation in community analysis: A new method. *Ecology*, **81**, 2914-2927.
- Doledec, S., Chessel, D., Terbraak, C. J. F. & Champely, S. (1996) Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143-166.
- Dormann, C. F., Mcpherson, J. M., Araùjo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W. D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P. R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. & Wilson, R. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609-628.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- Elton, C. (1927) *Animal Ecology*, edn. Sidgwick and Jackson, London.
- Entling, W., Schmidt, M. H., Bacher, S., Brandl, R. & Nentwig, W. (2007) Niche properties of Central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 440-448.
- Erwin, T. L. (1991) An Evolutionary Basis for Conservation Strategies. *Science*, **253**, 750-752.
- Evans, K. L., Chamberlain, D. E., Hatchwell, B. J., Gregory, R. D. & Gaston, K. J. (2011) What makes an urban bird? *Global Change Biology*, **17**, 32-44.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, **81**, 117-142.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**, 487-515.
- Fazey, I., Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. (2005) What do conservation biologists publish? *Biological Conservation*, **124**, 63-73.

- Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Clobert, J. & Julliard, R. (2010) Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. *Biological Conservation*, **143**, 883-890.
- Foley, J. A., Defries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N. & Snyder, P. K. (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570-574.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H. & Pagel, M. (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *American Naturalist*, **160**, 712-726.
- Fridley, J. D., Vandermaast, D. B., Kuppinger, D. M., Manthey, M. & Peet, R. K. (2007) Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of Ecology*, **95**, 707-722.
- Fukami, T. & Wardle, D. A. (2005) Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society - series B*, **272**, 2105-2115.
- Futuyma, D. J. & Moreno, G. (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **19**, 207-233.
- Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J. & Vaissiere, B. E. (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, **68**, 810-821.
- Garant, D., Kruuk, L. E. B., McCleery, R. H. & Sheldon, B. C. (2004) Evolution in a changing environment: A case study with great tit fledging mass. *American Naturalist*, **164**, E115-E129.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepäi, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thiebaut, A. L., Vile, D. & Zarogian, M. P. (2007) Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A

- Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany*, **99**, 967-985.
- Gaston, K. J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220-227.
- Gaston, K. J. (2009) Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society - series B*, **276**, 1395-1406.
- Gaston, K. J. & Blackburn, T. (2000) *Pattern and process in macroecology*, edn. Blackwell Publishing, Oxford.
- Gienapp, P., Leimu, R. & Merilä, J. (2007) Responses to climate change in avian migration time - microevolution versus phenotypic plasticity. *Climate Research*, **35**, 25-35.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A. & Merilä, J. (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, **17**, 167-178.
- Godet, L. (2010) La "nature ordinaire" dans le monde occidental. *Espace Géographique*, **2010-4**, 295-308.
- Godsoe, W. (2010) I can't define the niche but I know it when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos*, **119**, 53-60.
- Grafen, A. (1989) The phylogenetic regression. *Philosophical transaction of the Royal Society series B*, **326**, 119-157.
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399-409.
- Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. R. P. W. & Balmford, A. (2005) Farming and the Fate of Wild Nature. *Science*, **307**, 550-555.
- Gregory, R. D. & Gaston, K. J. (2000) Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos*, **88**, 515-526.
- Gregory, R. D., Van Strien, A., Vorisek, P., Gmelig-Meyling, A. W., Noble, D. G., Foppen, R. P. B. & Gibbons, D. W. (2005) Developing indicators for European birds. *Philosophical transaction of the Royal Society series B*, **360**, 269-288.
- Gregory, R. D., Willis, S. G., Jiguet, F., Vorisek, P., Klvanova, A., Van Strien, A., Huntley, B., Collingham, Y. C., Couvet, D. & Green, R. E. (2009) An indicator of the impact of climatic change on European bird populations. *PLoS Biology*, **4**, e4678.

- Grinnell, J. (1914) Barriers to distribution as regards birds and mammals. *The American Naturalist*, **48**, 248-254.
- Grinnell, J. (1917a) Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, **51**, 115-128.
- Grinnell, J. (1917b) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427-433.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186.
- Hall, L. S., Krausman, P. R. & Morrison, M. L. (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, **25**, 173-182.
- Hampe, A. & Petit, R. J. (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467.
- Hewitt, G. M. (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 87-112.
- Hino, T., Unno, A. & Nakano, S. (2002) Prey distribution and foraging preference for tits. *Ornithological Science*, **1**, 81-87.
- Holt, R. D. (2003) On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 159-178.
- Holt, R. D. (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Science*, **106**, 19659-19665.
- Holt, R. D. & Keitt, T. H. (2000) Alternative causes for range limits: a metapopulation perspective. *Ecology Letters*, **3**, 41-47.
- Hubbell, S. P. (2001) A unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Huntley, B., Berry, P. M., Cramer, W. & Alison, P. M. (1995) Special Paper: Modelling Present and Potential Future Ranges of Some European Higher Plants Using Climate Response Surfaces. *Journal of Biogeography*, **22**, 967-1001.
- Huntley, B., Collingham, Y. C., Willis, S. G. & Green, G. H. (2008) Potential impacts of climatic change on European breeding birds. *PLoS ONE*, **3**, e1439.
- Huntley, B., Green, R. E., Collingham, Y. C. & Willis, S. G. (2007) *A climatic atlas of European breeding birds*, edn. The RSPB and Lynx Edicions, Barcelona.
- Hutchinson, G. E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, pp 415-427, Cold Spring Harbor.

- Inventaire Forestier National (2004) Règles des levés. Instructions spéciales (3ème cycle d'inventaire).
- Inventaire Forestier National. (2009) La forêt française - Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005, 2006, 2007 et 2008. pp 136. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris.
- International Panel for Climate Change (2007) *Fourth Assessment Report. Climate Change 2007: Synthesis Report.*, edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jetz, W., Wilcove, D. S. & Dobson, A. P. (2007) Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds. *PLoS Biology*, **5**, 1211-1219.
- Jiguet, F. (2009) Method learning caused a first time observer effect in a newly started breeding bird survey. *Bird Study*, **56**, 253-258.
- Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R. & Couvet, D. (in press) French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica*.
- Jiguet, F., Gadot, A. S., Julliard, R., Newson, S. E. & Couvet, D. (2007) Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*, **13**, 1672-1684.
- 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. & Couvet, D. (2004) Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*, **10**, 148-154.
- Keddy, P. A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.
- 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. & McKinney, M. L. (2007) Compositional changes over space and time along an occurrence-abundance continuum: anthropogenic homogenization of the North American avifauna. *Journal of Biogeography*, **34**, 2159-2167.

- Ladle, R. J. & Whittaker, R. J. (2011) *Conservation Biogeography*. pp 320. Wiley - Blackwell, London.
- Lambrechts, M., Caro, S., Charmantier, A., Gross, N., Galan, M. J., Perret, P., Cartan-Son, M., Dias, P. C., Blondel, J. & Thomas, D. W. (2004) Habitat quality as a predictor of spatial variation in blue tit reproductive performance: a multiplot analysis in a heterogeneous landscape. *Oecologia*, **141**, 555-561.
- Larrère, C. & Larrère, R. (1998) *Du bon usage de la nature: pour une philosophie de l'environnement*, edn. Aubier, Paris.
- Leakey, R. & Lewin, R. (1992) *The Sixth Extinction: patterns of life and the future of humankind*, edn. Doubleday, New York.
- Lebourgeois, F., Pierrat, J.-C., Godfroy, P., Ulrich, E., Cecchini, S. & Lanier, M. (2006) Phénologie des peuplements du réseau RENECOFOR: variabilité entre espèces et dans l'espace, et déterminisme climatique. *RDV techniques de l'ONF*, **13**, 23-26.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Legendre, P. & Fortin, M. J. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Lenormand, T. (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 183-189.
- Leopold, A. (1949) *A sand county almanac*, edn. Oxford University Press.
- Lepš, J., De Bello, F., Šmilauer, P. & Doležal, J. *in press* Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*.
- Levins, R. (1968) *Evolution in Changing Environments*, edn. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Liebhold, A. M. & Elkinton, J. S. (1988) Techniques for estimating the density of late-instar Gypsy Moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), populations using frass drop and frass production measurement. *Environmental Entomology*, **17**, 381-384.
- Lindenmayer, D. B., Margules, C. R. & Botkin, D. B. (2000) Indicators of Biodiversity for Ecologically Sustainable Forest Management
- Indicadores de Biodiversidad para el Manejo Ecológicamente Sostenible de Bosques. *Conservation Biology*, **14**, 941-950.

- Luck, G. W., Daily, G. C. & Ehrlich, P. R. (2003) Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 331-336.
- Luoto, M., Virkkala, R. & Heikkinen, R. K. (2007) The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 34-42.
- Macarthur, R. H. (1972) *Geographical ecology: patterns in the distributions of species.*, edn. Harper and Row, New York.
- Mace, G. M., Gittleman, J. L. & Purvis, A. (2003) Preserving the Tree of Life. *Science*, **300**, 1707-1709.
- Mackenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L. & Hines, J. E. (2005) *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*, edn. Elsevier, San Diego.
- Manthey, M. & Fridley, J. D. (2009) Beta diversity metrics and the estimation of niche width via species co-occurrence data: reply to Zeleny. *Journal of Ecology*, **97**, 18-22.
- Mc Gill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178-185.
- Mc Kinney, 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.
- McInnes, L., Purvis, A. & Orme, C. L. D. (2009) Where do species' geographic ranges stop and why? Landscape impermeability and the Afrotropical avifauna. *Proceedings of the Royal Society - series B*, **2009**.
- McKinney, M. L. (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience*, **52**, 883-890.
- Mikkelsen, G. M. (2001) Complexity and verisimilitude: Realism for ecology. *Biology and Philosophy*, **16**, 533-546.
- Millenium Ecosystem Assessment. (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Washington, DC.
- Miller, J. & Hobbs, R. J. (2002) Conservation where people live and work. *Conservation Biology*, **16**, 330-337.

- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K. & Relyea, R. A. (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **20**, 685-692.
- Möller, A. P. & Jennions, M. (2002) How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists. *Oecologia*, **132**, 492-500.
- Moore, R., Warrington, S. & Whittaker, J. B. (1991) Herbivory by insects on Oak trees in pure stands compared with paired mixtures. *Journal of Applied Ecology*, **28**, 290-304.
- Mouillot, D., Mason, N. W. H. & Wilson, J. B. (2007) Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia*, **152**, 729-737.
- Moussus, J. P. (2010) Influences du climat sur la démographie des passereaux communs. Mesure à grande échelle spatiale, variabilité interspécifique et prise en compte dans les prédictions biogéographiques sous scénario climatique. *MNHN*, pp 318. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Munday, P. L. (2004) Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biology*, **10**, 1642-1647.
- Murphy, H. T. & Lovett-Doust, J. (2007) Accounting for regional niche variation in habitat suitability models. *Oikos*, **116**, 99-110.
- Newson, S. E., Evans, K. L., Noble, D. G., Greenwood, J. J. D. & Gaston, K. J. (2008) Use of distance sampling to improve estimates of national population sizes for common and widespread breeding birds in the UK. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1330-1338.
- Newson, S. E., Woodburn, R. J. W., Noble, D. G., Baillie, S. R. & Gregory, R. D. (2005) Evaluating the Breeding Bird Survey for producing national population size and density estimates: The BBS has potential for producing better estimates of habitat-specific densities and population sizes for many UK bird populations than those available previously. *Bird Study*, **52**, 42 - 54.
- Newton, I. (1998) *Population limitation in birds*, edn. Elsevier Academic Press, London.
- Newton, I. (2003) *The speciation and biogeography of birds*, edn. Academic Press, Oxford.

- Nilsson, J. A. & Källander, H. (2006) Leafing phenology and timing of egg laying in great tits *Parus major* and blue tits *P. caeruleus*. *Journal of Avian Biology*, **37**, 357-363.
- Norris, K. E. N. (2004) Managing threatened species: the ecological toolbox, evolutionary theory and declining-population paradigm. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 413-426.
- Odenbaugh, J. (2005) Idealized, inaccurate but successful: A pragmatic approach to evaluating models in theoretical ecology. *Biology and Philosophy*, **20**, 231-255.
- Office National des Forêts (1997) Manuel de référence n°12 pour les observations phénologiques. Placettes de niveau 1. Première version. pp 20.
- Olden, J. D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027-2039.
- Olden, J. D. & Poff, N. L. (2004) Clarifying biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 283-284.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E. & Fausch, K. D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 18-24.
- Olden, J. D. & Rooney, T. P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113-120.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. & Kassem, K. R. (2001) Terrestrial ecoregions of the worlds: A new map of life on Earth. *Bioscience*, **51**, 933-938.
- Pacifici, K., Simons, T. R. & Pollock, K. H. (2008) Effects of vegetation and background noise on the detection process in auditory avian point-count surveys. *Auk*, **125**, 600-607.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **37**, 637-669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Pereira, H. M. & David Cooper, H. (2006) Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 123-129.

- Perrins, C. M. (1991) Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, **133 (suppl.1)**, 49-54.
- Peterson, A. T. (2011) Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, **in press**.
- Peterson, A. T., Soberon, J. & Sanchez-Cordero, V. (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**, 1265-1267.
- Petraitis, P. S., Dunham, A. E. & Niewiarowski, P. H. (1996) Inferring multiple causality: The limitations of path analysis. *Functional Ecology*, **10**, 421-431.
- Pigot, A. L., Owens, I. P. F. & Orme, C. D. L. (2010) The environmental limits to geographic range expansion in birds. *Ecology Letters*, **13**, 705-715.
- Plutynsky, A. (2008) Ecology and the environment. *The Oxford handbook of philosophy of biology* (ed. by M. Ruse), pp 504-524. Oxford University Press, Oxford.
- Pocock, M. J. O. (2011) Can traits predict species' vulnerability? A test with farmland passerines in two continents. *Proceedings of the Royal Society - series B*, **278**, 1532-1538.
- Poff, N. L. (1997) Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 391-409.
- Polechová, J. & Storch, D. (2008) Ecological Niche. *Encyclopedia of Ecology* (ed. by S.E. Jørgensen & B.D. Fath), pp 1088-1097. Elsevier, Oxford.
- Porté, A., Huard, F. & Dreyfus, P. (2004) Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **126**, 175-182.
- Pulido, F. & Berthold, P. (2004) Microevolutionary Response to Climatic Change. *Advances in Ecological Research*, **35**, 151-183.
- Pulliam, H. R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349-361.
- Purvis, A. & Hector, A. (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405**, 212-219.
- Randin, C. F., Dirnbock, T., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Zappa, M. & Guisan, A. (2006) Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, **33**, 1689-1703.

- Rannap, R., Lohmus, A. & Briggs, L. (2009) Niche position, but not niche breadth, differs in two coexisting amphibians having contrasting trends in Europe. *Diversity and Distribution*, **15**, 692-700.
- Ricklefs, R. E. (1987) Community diversity - Relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167-171.
- Ricklefs, R. E. (2008) Disintegration of the Ecological Community. *American Naturalist*, **172**, 741-750.
- Ricklefs, R. E. (2011) Applying a regional community concept to forest birds of eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Science*, **108**, 2300-2305.
- Rosindell, J., Hubbell, S. P. & Etienne, R. S. (2011) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **26**, 340-348.
- Roughgarden, J. (1972) Evolution of Niche Width. *The American Naturalist*, **106**, 683-718.
- Roughgarden, J. (2009) Is there a general theory of community ecology? *Biology and Philosophy*, **24**, 521-529.
- Royle, J. A. & Dorazio, R. M. (2008) *Hierarchical modeling and inference in ecology*, edn. Academic Press, London.
- Saether, B.-E., Sutherland, W. J. & Engen, S. (2004) Climate Influences on Avian Population Dynamics. *Advances in Ecological Research*, **35**, 185-209.
- Sanderson, E. W., Jaiteh, M., Levy, M. A., Redford, K. H., Wannebo, A. V. & Woolmer, G. (2002) The human footprint and the last of the wild. *Bioscience*, **52**, 891-904.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation - a review. *Conservation Biology*, **5**, 18-32.
- Schaub, M., Kéry, M., Birrer, S., Rudin, M. & Jenni, L. (2011) Habitat-density associations are not geographically transferable in Swiss farmland birds. *Ecography*, **34**, 693-704.
- Schmeller, D. S., Henry, P. Y., Julliard, R., Gruber, B., Clobert, J., Dziock, F., Lengyel, S., Nowicki, P., Deri, E., Budrys, E., Kull, T., Tali, K., Bauch, B., Settele, J., Van Swaay, C., Kobler, A., Babij, V., Papastergiadou, E. & Henle, K. (2009) Advantages of volunteer-based biodiversity monitoring in Europe. *Conservation Biology*, **23**, 307-316.

- K. (2009) Advantages of volunteer-based biodiversity monitoring in Europe. *Conservation Biology*, **23**, 307-316.
- Sekercioglu, C. H. (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 464-471.
- Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L. & Rice, K. J. (2009) Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **40**, 415-436.
- Smith, F. A., Brown, J. H. & Valone, T. J. (1997) Path analysis: A critical evaluation using long-term experimental data. *American Naturalist*, **149**, 29-42.
- Stearns, S. C. (1992) *The evolution of life histories*, edn. Oxford University Press, Oxford.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002) Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science*, **297**, 1292-1296.
- Svenning, J.-C., Fløjgaard, C. & Baselga, A. (2011) Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 393-402.
- Taylor, P. W. (1986) *Respect for nature. A theory of environmental ethics*, edn. Princeton University Press, Princeton.
- Thioulouse, J. & Chessel, D. (1992) A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology*, **73**, 670-680.
- Thomas, C. D. (2011) Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **26**, 216-221.
- Thomas, D. W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M. & Speakman, J. R. (2001) Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science*, **291**, 2598-2599.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R. & Araújo, M. B. (2009) BIOMOD - A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369-373.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B. & Araujo, M. B. (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, **470**, 531-534.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, **292**, 281-284.

- Tingley, M. W., Monahan, W. B., Beissinger, S. R. & Moritz, C. (2009) Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19637-19643.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*, **8**, 857-874.
- Van Balen, J. H. (1973) A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea*, **61**.
- Verboven, N., Tinbergen, J. M. & Verhulst, S. (2001) Food, reproductive success and multiple breeding in the Great Tit *Parus major*. *Ardea*, **89**, 387-406.
- Villemey, A. (2010) L'influence de la structure et de la composition des peuplements forestiers sur l'avifaune: une approche multi-échelle. pp 33. SupAgro, Montpellier.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. & Melillo, J. M. (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, **277**, 494-499.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Whittaker, R. J., Araujo, M. B., Paul, J., Ladle, R. J., Watson, J. E. M. & Willis, K. J. (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, **11**, 3-23.
- Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A. & Snyder, M. A. (2009) Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19729-19736.
- Wiens, J. J., Ackerly, D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Davies, T. J., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M. & Stephens, P. R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**, 1310-1324.

- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **19**, 639-644.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005) Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **36**, 519-539.
- Wilkin, T. A., Garant, D., Gosler, A. G. & Sheldon, B. C. (2007) Edge effects in the great Tit: Analyses of long-term data with GIS techniques. *Conservation Biology*, **21**, 1207-1217.
- Willis, K. J. & Whittaker, R. J. (2002) Species Diversity-Scale Matters. *Science*, **295**, 1245-1248.
- Wilson, D. S. & Yoshimura, J. (1994) On the coexistence of specialists and generalists. *American Naturalist*, **144**, 692-707.
- Woodward, F. I. & Beerling, D. J. (1997) The Dynamics of Vegetation Change: Health Warnings for Equilibrium 'Dodo' Models. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **6**, 413-418.
- Wright, S. (1921) Correlation and causation. *Journal of Agricultural Research*, **20**, 557-585.
- Zandt, H. S. S. (1994) A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillars in trees. *Oecologia*, **97**, 399-406.
- Zandt, H. S. S., Strijkstra, A. M., Blondel, J. & Van Balen, J. H. (1990) Two Mediterranean Blue Tits populations: are differences in the timing of breeding associated with caterpillar availability? *Population biology of passerine birds* (ed. by J. Blondel). Springer-Verlag, Berlin.
- Zelený, D. (2009) Co-occurrence based assessment of species habitat specialization is affected by the size of species pool: reply to Fridley et al. (2007). *Journal of Ecology*, **97**, 10-17.
- Ziolkowski Jr, D., Pardieck, K. & Sauer, J. R. (2010) On the road again for a bird survey that counts. *Birding*, **42**, 32-40.
-

Fiches méthode

Fiche Méthode 1: Décrire la spécialisation écologique

Fiche Méthode 2: Les imperfections de détectabilité

Fiche Méthode 3: L'autocorrélation spatiale

Fiche Méthode 4: Les relations phylogénétiques

Fiche Méthode 5: Jeux de données ornithologiques

Fiche Méthode 6: Description des habitats

METHODE 1: Décrire la spécialisation écologique.

Cette fiche présente plusieurs approches possibles pour quantifier la spécialisation à l'habitat, à l'échelle spécifique, ainsi qu'une alternative basée sur la composition des communautés.

Ce que l'on cherche à quantifier

- la largeur de la niche écologique globalement ou sur un axe bien défini;
- la variation d'une performance (Grinnell, 1917a) ou d'un impact (Elton, 1927) le long d'un gradient de ressource ou de condition environnementale pour un taxon donné;
- l'expression de l'intensité d'une préférence pour une ressource donnée.

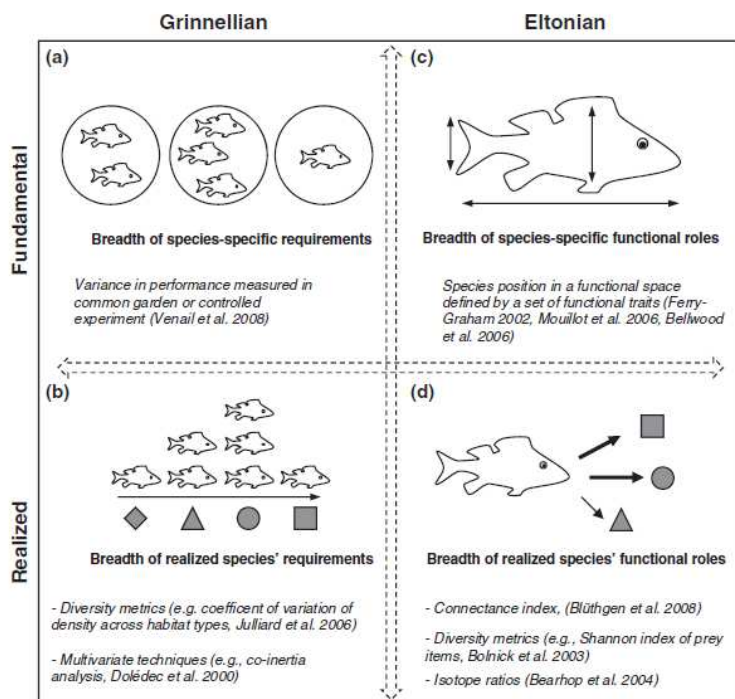


Figure 1. Les principales méthodes de quantification de la spécialisation (Devictor *et al.*, 2010). On distingue d'une part les méthodes basées sur la niche grinnellienne (niche de conditions), d'autre part celles basées sur la niche eltonienne (niche d'impact). Une deuxième distinction sépare les quantifications de la largeur de niche fondamentale (adaptation évolutive aux ressources) et réalisée (contrainte par les relations biotiques).

Méthodes basées sur des gradients de conditions environnementales

Principe : la spécialisation est inversement proportionnelle à la diversité des ressources / conditions utilisées par une espèce (Levins, 1968).

Méthode : l'utilisation d'une ressource par une espèce est reflétée par la distribution de ses abondances (Fig.2). On peut alors quantifier la spécialisation par une mesure de diversité ou de variance des abondances entre les niveaux de ressources. C'est le cas du Species Specialisation Index (SSI, Julliard *et al.*, 2006) que nous utilisons dans les chapitres 2 et 3.

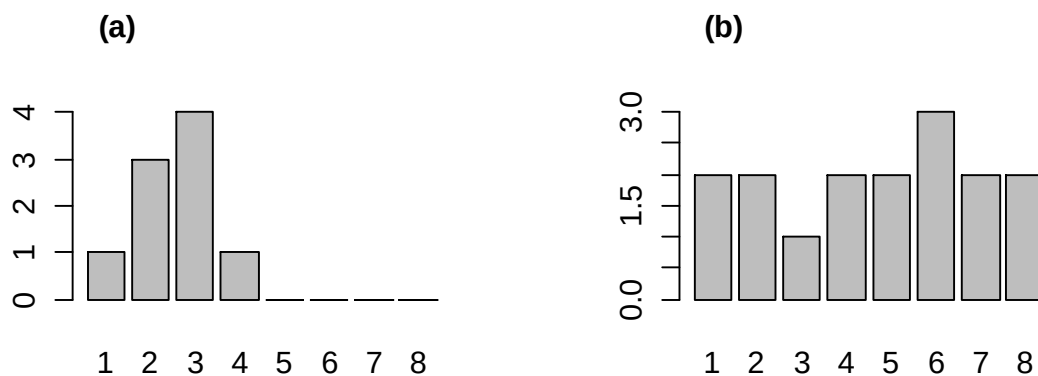


Figure 2. Distributions des abondances sur un gradient de la ressource X à 8 niveaux. (a) espèce spécialiste; (b) espèce généraliste.

Analyses multivariées de niche

Principe : la spécialisation est la variance de la position d'une espèce sur les axes d'un espace multidimensionnel.

Méthode : le couplage d'une matrice site-espèce (en présence absence ou abondance par exemple) et d'une matrice site-ressources permet le calcul d'axes synthétiques sur lesquels chaque espèce est positionnée. La spécialisation peut alors être mesurée comme la variance de la position d'une espèce soit sur chaque axe, soit dans l'espace multidimensionnel ainsi créé. De nombreuses méthodes ont été développées (voir par ex. Doledec *et al.*, 1996; Doledec *et al.*, 2000; Basille *et al.*,

2008; Calenge & Basille, 2008) sur la base d'analyses factorielles des correspondances, analyses en composantes principales et analyses canoniques en particulier (voir texte principal, Encadré 2).

Remarque: L'hypothèse sous-jacente est la même que pour les indices univariés (la distribution des abondances selon un/des gradient(s) de ressource ou de condition environnementale reflète la niche d'une espèce). Cependant, le fonctionnement est différent : ici, la matrice site-espèces contribue à la formation des composantes, qui s'apparentent de ce fait plus directement à des axes de niche qu'à des gradients environnementaux.

Méthodes basées sur la diversité des communautés

Principe : une espèce spécialiste étant restreinte à une ressource particulière, elle a tendance à toujours fréquenter les espèces qui utilisent cette ressource. A l'inverse, une espèce généraliste est présente dans une plus grande diversité de communautés (Fig.3).

Méthode : la spécialisation est mesurée à partir du turnover moyen des espèces qui co-occurrent avec l'espèce focale (Indice de Fridley, Fig.3, Fridley *et al.*, 2007). Le résultat est sensible au choix de la métrique utilisée pour quantifier le turnover et à l'échantillonnage (Manthey & Fridley, 2009; Zelený, 2009).

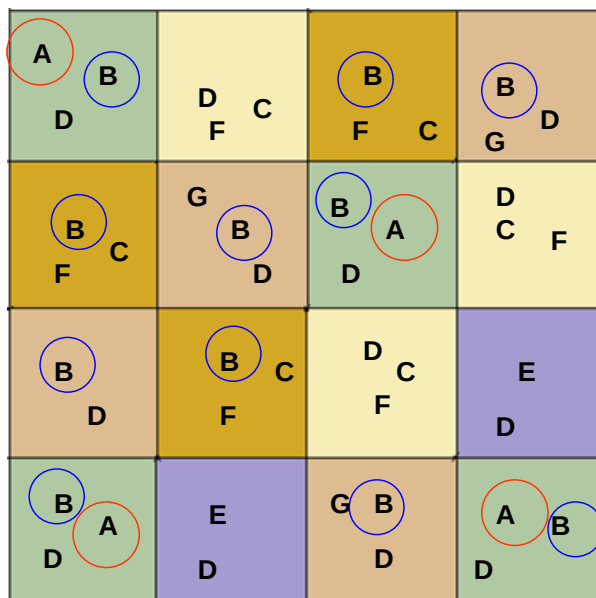


Figure 3. Représentation schématique d'un paysage constitué de 4 types d'habitat et d'un pool régional de 7 espèces (A à G). L'espèce A est spécialiste de l'habitat vert, et co occure donc avec 2 espèces au total (celles qui utilisent aussi l'habitat vert). L'espèce B est généraliste, et co occure avec 4 espèces au total.

Tableau 1. Synthèse comparée des méthodes considérées.

Indices	Principe	Gradient sous jacent	Métrique	Exemples	Intérêts pratiques	Limitations
Indices univariés	Diversité (ou variance) de la présence / abondance d'une espèce entre niveaux de ressource	- orienté ou non - explicite ou non - discret - défini à partir d'une matrice site-habitat	Variance, coefficient de variation, indice de Simpson, indice de Shannon	(Julliard <i>et al.</i> , 2006) (Levins, 1968)	- simplicité de calcul / d'interprétation	- souvent, perte de la continuité des gradients écologiques - pas de prise en compte explicite de la disponibilité des habitats
Analyses de niche	analyse multivariée basée sur des composantes principales ou factorielles	- multiple - orientés - axes abstraits (composantes principales) - continus ou discrets - définis à partir d'un produit matrice site-habitat * matrice site-espèce	Variance	(Doledec <i>et al.</i> , 2000) (Gregory & Gaston, 2000)	- prise en compte explicite de la multidimensionalité de la niche - conservation de la continuité des gradients - diversité des méthodes disponibles	- subjectivité dans l'interprétation des axes synthétiques - sensibilité à l'effort d'échantillonnage
Indice de Fridley	Turnover moyen des communautés autour d'une espèce focale	- aucun (mesure globale de la spécialisation à l'habitat)	Indice de diversité β	(Fridley <i>et al.</i> , 2007; Manthey & Fridley, 2009; Zelený, 2009)	- non dépendante de données environnementales	- sensibilité à l'effort d'échantillonnage - sensibilité au choix de la métrique de turnover

Tableau 2. Discussion de quatre hypothèses sous-jacentes aux indices présentés

Les trois méthodes présentées ci-dessus sont performantes pour quantifier la spécialisation à une échelle géographique, taxonomique et temporelle données ; mais font explicitement ou implicitement plusieurs hypothèses discutables, résumées en Tableau 2.

Hypothèse	Validité	Limitation	Effet
Une espèce n'est présente que dans des habitats favorables	La niche réalisée est entièrement incluse dans la niche fondamentale	Une population puits peut être maintenue dans un habitat défavorable par un flux d'immigration en provenance d'une population source	La niche réalisée peut s'étendre au-delà de la niche fondamentale (Pulliam, 2000). En pratique, cela conduit à sous-estimer le niveau de spécialisation.
Tous les individus ont le même niveau de spécialisation	La niche réalisée est un sous ensemble d'une niche fondamentale évolutivement sélectionnée	La spécialisation à échelle spécifique ou populationnelle masque la spécialisation de chaque individu: une espèce généraliste peut consister en des individus chacun spécialisés à un niveau de ressource différent (Bolnick <i>et al.</i> , 2003)	Les processus dynamiques attribués à la spécialisation peuvent être la résultante de réponses individuelles différentes au sein d'une même population
La spécialisation est un trait intrinsèque des espèces	La niche réalisée est homogène à l'échelle de l'aire de distribution	La niche réalisée est contextuelle : variations régionales (Murphy & Lovett-Doust, 2007), temporelles (voir Chapitre 3), disponibilité locale des ressources, interactions	L'effet de la spécialisation sur une réponse ou un processus peut être hétérogène spatialement ou temporellement
Les variations d'abondances / présence sont un reflet de l'utilisation de la ressource	Les populations-puits sont en nombre limité	La qualité d'une mesure d'abondance ou de présence peut varier le long d'un gradient de ressource La dispersion et les dynamiques de populations peuvent concentrer des individus loin de leur ressource optimale (Pulliam, 2000)	Mauvaise estimation du degré de spécialisation, susceptible de masquer ou de créer des patrons à l'échelle multispécifique

METHODE 2: Les imperfections de détectabilité

Cette fiche présente de manière synthétique les principales manières de prendre en compte les probabilités de détection des espèces dans le cadre de données par points d'écoute.

Qu'est-ce?

Tout échantillonnage par comptage dépend de deux paramètres :

- **le nombre réel d'individus** sur la zone du comptage A, qui est généralement inconnu
- **la probabilité de détection** p , dépendante de l'observateur, de l'espèce, de l'individu, et des caractéristiques de la zone de comptage. p est presque toujours inférieure à 1 (des individus présents ne sont pas observés, Fig.1).

Ainsi, $N = A \times p$, N étant le nombre d'individus détectés par l'opérateur.

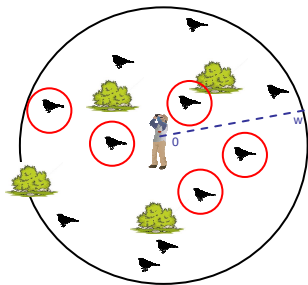
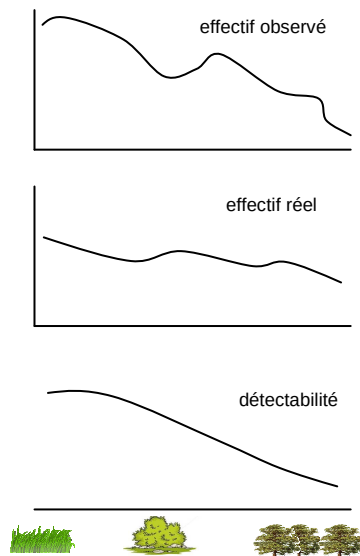


Figure 1. Représentation schématique d'un point d'écoute de rayon w dans lequel l'observateur, situé au centre, ne détecte que 5 individus (entourés en rouge) sur les 11 présents ($p = 0.45$). Les individus situés loin du point ont moins de chances d'être détectés.

Pourquoi en tenir compte?

- Une estimation précise et non biaisée de p est nécessaire pour assurer la qualité d'une estimation de l'abondance absolue (A) sur l'aire étudiée. p varie, entre autres, selon l'opérateur (Alldredge *et al.*, 2007b), l'espèce (Boulinier *et al.*, 1998), l'habitat (Pacifiçi *et al.*, 2008), la phénologie journalière (Alldredge *et al.*, 2007a) et les conditions climatiques (Alldredge *et al.*, 2007b; Bas *et al.*, 2008).

- S'il s'agit d'étudier des variations de A en fonction d'un gradient quelconque, les variations de p (plus que sa valeur absolue) peuvent avoir une influence critique. Le long d'un gradient d'habitat, par exemple, l'abondance réelle d'une espèce généraliste reste approximativement constante, mais la détectabilité



peut baisser fortement à mesure que le milieu se ferme (Fig.2). Il en résulte une baisse artéfactuelle de l'effectif observé susceptible de biaiser fortement l'interprétation de l'effet de ce gradient: dans notre exemple, l'espèce généraliste apparaît comme spécialiste d'habitats ouverts.

Figure 2. Variations des abondances réelles, de l'effectif observé et de la détectabilité d'une espèce hypothétique le long d'un gradient de fermeture de l'habitat local.

La littérature sur l'effet de la détectabilité et sa prise en compte dans les estimations d'abondance s'est fortement développée depuis les années 2000. Nous distinguerons deux classes principales de méthodes permettant de la corriger.

Le Distance Sampling (Buckland *et al.*, 2001)

Principe : un observateur tend à détecter plus facilement les individus proches de lui (Fig.1).

Méthode : la probabilité de détection est estimée selon une fonction décroissante g de la distance x entre l'observateur et l'individu compté (Fig. 3). La probabilité de détection inconditionnelle de i est définie à partir de $g(x)$ et du rayon du point w :

$$p(i) = \frac{\int_0^w g(x) d(x)}{w}$$

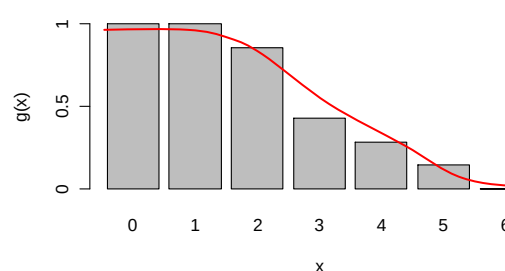


Figure 3. Variation de la probabilité de détection en fonction de la distance x

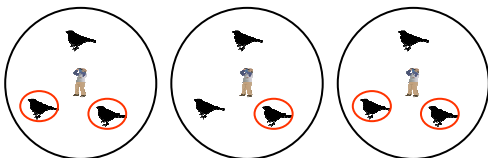
Hypothèses critiques :

- $g(0)=1$, les individus situés au niveau du point sont détectés avec certitude
- La présence de l'observateur n'induit pas de mouvement (de fuite, d'attraction) des individus
- x est mesurée exactement. Des fonctions de détection basées sur des classes de distance peuvent être employées pour limiter l'effet de ce biais
- La forme de g dépend des données mais elle doit toujours être décroissante et monotone, et commence par un plateau (Fig. 3)

Le patch occupancy modelling (Mackenzie *et al.*, 2005)

Principe : la probabilité de détection est estimée à partir de K comptages répliqués, analogues à des événements de captures. Ces méthodes ont d'abord été développées pour des données de présence absence et de richesse spécifique, puis ont été étendues aux abondances.

Méthode : pour les données en présence – absence, une histoire de capture h est établie pour chaque individu (ou espèce) i détecté au moins une fois sur les K réplicats.

$$X = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 1 \end{bmatrix}_{k=K}^1$$


$\Pr(h_i = 101) = \psi_i p_{i1}(1 - p_{i2}) p_{i3}$; ψ est la probabilité de présence de i sur le point; p_{ik} sont les probabilités de détection de i à chaque réplicat.

Hypothèses critiques:

- Les réplicats sont indépendants
- La communauté est close: il n'y a pas de flux d'individus entre K réplicats

- $p < 1$ (pas de fausses détections – cette hypothèse se pose en fait pour la plupart des méthodes)

Modèles hiérarchiques bayésiens (Royle & Dorazio, 2008)

Principe : La véritable matrice site-espèce (en abondance ou présence absence) est un état caché d'un système dont la partie visible est la matrice des observations. Elle est estimée conjointement avec la probabilité de détection à partir de données provenant d'un échantillonnage répliqué.

Méthode : $Z_{i,j,k}$, l'abondance réelle de l'espèce i au point j et à la période k , suit (généralement) une loi de Poisson d'espérance λ

$$Z_{i,j,k} \sim P(\lambda_{i,k}) ; \log(\lambda) \sim N(\mu, \sigma^2)$$

Le processus d'observation X peut s'exprimer comme une loi binomiale dépendant à chaque passage p de Z et de la probabilité de détection de i à la période k , $p_{i,k}$

$$X_{i,j,k,p} \sim \text{Bin}(Z_{i,j,k}, p_{i,k}) ; p \sim U(0,1)$$

Z et p peuvent être modélisés en fonction de covariables liées à l'habitat au point j , ou aux paramètres climatiques de la période k . p et Z , ainsi que les coefficients associés aux covariables, sont alors estimés conjointement par chaînes MCMC.

Discussion

La question de corriger pour la détectabilité dépend de l'objet de l'étude :

- elle s'impose d'emblée si l'on s'intéresse aux valeurs absolues des abondances / richesse spécifique / probabilités de présences
- si l'on se concentre sur leurs variations le long d'un gradient, la probabilité de détection n'a d'importance que si elle varie elle-même le long de ce gradient

Le gain à corriger pour des détectabilités inférieures à 1 doit être évalué en fonction du coût qu'il impose en termes:

- d'imprécision: l'erreur sur les estimations est-elle susceptible de changer les résultats?
- de biais: les variations de probabilité de détection sont-elles de nature à générer un patron également attendu par un mécanisme écologique?
- de complexité: les données sont-elles suffisantes pour que la probabilité de détection et son incertitude soient intégrées aux analyses?
- de protocole: est-il possible de répliquer les comptages et/ou d'obtenir des données de distance?

Dans le cas des études à large échelle reposant sur un grand nombre de volontaire (STOC EPS et de manière générale, les suivis participatifs), permettent difficilement l'obtention d'un grand nombre de réplicats et de données en distance précises. Des méthodes simplifiées permettant de tenir compte de la détectabilité dans ce type de données ont été testées avec succès (Bas *et al.*, 2008; Newson *et al.*, 2008), au prix de l'incertitude sur les estimations et d'hypothèses restrictives.

Synthèse: conditions d'application des deux principales classes de méthodes (basées sur des distances et sur des comptages répliqués)

Technique	Variable à estimer	Données nécessaires	Conditions	Relaxation des conditions
Distance sampling	Abondance	Réplicats spatiaux (indispensables pour l'estimation de la variance de la fonction de détection)	p constante entre sites / observateurs	Covariables
			Nombre total de détections >80	-
		Mesures de distance	Distances mesurées avec exactitude	Classes de distance
			Fonction de détection monotoniquement décroissante	Troncature aux valeurs faibles
Patch occupancy modelling / modèles bayésiens	Abondance / richesse spécifique / présence absence	Réplicats (spatiaux / temporels / observateurs multiples)	g(0)=1	Méthode double-observateur
			Nombre de répliqués élevé (>5)	-
			Répliqués indépendants	-
			Système clos entre les répliqués	Répliqués réalisés sur une période courte en dehors des période de mouvements
			p<1	Mixture models sans contrainte sur p
			p constante entre sites / observateurs	Covariables

En pratique

Distance Sampling:

logiciel gratuit Distance avec interface graphique <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>

librairies R-CRAN : unmarked, Dspat

références-clé:

- Buckland, S. T., D. R. Anderson, et al. (2001). *Introduction to Distance Sampling. Estimating abundance of biological populations*, Oxford, Oxford University Press
- Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R. B., Marques, T. A. & Burnham, K. K. (2010) Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 5-14.

Patch Occupancy Modelling:

Logiciels gratuits Presence <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software>, Mark <http://warnercnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm>

Référence-clé:

- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, et al. (2005). *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*, San Diego, Elsevier

Modèles hiérarchiques:

Logiciel OpenBUGS : <http://www.openbugs.info/w/>

Référence-clé:

- Royle, J. A. & Dorazio, R. M. (2008) *Hierarchical modeling and inference in ecology*, edn. Academic Press, London.

METHODE 3: L'autocorrélation spatiale

Cette fiche présente le problème de l'autocorrélation spatiale et son traitement dans le contexte de nos analyses.

Qu'est-ce?

- **L'autocorrélation spatiale** est la corrélation d'une variable par référence à la position des individus dans l'espace (Legendre, 1993). Si des individus voisins se ressemblent plus que des individus éloignés, l'autocorrélation est positive (et inversement).
- **Les autocorrélations positives** sont fréquentes dans les données écologiques (Fig. 1, Legendre & Fortin, 1989) et peuvent être dues à :
 - des gradients abiotiques
 - une sélection préférentielle d'habitat
 - socialité ou dispersion non aléatoire
 - un simple effet d'échantillonnage

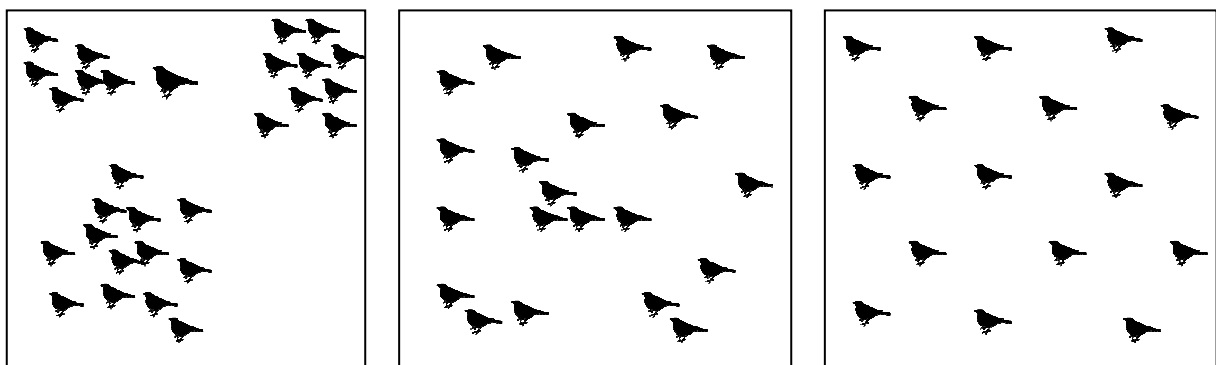


Figure 1. Représentations schématiques d'une autocorrélation (a) positive, (b) nulle, (c) négative

Pourquoi la prendre en compte?

- **Un biais** : l'autocorrélation spatiale viole l'hypothèse de distribution aléatoire des individus requise par les méthodes d'analyse statistique non spatialement explicites
- **Une propriété écologique** : une dépendance spatiale entre points voisins est le plus souvent indicatrice d'un gradient ou d'un comportement d'agrégation de la variable étudiée

Nos analyses, non-spatialement explicites, traitent l'autocorrélation comme un paramètre de nuisance susceptible de biaiser les estimations d'effets statistiques.

Comment tester l'existence d'un patron spatial?

- **Principe** : mesurer la relation entre le niveau de voisinage entre deux points et leur ressemblance, en comparant la variance locale entre le point i et le point j, et la variance totale de l'échantillon.
- **Méthode** : Plusieurs indices permettent de mesurer la différence (test de Geary) ou la similarité (test de Moran ou de Mantel) entre deux points, en fonction de leur degré de voisinage. Prenons comme exemple le test de Moran, appliqué à une matrice de voisinage V sur 16 sites (par exemple, des points d'écoute).

N: nombre de sites

X_i, X_j la variable X mesurée en i ou j

V la matrice de voisinage prenant 1 si i et j sont voisins, 0 dans le cas contraire.

$$V = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

$$I = \frac{N \sum_i \sum_j V_{ij} (X_i - \bar{X})(X_j - \bar{X})}{(\sum_i \sum_j V_{ij}) \sum_i (X_i - \bar{X})^2}$$

L'indice de Moran varie entre -1 (deux points voisins sont plus dissemblables qu'attendu par une distribution aléatoire) à 1 (deux voisins sont plus semblables). Une autocorrélation nulle indique l'indépendance spatiale des individus (et par voie de conséquence, le respect de l'hypothèse de distribution aléatoire de la variable).

Les variations de l'autocorrélation entre niveaux de voisinage peuvent se représenter visuellement au moyen d'un autocorrélogramme (Fig 2)

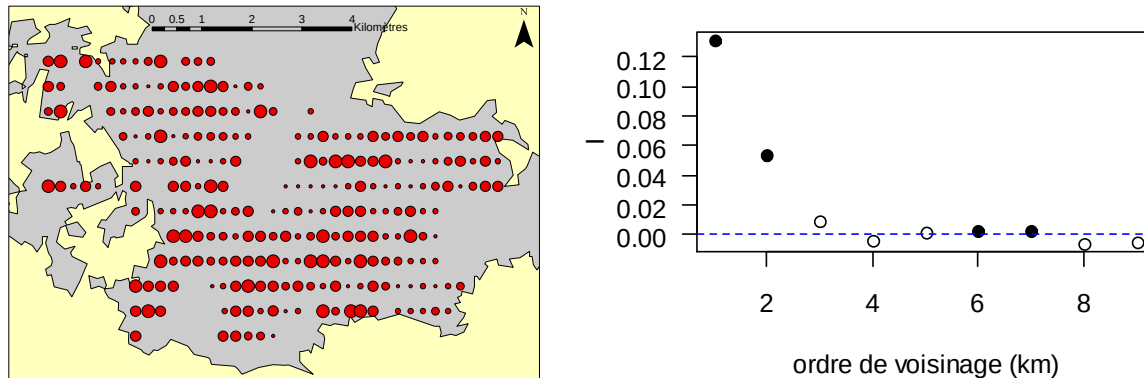


Figure 2. Exemple de données autocorrélées. A gauche, carte des richesses spécifiques sur les points d'écoute d'un massif du jeu de données Perche (voir Fiche 5). A droite, autocorrélation basée sur le I de Moran à des niveaux de voisinage allant de 1 à 9 km. Les points noirs indiquent des valeurs de I significatives.

- Il n'est pas systématiquement nécessaire de corriger l'autocorrélation d'une variable de réponse dans un modèle statistique, notamment parce qu'elle peut sous-tendre des patrons spatiaux liés aux prédicteurs. L'indépendance spatiale des résidus d'un modèle (c'est-à-dire une fois ces prédicteurs pris en compte) est plus critique.

Comment la prendre en compte dans les modèles statistiques?

- Si l'autocorrélation est considérée comme un biais, l'objectif est d'obtenir des résidus spatialement indépendants. Une revue extensive des méthodes disponibles est donnée par Dormann (2007), les plus courantes sont résumées dans le Tableau 1.
- L'autocorrélation peut aussi être un paramètre d'un modèle spatialement explicite, voire une propriété des données utilisées pour des techniques d'interpolation spatiale (Cressie, 1993). Cette situation, non exploitée dans nos analyses, n'est pas détaillée ici.

Tableau 1. Résumé des méthodes de traitement de l'autocorrélation spatiale en analyse statistique fréquentiste.

Méthode	Principe	Intérêts pratiques	Limitations
Structure par effets aléatoires	Spatialisation hiérarchisée selon un patron simple	Simple d'implémentation	Limité aux structures spatiales hiérarchiques
Fonction de lissage (latitude, longitude)	La position géographique des points est prise comme un prédicteur	Simple conceptuellement et techniquement	Faible efficacité en particulier pour les dépendances spatiales non directionnelles
Modèles autorégressifs	La matrice de voisinage est prise explicitement en compte dans la structure du modèle	Prise en compte directe de la matrice de voisinage	Coût en complexité et temps de calcul / inadapté aux structururations spatiales directionnelles
Autocovariables	Une fonction de pondération de la variable de réponse basée sur la matrice de voisinage est ajoutée aux prédicteurs	Simple d'implémentation	Définition douteuse pour les variables de réponse continues
Régression par moindres carrés généralisée	Une structure de corrélation est imposée à la matrice de variance-covariance des erreurs du modèle	Traite efficacement les autocorrélations non directionnelles	Coût en temps de calcul

En pratique:**Librairie R:** spdep**Références clé:**

► Des exemples détaillés (avec codes R complets) sont donnés par : Dormann, C. F., Mcpherson, J. M., Araùjo, M. B., et al. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609-628.

► Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.

METHODE 4: Les relations phylogénétiques

Cette fiche présente l'approche utilisée dans nos analyses pour tenir compte des effets phylogénétiques dans une comparaison multi-espèces.

Qu'est-ce?

- L'histoire évolutive des espèces est à la fois une conséquence des processus écologiques passés et une cause des processus écologiques actuels. Bien que cette dualité ait été explicitée dès les premières formulations de la théorie de l'évolution (Darwin 1859), elle est restée longtemps ignorée de l'écologie moderne (Wiens & Donoghue, 2004).
- Deux espèces phylogénétiquement proches, qui partagent un ancêtre commun récent, ont plus de chances de partager des traits en commun que des taxons éloignés (Fig. 1, Böhning-Gaese & Oberrath, 1999), d'autant plus que ces traits évoluent lentement.

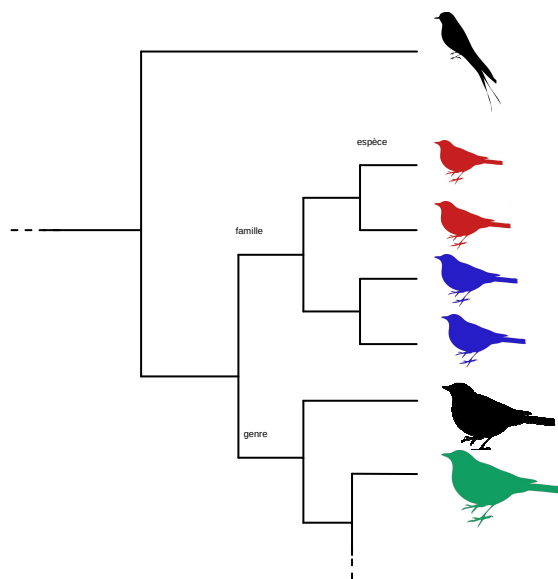


Figure 1. Relations phylogénétiques entre 7 espèces hypothétiques caractérisées par leur silhouette, forme et couleur. Plus deux espèces sont éloignées dans cet arbre, plus ces caractéristiques divergent. La schématisation fait clairement apparaître la structure emboîtée de l'arbre phylogénétique.

Pourquoi en tenir compte?

- Le lien entre deux traits écologiques (par exemple, la vulnérabilité et la position de niche) peut être sur-estimé si l'un de ces traits au moins est plus similaire entre des espèces proches, qui ne sont alors plus des "individus" statistiquement indépendants (Grafen, 1989).

Comment la prendre en compte?

Les relations phylogénétiques peuvent être vues de deux manières différentes :

- **un paramètre d'intérêt** : des taxons proches répondent-ils de manière plus similaire à un gradient environnemental? La vulnérabilité est elle distribuée aléatoirement dans l'arbre du vivant (Thuiller *et al.*, 2011)?
- **un biais statistique** : lorsqu'il s'agit de quantifier l'effet écologique d'une variable environnementale sur le niveau d'un trait (par exemple, l'abondance) d'un grand nombre d'espèces (Freckleton *et al.*, 2002): c'est le cas de nos analyses. On peut quantifier ce biais de manière analogue aux dépendances spatiales :
 - **l'identification d'une autocorrélation phylogénétique** peut être mise en évidence au moyen d'autocorrélogrammes basés sur le I de Moran et prenant la hiérarchie taxonomique comme niveaux de voisinage.
 - **la structure taxonomique des données** peut alors être traduite dans un modèle par un ensemble d'effets aléatoires emboîtés dont chacun correspond à un niveau taxonomique: ordre, famille, genre, espèce (Fig. 1).
 - **l'arbre phylogénétique des espèces** étudiées peut être explicitement pris en compte en tant que structure de corrélation dans la matrice de variance-covariance d'une régression généralisée par moindres carrés (régressions phylogénétique ou P-GLS, Grafen, 1989).

En pratique:

Librairie R: ape (analyses phylogénétiques). Les P-GLS s'implémentent de la même manière que les GLS spatiaux: voir Fiche 3.

Références clé:

- ▶ Grafen, A. (1989) The phylogenetic regression. *Philosophical transaction of the Royal Society series B*, **326**, 119–157.
- ▶ Freckleton, R. P., Harvey, P. H. & Pagel, M. (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *American Naturalist*, **160**, 712-726.

METHODE 5: Jeux de données ornithologiques

Cette fiche décrit les protocoles des deux jeux de données les plus exploités au cours des analyses. D'autres jeux de données, employés ponctuellement, sont décrits dans le texte principal.

Le Suivi Temporel des Oiseaux Communs par Echantillonnages Ponctuels Simples (STOC EPS)**Descriptif**

Lancé en 1989, le Suivi Temporel des Oiseaux Communs est un suivi de la dynamique spatiale et de la répartition temporelle des abondances de l'avifaune commune en France (Julliard & Jiguet, 2002; Jiguet *et al.*, in press). Il est l'équivalent, en termes d'objectifs, des Breeding Bird Surveys anglais (Newson *et al.*, 2005) ou américain (Ziolkowski Jr *et al.*, 2010) pour ne citer que les plus connues. Il intègre le Pan-European Common Bird Monitoring Scheme initié par le European Breeding Bird Council (<http://www.ebcc.info>), un réseau européen dont l'un des principaux objectifs est d'établir des indicateurs de biodiversité à large échelle (Gregory *et al.*, 2009). Le STOC EPS se base sur un réseau de plus d'un million d'observateurs volontaires, répartis sur l'ensemble du territoire français (Fig.1); sa coordination et son exploitation sont dirigées par le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Sélection des sites

Le protocole actuel, mis en place en 2001, repose sur des carrés de 4 km², dont la localisation est tirée aléatoirement à l'intérieur d'un cercle de 10 km de rayon autour d'une commune choisie par chaque observateur (parmi 80 carrés possibles). Le nombre de carrés échantillonnés chaque année depuis 2001 est indiqué dans le Tableau 1, leur répartition à échelle française en Figure 1. Au total, 1580 carrés ont été suivis au moins une fois sur la période 2001-2008, chaque carré faisant en moyenne l'objet d'un suivi sur 3.7 (± 2.1 écart type) années. L'année 2001 offre une couverture moindre et plus hétérogène que les suivantes. De plus, les données de

cette première année sont affectées par un effet d'apprentissage assez fort (Jiguet, 2009) ; nous l'avons donc systématiquement exclue des analyses.

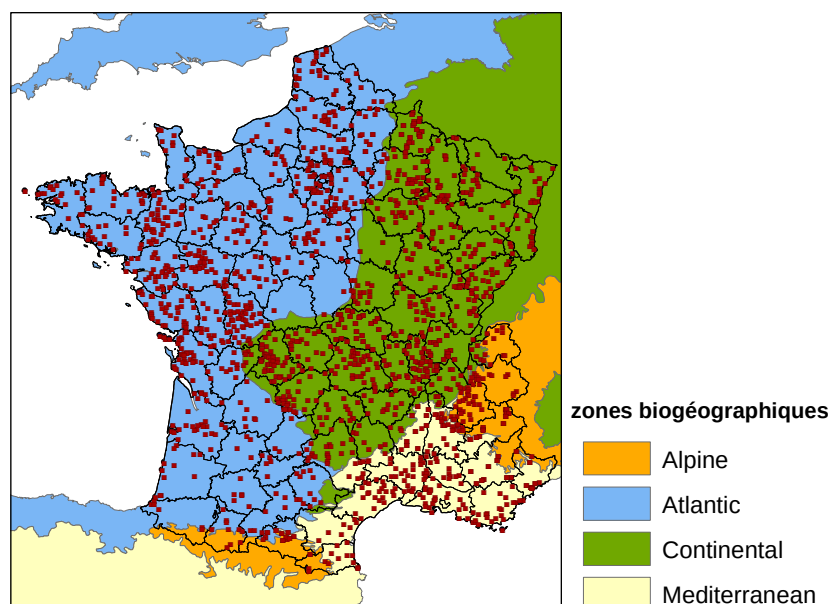


Figure 1. Répartition géographique des carrés STOC EPS suivis au moins 1 année sur la période 2001-2008.

Tableau 1. Nombre de carrés suivis par zone biogéographique et par an.

Zone	Nombre de carrés STOC EPS par an							
	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
Alpine	10	24	28	35	36	30	34	62
Atlantique	91	263	361	411	422	415	402	232
Continental	42	229	268	312	336	361	372	342
Méditerranéenne	27	75	97	103	103	88	97	75
Total	170	591	754	861	897	894	905	711

Protocole

A l'intérieur de chaque carré, l'observateur répartit 10 points d'écoute de manière à représenter au mieux la diversité des habitats présents (Fig.2). Chaque point est échantillonné par une session de 5 minutes au cours de laquelle l'observateur note tous les oiseaux identifiés à vue ou au chant dans un rayon de 100 mètres. Le suivi a toujours lieu dans un intervalle de 1 à 4 heures après le lever du soleil, afin de limiter les variations journalières dans l'intensité du chant, et ne doit avoir lieu qu'en conditions météorologiques favorables (ni vent fort, ni pluie).

Chaque carré est échantillonné 2 fois par an, dans un intervalle de 4 à 6 semaines centré autour de la date charnière du 8 mai. Des travaux récents (Moussus, 2010) ayant montré que les résultats du STOC EPS sont affectés par l'avancée de la phénologie de reproduction des passereaux communs attribuée aux changements climatiques, un troisième passage, précoce, est en expérimentation depuis 2011.

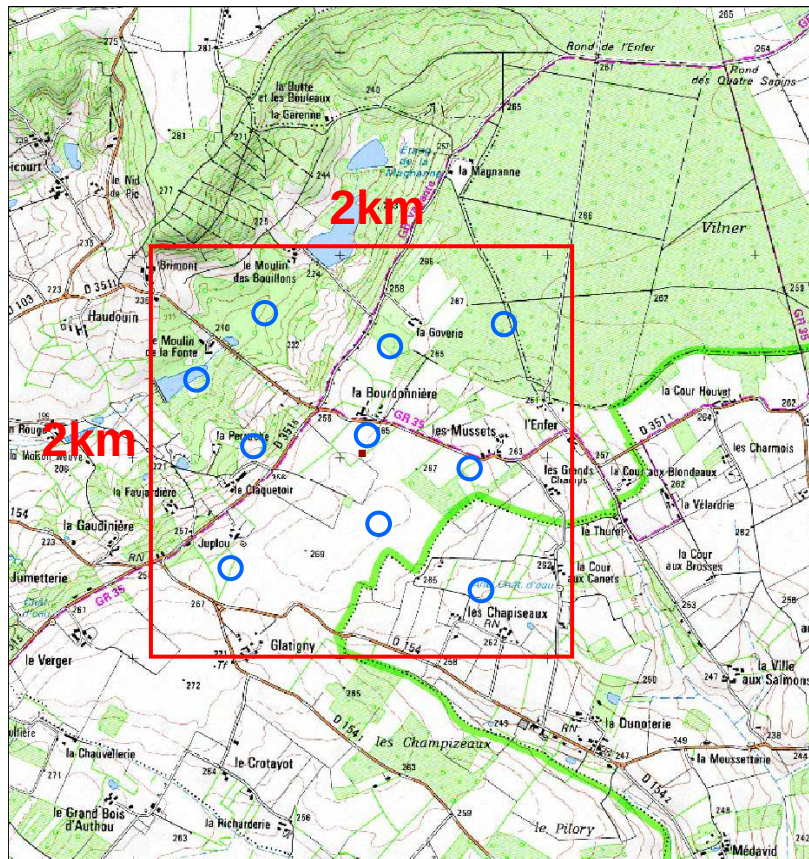


Figure 2. Exemple de carré STOC EPS et répartition des 10 points d'écoute en fonction des habitats présents.

Zones biogéographiques

Le STOC-EPS est inclus dans 4 zones biogéographiques définies selon (Bossard *et al.*, 2000) à partir de données botaniques et climatiques (Fig.1). La pression d'échantillonnage varie fortement entre ces zones (Tab. 1), et la zone Alpine a dû être éliminée de la quasi-totalité des analyses faute d'une pression d'échantillonnage suffisante.

Le jeu de données Perche – Office National des Forêts

Ce jeu de données, initié par l'Office National des Forêts (ONF), repose sur six massifs forestiers du Perche (Fig. 3), échantillonnés par points d'écoute sur des grilles de 500*250m de maille. Un total de 814 points ont été suivis par un seul observateur (Christian Thiébaut, ONF), suivant le protocole STOC EPS décrit plus haut. Chaque forêt a été échantillonnée une année au cours de la période 2004-2008 (Tableau 2), à l'exception du massif de Perche Trappe, pour lequel un sous échantillon de 20 points a fait l'objet d'un suivi répliqué (5 passages) au cours du printemps 2009, dans le but d'estimer des probabilités de détection pour les espèces les plus communes.

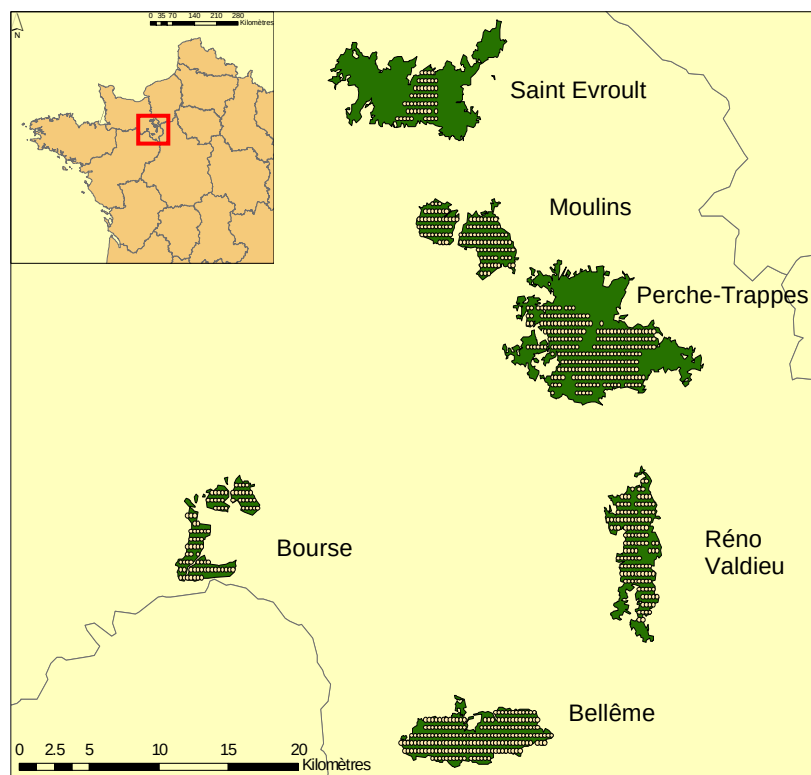


Figure 3. Localisation des points d'écoute dans les six massifs suivis par l'ONF.

Tableau 2. Description des 6 massifs suivis par l'ONF.

	Bellême	Bourse	Moulins	Perche-Trappes	Saint-Evroult	Réno-Valdieu
Superficie (ha)	2593	1291	1691	4338	1159	2131
Nombre de points	200	88	121	255	52	132
Année du suivi	2005	2007	2006	2004	2007	2008
feuillus	89	98	89	68	67	90
Composition (%) conifères	11	1	9	27	30	8
autres	0	1	1	6	4	2

METHODE 6: Description des habitats

Cette fiche présente de manière synthétique les techniques de descriptions des habitats dans les deux principaux jeux de données d'avifaune analysés.

Données d'habitat du STOC EPS

Classification hiérarchique de l'habitat local

Une quantification de l'habitat est effectuée annuellement sur chaque point d'écoute de chaque carré STOC EPS, sur la base d'un code hiérarchique adapté de Crick (1992). Ce système permet une description qualitative (i) de la nature du paysage dans un rayon de 100 m autour du point, (ii) de la structure de végétation dominante au point, (iii) de la composition de la végétation dominante au point, (iv) de la présence d'éléments linéaires (haies). Une description secondaire peut être effectuée lorsque deux types d'habitats très différents sont représentés dans les 100m autour du point.

Nous avons adapté cette classification (présentée en Tab. 1) afin d'obtenir un gradient directionnel allant des habitats les plus ouverts aux plus fermés. La correspondance entre les codes du STOC EPS et notre description des habitats est indiquée en Tab. 2.

Tableau 1. Système de codage hiérarchique des habitats au point dans le programme STOC EPS. Chaque point est décrit par au moins un élément de paysage (A à G) et une valeur de chaque niveau 1, 2, 3 pour chaque classe de paysage.

NIVEAU 1	NIVEAU 2	NIVEAU 3
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 éparses 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	
2 Lande herbacée	2 Haies sans arbres	1 Non pâturé
3 Lande de bruyère	3 Lignes d'arbres sans haie	2 Pâturé
4 Pelouse humide naturelle	4 Autre limite de terrain (mur, fossé...)	3 Foin
5 Autres pelouses sèches	5 Groupe isolé de 1-10 arbres	4 Beaucoup de fougères
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		
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

FICHE METHODE 6

7 Pas de haie

7 Cultures à racines
8 Sol nu
9 Autres cultures
10 Rizières

E. Milieux bâtis ou urbanisés

1 Urbain
2 Suburbain
3 Rural

1 Bâtiments
2 Jardins
3 Parcs municipaux, zones de loisirs
4 Traitement des eaux urbaines

5 Près d'une route (< 50 mètres)
6 Près d'une voie de chemin de fer

7 Décharge d'ordures

1 Industriel
2 Résidentiel
3 Beaucoup d'arbres
4 Peu d'arbres
5 Grande surface de jardins (> 450m
6 Moyenne surface de jardins
7 Faible surface de jardins (< 100 m
8 Beaucoup de buissons
9 Peu de buissons

F. Milieux aquatiques

1 Mare (moins de 50 m²)
2 Petit étang (50 - 450 m²)

3 Lac/réservoir (berges naturelles)
4 Réservoir (berges non naturelles)
5 Carrière de gravier, de sable...
6 Ruisseau (< 3m de largeur)
7 Rivière (3m < largeur < 10m)
8 Fossé inondé (< 2m de largeur)
9 Petit canal (2 - 5m de largeur)
10 Grand canal (> 5m de largeur)
11 Eaux saumâtres (salins, lagunes...)
12 Fleuve / rivière large (> 10m)

1 Non utilisé/non perturbé

2 Sports nautiques
3 Pêche à la ligne

4 Activité industrielle

5 Traitements d'eaux usées
6 Autres dérangements
7 Activité industrielle
8 Petites îles

1 Eutrophique (eau verte)
2 Oligotrophique (eau claire, peu d'algues)
3 Dystrophique (eau noire)
4 Bigarré (eau claire, beaucoup d'algues)

5 Courant faible / moyen
6 Courant fort
7 Dragué
8 Non dragué
9 Rives nues
10 Rives avec végétation

G. Rochers terrestres ou côtiers

1 Falaise
2 Eboulis, pente rocheuse
3 Pavement calcaire
4 Autres sols rocheux
5 Carrière (grimpeurs, promeneurs...)
6 Mine / abîme / terril
7 Grotte

1 Montagne
2 Pas en montagne
3 Bord de mer (mousses, lichens...)
4 Fort dérangement par l'homme

1 Roche nue
2 Végétation basse présente
3 Graminées présentes
4 Buissons présents

Tableau 2. Correspondance entre la classification hiérarchique du STOC EPS (Tableau 1) et notre gradient en 8 classes, des habitats fermés (1) aux habitats ouverts (8)

Catégorie	Classe	Sous catégorie 1	Sous catégorie 2	Sous catégorie 3
1	A	1-3	1-4	1-11
2	A	1-3	6	1-11
3	A	1-3	5	1-11
4	B	1-7	1-9	1
5	B	1-7	1-9	2
6	C	1-11	1	1-4
	D	1-6	1	1-10
7	C	1-11	2-3	1-4
	D	1-6	2-3	1-10
8	C	1-11	4-8	1-10
	D	1-6	4-8	1-10

Données paysagères Corine Landcover en lien avec le STOC EPS

L'habitat à l'échelle du carré STOC EPS de 4 km² est quantifié à partir des données de la base CORINE LANDCOVER (disponible en ligne à <http://www.stats.environnement.developpement-durable.gouv.fr/bases-de-donnees/occupation-des-sols-corine-land-cover.html>, Bossard *et al.*, 2000). Cette base fournit le type d'utilisation des sols en tout point du territoire français et à une résolution de 25 ha. Des regroupements de codes ont été effectués lors de l'extraction des données en fonction des questions posées et du nombre de carrés disponibles pour chaque type d'utilisation des sols (Tableau. 3).

Tableau 3. Correspondance entre les codes de la base CORINE LANDCOVER et les variables de paysage utilisées

Variable	Codes CORINE associés
espaces artificialisés	111/112/121/122/123/124/131/132/133/141/142
espaces agricoles (excluant les prairies)	211/212/213/221/222/223/241/242/243/244
espaces aquatiques	411/412/421/422/423/511/512/521/522/523
prairies et pâturages	321/231
forêts feuillues	311
forêts de conifères	312
forêts mixtes	313
espaces ouverts (sans végétation)	331/332/333/334/335
espaces arbustifs	322/323/324

Données Perche-ONF

Une cartographie de la structure et de la composition des habitats a été réalisée sur la base d'une cartographie fournie par l'Office National des Forêts et complétée/modifiée à l'aide des photographies aériennes géoréférencées datant de 2001 sur l'ensemble des zones d'études et leur périphérie jusqu'à 500 m (opérateurs : ONF, M. Thiberville, A. Villemey). Les variables retenues (Tableau 4) ont été quantifiées à 3 échelles différentes (100, 250 et 500 m autour de chaque point d'écoute), dans l'objectif d'une quantification multi-échelle de l'effet des paramètres d'habitat et de paysage forestiers sur l'avifaune (Villemey, 2010). Dans le cadre des analyses présentées ici, seule l'échelle 100 m a été exploitée.

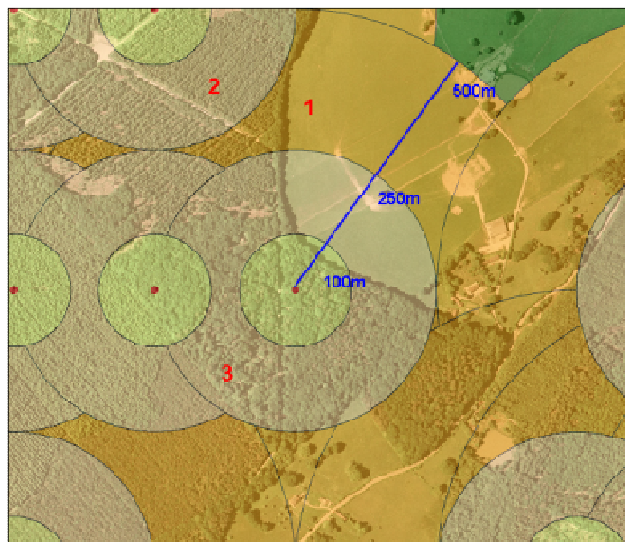


Figure 1. Point d'écoute et disques de 100, 250 et 500m pour la quantification du paysage local. Les trois principaux types d'éléments linéaires sont indiqués: (1) lisière extérieure (2) route (3) lisière interne sans route.

Tableau 4. Description des variables utilisées dans les analyses. A l'exception des mesures de distances, les autres variables ont été mesurées dans des rayons de 100, 250 ou 500 m autour de chaque point d'écoute..

Variable	Description	Unité
Mélange	Proportion de couverture feuillue / couverture totale arborée	%
Structure dominante	Structure de peuplement couvrant la plus grande surface (5 niveaux)	sol (terre nue ou couvert herbacé)
		basse (buissons)
		moyenne-basse (jeunes arbres)
		moyenne-haute (peuplement d'âge moyen)
		haute (peuplement mature)
Diversité des structures	Indice de Shannon sur les aires couvertes par chaque type de structure	-
Longueur des lisières internes	Longueur totale d'éléments linéaires non routiers	m
Longueur des routes	Longueur totale de routes et pistes	m
Longueur des éléments linéaires	Longueur totale d'éléments linéaires tous types confondus	m
Distance à la lisière interne	Distance au plus proche élément linéaire	m
Distance à la lisière externe	Distance à la plus proche limite de massif	m

Travaux complémentaires

Cette annexe présente, de manière synthétique, les résultats du suivi d'un dispositif de terrain basé sur un gradient de composition forestière

Avant-propos

Les résultats présentés dans cette annexe concernent une étude basée sur un dispositif de points d'écoute et de nichoirs, menée de 2009 à 2011. La dernière saison de terrain s'étant achevée peu avant la rédaction de ce manuscrit, je n'ai à cette date pas le recul nécessaire pour intégrer pleinement les questions et données associées à la réflexion qui constitue le corps de ma thèse. Néanmoins, estimant que les résultats obtenus dans le cadre de ce dispositif de terrain sont susceptibles de contribuer aux perspectives d'ouverture de plusieurs de mes conclusions principales, j'ai choisi d'y consacrer une annexe, qui inclut (i) la justification et l'énoncé des questions posées, (ii) une description des protocoles mis en œuvre, (iii) un manuscrit d'article concernant les résultats issus de l'échantillonnage par point d'écoute (Manuscrit n°6, en préparation), (iv) des résultats préliminaires concernant les résultats issus du dispositif de nichoirs, et (v) une brève discussion des implications de ce protocole dans le contexte du cadre principal de cette thèse. Les références citées sont listées dans la bibliographie principale du manuscrit.

Introduction

Les gradients d'habitats constituent des filtres qui ségrègent les espèces (voire, les individus) à fines échelles spatiales, et ainsi, contribuent aux règles d'assemblage des communautés locales (Keddy, 1992). Comprendre les processus qui les sous-tendent nécessite de dépasser des descripteurs taxonomiques et quantifier la variation fonctionnelle des communautés. J'ai largement discuté ce point dans le manuscrit principal, et suggéré que les jeux de données à grande échelle ne permettent que rarement de l'aborder en profondeur du fait de leur résolution et des méthodes d'échantillonnage. Il convient donc de se tourner vers des protocoles plus standardisés, basés sur des hypothèses de travail explicites, fût-ce au coût de la quantité de données.

La répartition des espèces sur un gradient d'habitat dépend principalement de l'adéquation entre leur niche fonctionnelle et la variation qualitative et quantitative des ressources disponibles. En l'absence de forte pression de compétition pour une ressource particulière, on peut donc s'attendre à ce que les communautés locales

soient constituées d'espèces fonctionnellement similaires (Mouillot *et al.*, 2007; Lepš *et al.*, 2011). De cette hypothèse très générale, on peut tirer les trois prédictions testées dans le Manuscrit 6:

- les communautés avifaunistiques sont taxonomiquement plus riches, plus spécialisées et plus productives dans les habitats où la ressource alimentaire est la plus abondante,
- le turn-over compositionnel des communautés le long d'un gradient d'habitat qui implique une variation directionnelle de ressource trophique, est directement lié à la préférence alimentaire des espèces,
- les espèces d'oiseaux s'assemblent en fonction de l'adéquation entre la phénologie de leur reproduction et le(s) pic(s) de disponibilité de la ressource alimentaire dans chaque habitat.

Nous avons donc tenté, à partir de ces prédictions, de comprendre les filtres fonctionnels qui sous-tendent l'assemblage des communautés d'oiseaux le long d'un gradient de composition forestière. Le choix de la forêt comme écosystème d'intérêt est essentiellement contextuel, et nous n'y reviendrons pas. Le gradient particulier qui nous intéresse est cependant plus stratégique. Les jeunes passereaux de forêts tempérées sont essentiellement nourris d'insectes herbivores avant leur émancipation (Cramp & Simmons, 1977; Newton, 1998), dont la disponibilité varie en fonction de la composition du peuplement arboré (plus que de sa structure, Moore *et al.*, 1991; Hino *et al.*, 2002). D'autre part, le débourrement des feuilles décidues est plus précoce que celui des conifères (cette différence est en particulier observée entre chênes et pins, qui constituent les peuplements dominants sur notre région d'étude, Lebourgeois *et al.*, 2006). Ainsi, le pic de ressources alimentaires nécessaires au succès de la reproduction des passereaux, et en particulier celui des chenilles de lépidoptères (principale alimentation des jeunes passereaux, en particulier des Mésanges: Cramp & Simmons, 1977; Perrins, 1991; Banbura *et al.*, 1999; Verboven *et al.*, 2001), est susceptible d'être décalé entre des peuplements composés essentiellement d'espèces décidues ou de conifères. Un gradient de

composition forestière lié au mélange décidus-conifères est donc parfaitement approprié au test des hypothèses proposées (Van Balen, 1973).

Le raisonnement développé dans le Manuscrit 6 correspond à étudier le turn-over de traits fonctionnels le long d'un gradient, sans tenir compte de l'influence des variations intraspécifiques, liées soit à la plasticité phénotypique, soit à une variabilité génétiquement héritée dans la préférence fine pour une ressource (voir par exemple Albert *et al.*, 2010; Lepš *et al.*, 2011). L'échelle intraspécifique est toutefois une composante essentielle pour la compréhension des processus qui sous-tendent la distribution des espèces le long des gradients de ressource ou d'habitat. La présence d'une espèce dans une large gamme d'habitats ne veut en effet pas nécessairement dire que la valeur sélective des individus reste constante à travers le gradient : des populations puits peuvent élargir la niche réalisée d'une espèce au-delà des limites de sa niche fondamentale (voir Chapitre 3 et Discussion du manuscrit principal, Pulliam, 2000).

On peut approximer les variations de la valeur sélective individuelle des passereaux communs à partir de leur succès reproducteur, suivi à travers des dispositifs de nichoirs artificiels : c'est l'approche que nous avons choisi ici. Nous nous concentrons sur deux espèces abondantes en Europe de l'Ouest, et dont les écologies sont bien documentées par des études portant sur des dispositifs similaires: la Mésange charbonnière (*Parus major*) et la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*). Ces deux espèces sont connues pour être relativement généralistes en termes climatiques et de structures d'habitats, mais avec une préférence marquée pour des peuplements forestiers décidus (la M. bleue étant plus spécialiste que la M. charbonnière en termes de composition d'habitat, Van Balen, 1973; Cramp & Simmons, 1977; Perrins, 1991). Leur régime alimentaire en période de reproduction est essentiellement constitué de larves de lépidoptères (Van Balen, 1973; Perrins, 1991), les adultes étant plus généralistes (Cramp & Simmons, 1977). Espèces cavicoles, elles constituent un modèle de choix pour les études basées sur des nichoirs (pour des développements, voir par exemple Blondel, 1990; Zandt *et al.*, 1990; Dias & Blondel, 1996; Garant *et al.*, 2004; Lambrechts *et al.*, 2004).

A l'image de l'échelle interspécifique, nous partons de l'hypothèse que le succès reproducteur d'une espèce devrait dépendre de la quantité de ressource disponible dans l'habitat, et du calage entre phénologie de la reproduction et phénologie de la ressource. Partant de cette hypothèse, nous proposons deux prédictions concurrentes :

- le succès reproducteur baisse dans les habitats où la ressource alimentaire est la moins abondante et la plus décalée dans le temps par rapport à la reproduction de l'oiseau (c'est-à-dire, que les individus ne sont pas capables de compenser les variations de la qualité de leur habitat local),
- inversement, le succès reproducteur reste constant malgré une variation de la ressource, indiquant soit que l'espèce n'occupe que la gamme d'habitats dans laquelle elle est susceptible de mener à bien sa reproduction de manière optimale (dans ce cas, le taux d'occupation devrait varier le long du gradient d'habitat) ; soit que la variation de disponibilité et de phénologie de la ressource alimentaire ne la rend jamais limitante à l'échelle du gradient d'habitat considéré (ces deux premiers mécanismes n'impliquant pas de variation de la phénologie de la reproduction); soit enfin que les individus sont capables d'ajuster leur période de reproduction et la taille de leur nichée en fonction de l'habitat (auquel cas, la phénologie de la reproduction devrait suivre celle de la ressource alimentaire dominante, Nilsson & Källander, 2006).

Méthodes

Le choix du site d'étude et la description du dispositif de points d'écoute étant largement détaillés et justifiés dans le Manuscrit 6, je n'y reviens ici que sous forme d'un résumé synthétique.

➤ Site d'étude

Le massif de Lorris, Centre-Ouest de la France (144ha), géré par l'Office National des Forêts (Fig. 1). 24 parcelles (21 pour les points d'écoute suite à des coupes en 2011 non planifiées à la mise en place du dispositif) sont sélectionnées de manière à représenter un gradient de composition allant de peuplements purs de chêne (*Quercus robur* et *Quercus petraea*) à des peuplements purs de pins (*Pinus sylvestris*). Tous les peuplements sont matures (arbres d'au moins 60 ans). Les parcelles dominées par d'autres espèces végétales ou en peuplement non mature sont exclues.

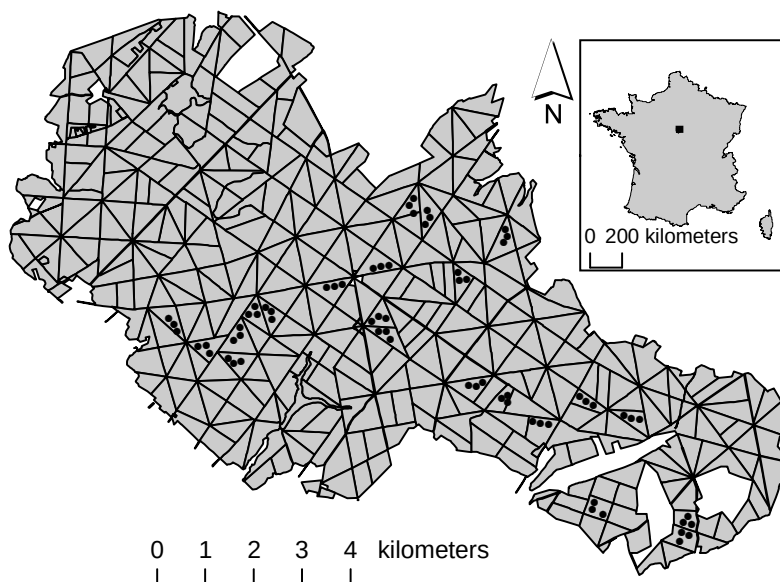


Figure 1. Localisation du dispositif et agencement spatial des parcelles suivies.

➤ **Suivi de l'avifaune**

- **points d'écoute.** Les communautés avifaunistiques ont été échantillonnées en 2010 et 2011 par points d'écoute de 70m de rayon avec mesures de distances continues (Fiche 2: Distance Sampling). Un premier échantillonnage par transects linéaires, en 2009, s'est avéré inadapté au contexte forestier, et a donc été exclu des analyses. Trois points par parcelle, localisés à plus de 200m les uns des autres et à plus de 100m d'une lisière, ont été suivis chaque saison par 3 visites de 10 min (début avril, début mai et début juin) durant lesquelles tout oiseau entendu ou vu (sauf en vol) a été identifié. Les distances observateurs-oiseaux ont été relevées par télémètre laser.
- **nichoirs.** Quatre nichoirs ont été disposés fin 2008 sur chaque parcelle, et suivis aux printemps 2009 et 2010 (le dispositif a été arrêté pour raisons logistiques en 2011). Tous les nichoirs ont été visités au moins une fois par semaine entre le 30 mars et le 30 juin (2 visites hebdomadaires ou plus pour les nichoirs occupés). Les variables mesurées et exploitées dans les analyses sont reportées dans le Tableau 1.

Tableau 1. Description des variables suivies sur le dispositif de nichoirs.

variable	fréquence de contrôle	méthode	description
occupation	hebdomadaire	observation directe	construction de nid avec au moins un œuf pondu
date de ponte	bi-hebdomadaire / hebdomadaire	observation directe ou estimée par la variation du nombre d'œufs, supposant 1 œuf pondu / 24h	date de ponte du premier œuf
taille de ponte	bi-hebdomadaire / hebdomadaire	observation directe	nombre d'œufs au début de la couvaison
date d'éclosion	bi-hebdomadaire / hebdomadaire	observation directe ou estimée à partir du stade de développement des jeunes	date de l'éclosion du jeune le plus précoce
taux d'éclosion	bi-hebdomadaire / hebdomadaire	observation directe	nombre de jeunes éclos / taille de ponte
taux d'envol	après abandon du nid	observation directe	1-(nombre de cadavres et d'œufs non éclos / taille de ponte)
prédation	bi-hebdomadaire / hebdomadaire	observation d'indices	absence d'œufs / jeunes dans un nid occupé à la visite précédente
qualité des jeunes	au quinzième jour après éclosion	mesures individuelles	longueur tarse droit ; masse individuelle

➤ **Mesure de la composition des peuplements**

La composition des peuplements autour des nichoirs et des points d'écoute est approximée par le ratio entre surface (terrière ou foliaire) d'arbres décidus et surface totale d'arbres (décidus + conifères) à l'échelle spatiale considérée (zone tampon de 70m de rayon autour d'un point d'écoute; nichoir; ou parcelle). L'échantillonnage des peuplements se base sur deux méthodes complémentaires dont les résultats s'avèrent bien corrélés (voir détails dans le Manuscrit 6):

- **échantillonnage direct sur le terrain**: mesures dendrométriques selon un protocole standardisé (Institut Forestier National, , 2004), autour de chaque nichoir,
- **classification radiométrique supervisée** basée sur des orthophotographies de l'Institut Géographique National de 2006.

➤ **Quantité et phénologie de la ressource alimentaire**

- Les passereaux forestiers (y compris la plupart des granivores) dépendent de l'entomofaune, et en particulier de chenilles, en période de nidification (Cramp & Simmons, 1977; Newton, 1998). Nous avons donc quantifié la disponibilité de cette ressource à l'aide de dispositifs de coprométrie (Liebhold & Elkinton, 1988; Zandt *et al.*, 1990; Zandt, 1994). Sur 10 parcelles occupées, seules les données provenant de 3 d'entre elles sont disponibles à la date de rédaction du fait de la lourdeur des protocoles techniques (peuplements purs de décidus et conifères, et un peuplement mélangé à approximativement 50% de conifères / décidus). Chaque dispositif en peuplement pur comprend 4 copromètres placés chacun sous un arbre différent. Le dispositif en peuplement mélangé comprend 4 copromètres placés sous 4 pins, et 4 autres placés sous 4 chênes. Les copromètres ont été relevés une fois par semaine entre le 30 mars et le 1^{er} juin 2009 (pas de suivi en 2010); les échantillons séchés, triés sous loupe binoculaire, et pesés. La

masse de fecès récoltée est considérée comme indicatrice de la quantité de chenilles disponible.

- Cette méthode ne permettant pas de quantifier avec précision la phénologie de la ressource alimentaire elle-même (à moins de dispositifs de grande envergure à échelle pluriannuelle), nous l'avons approximée à partir de celle de sa propre ressource alimentaire, les feuilles en croissance d'arbres matures. Ce paramètre serait directement exploité par les passereaux comme critère pour initier la reproduction (Nilsson & Källander, 2006). Concrètement, la date de débourrement moyenne de 35 chênes et 55 pins sélectionnés sur l'ensemble du dispositif a été calculée à partir de relevés visuels bi-hebdomadaires réalisés en 2009 et 2010. Le protocole et la méthodologie de calcul de la date du débourrement sont détaillés dans le manuscrit 6, et se basent partiellement sur un protocole développé par l'Office National des Forêts (1997).

➤ **Particularités des méthodes statistiques employées**

Les analyses reposent sur des modèles statistiques de régression linéaire mixte similaires à ceux développés et discutés dans le manuscrit principal. Les analyses portant sur les traits des communautés locales (points d'écoute) sont exhaustivement détaillées dans le Manuscrit 6 et ne nécessitent pas de compléments d'information particuliers. Précisons toutefois deux originalités :

- contrairement aux autres travaux présentés dans le manuscrit principal, la méthode de points d'écoute adoptée ici nous a permis de tenir explicitement compte de la probabilité de détection des espèces à travers des modèles de distance sampling (Fiche 2).
- L'indice de spécialisation des espèces utilisé ici est construit indépendamment de tout axe explicite de ressource ou de condition environnementale, et se base sur la composition moyenne des communautés qui entourent l'espèce focale (indice de Fridley, Fiche 1).

Ainsi, une éventuelle circularité liée au choix délibéré d'un gradient particulier de ressources est écartée. Notons cependant que l'indice de Fridley des espèces étudiées est, à échelle spécifique, bien corrélé au SSI exploité dans le Manuscrit 5 ($R^2=0.62$, $N=40$, Fig. 2).

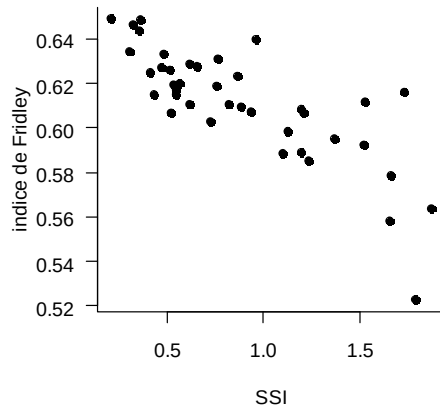


Figure 2. Relation entre indice de spécialisation basé sur la structure des habitats (SSI) et spécialisation basé sur le turn-over des communautés (indice de Fridley). Les indices variant dans des sens opposés par construction, une corrélation négative indique que les espèces spécialistes selon l'indice de Fridley sont aussi spécialistes selon le SSI.

Principaux résultats

A/ Variations de la phénologie et disponibilité de la ressource alimentaire sur le gradient

- Le gradient de composition des peuplements s'avère bien couvert par le dispositif (Fig. 3, basé sur la classification automatique).

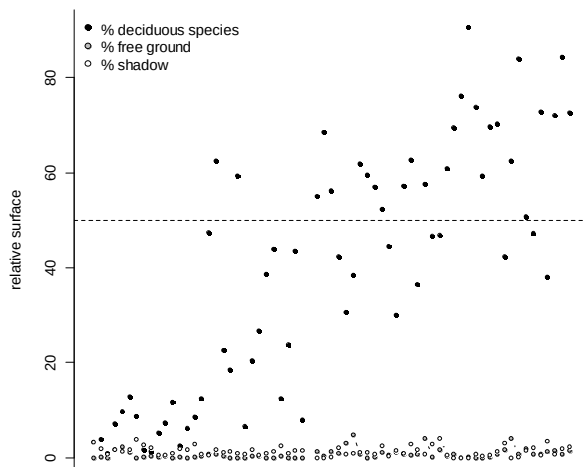


Figure 3. Répartition des points d'écoute sur le gradient de composition de forêt (points noirs, exprimée en % de surface de décidus vs surface totale occupée par des arbres), de surface de sol nu (points gris, en proportion de surface totale d'une zone de 70m de rayon autour du point) et d'ombre (points blancs, également en proportion de la surface totale). Les sites sont ordonnés sur l'axe des abscisses en fonction de leur rang sur le gradient de composition.

- Le débourrement des pins et des chênes est séparé par un intervalle de 3 semaines (Fig. 4a). La phénologie des chenilles devrait donc être décalée selon un même intervalle en fonction des peuplements, ce qui semble être le cas (relation non montrée car basée sur des résultats exploratoires trop faibles pour être réellement interprétables). La date de débourrement des chênes, ne varie pas en fonction de la composition du peuplement local (Fig. 4b), celle des pins est légèrement plus tardive dans des peuplements dominés par des chênes (coefficient de l'effet "composition" = $0.02 \pm 0.09SE$, $F_{1,55} = 6.58$, $p = 0.01$). Cette variation ne change cependant pas sensiblement le décalage entre les phénologies des deux espèces d'arbres considérées, et a donc de ce fait peu de chances de se répercuter sur les variations de phénologie des insectes (ce qui n'est toutefois pas testable avec nos données).
- La quantité de chenille diffère comme attendu le long du gradient, minimale dans les peuplements de pins, maximales dans ceux de chênes, intermédiaire en mélange (Fig. 5)

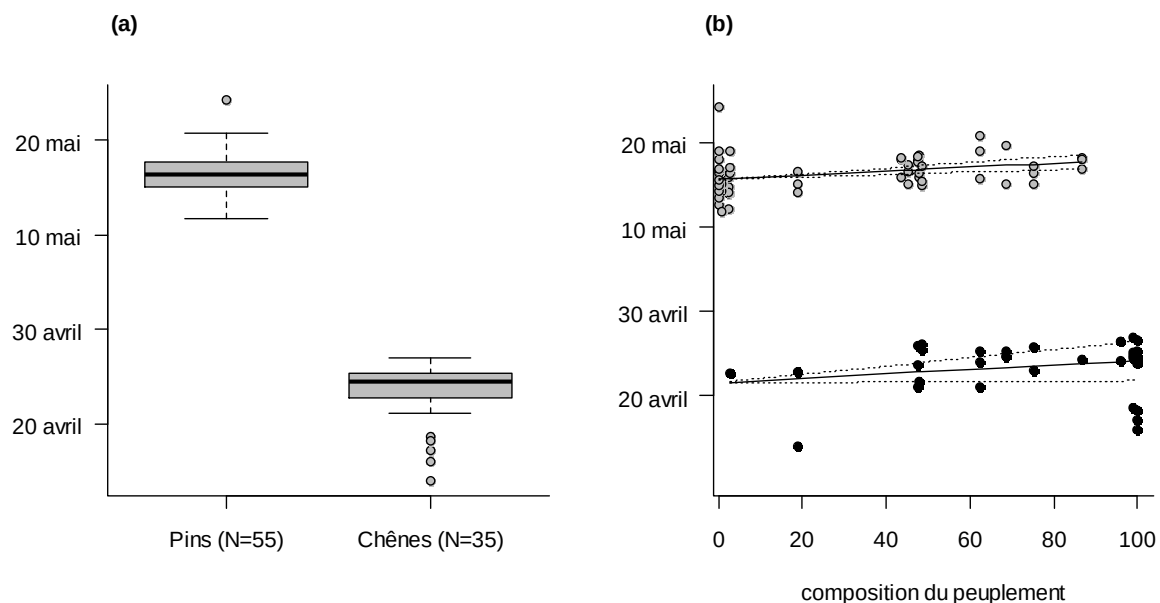


Figure 4. Dates de débourrement des pins et chênes. (a) comparaison de la date médiane et de sa variabilité (les extrémités des boîtes correspondent à $1.5 \times$ la distance interquartile) entre les deux espèces considérées; (b) variation de la date de débourrement en fonction de la position des arbres échantillonnés sur le gradient de composition (les droites de régression sont estimées à partir de modèles linéaires avec effet aléatoire "parcelle").

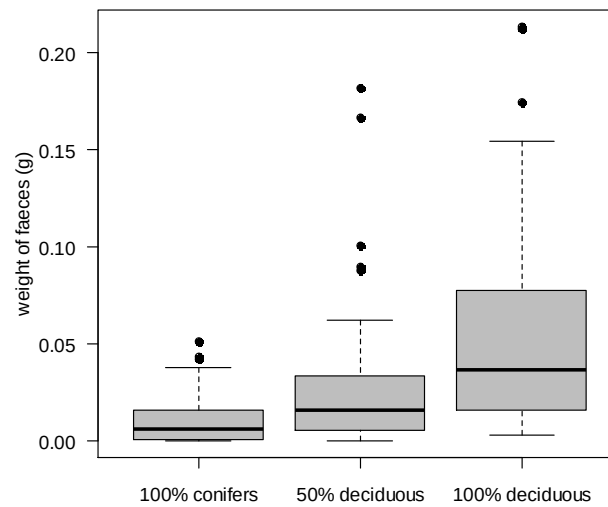


Figure 5. Variations de la quantité de chenilles disponible entre 3 compositions de peuplements.

B/ Variations de la composition fonctionnelle des communautés

- Les communautés d'oiseaux sont taxonomiquement moins diverses en conifères, mais la variation est curvilinéaire, et tend à redescendre en peuplements purs de décidus (Fig. 6a);
- La spécialisation moyenne des communautés ne varie pas sur le gradient (Fig. 6b);
- Les communautés sont composées d'une plus grande proportion d'espèces insectivores en peuplement décidus (Fig. 6c).

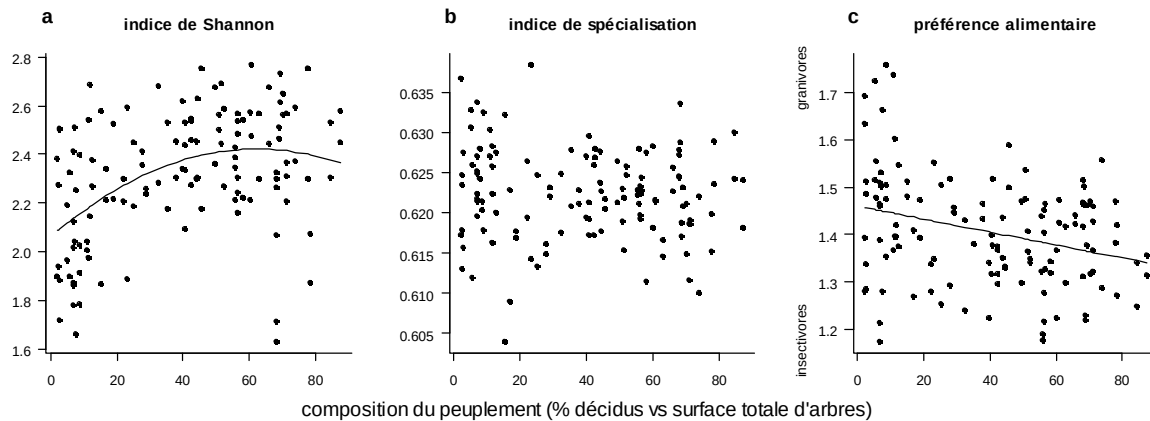


Figure 6. Variations de la composition des communautés en le long du gradient de composition des peuplements. (a) diversité taxonomique; (b) spécialisation, (c) préférence alimentaire moyenne.

- En moyenne, les espèces en peuplements de conifères se reproduisent plus tardivement que celles des peuplements décidus, en accord avec les données de phénologie des arbres (Fig. 7a)
- Le nombre de nichées par an (Fig. 7b) et le nombre d'œufs par nichée (Fig. 7c) sont plus élevés en peuplements décidus, indiquant des communautés plus productives.

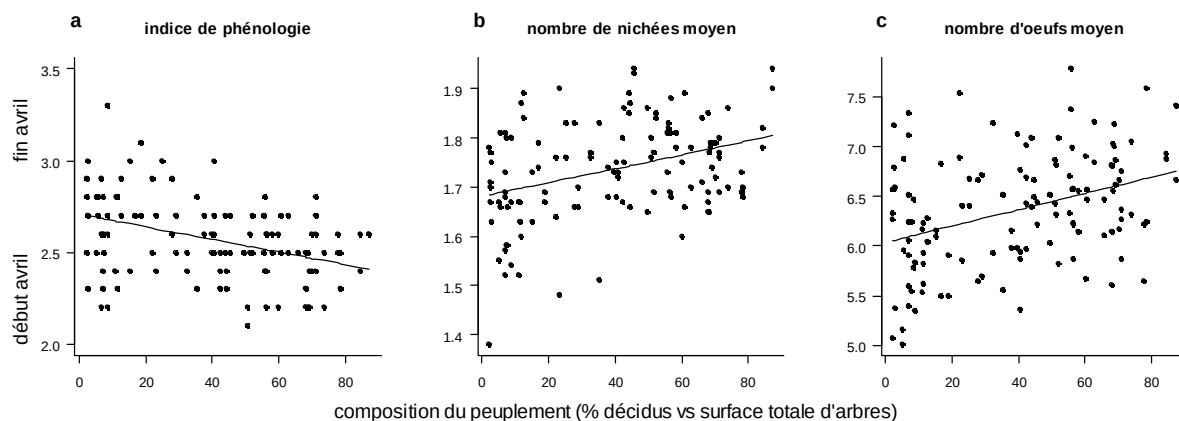


Figure 7. Variation de la composition des communautés en termes de phénologie (a) et de succès reproducteur moyen (nombre de nichées nombre de pontes ?, b; taille de ponte ? nombre d'œufs par nichée, c).

C/ Variations du succès de la reproduction à échelle intraspécifique**➤ espèces suivies**

La quasi-totalité des nidifications en nichoirs concernent des Mésanges charbonnières (*Parus major*) et bleues (*Cyanistes caeruleus*); de rares couvées non identifiées (et prédatées avant l'éclosion) ont été exclues des analyses, de même qu'une nichée de Sittelle torchepot (*Sitta europaea*) et une de Rougequeue à front blanc (*Phoenicurus phoenicurus*) (Tableau 2)

➤ taux d'occupation

- Le taux d'occupation varie fortement entre 2009 et 2010 et n'a en lui-même que peu d'intérêt au vu du peu de recul temporel dont nous disposons (voir Tab. 2, 96 nichoirs en 2009, 92 en 2010); il ne fait donc pas l'objet d'une analyse statistique ici. Cette différence entre les deux années s'explique essentiellement par une date de pose des nichoirs tardive en décembre 2008 et la présence de dispositifs anti-prédateurs non optimaux en 2009 (P. Perret, comm. pers.); néanmoins, cette différence du taux d'occupation ne semble avoir affecté ni les indices de reproduction, ni les relations entre reproduction et composition du peuplement local (d'après des analyses exploratoires non développées ici).

Tableau 2. Nombre de couvées contrôlées par an et espèce. Les premières et deuxièmes nichées sont indiquées pour information, mais ne sont pas distinguées dans les analyses. A noter que certaines nichées ont dû être exclues des analyses de succès reproducteurs et de phénologie faute de données à l'envol (prédation ou envol précoce).

année	espèce	couvée	nombre	total annuel
2009	Mésange charbonnière	1	9	9
2009	Mésange charbonnière	2	0	
2009	Mésange bleue	1	6	6
2009	Mésange bleue	1	0	
2010	Mésange charbonnière	1	30	43
2010	Mésange charbonnière	2	13	
2010	Mésange bleue	1	13	14
2010	Mésange bleue	2	1	
2010	non identifiée	1	3	5
2010	non identifiée	2	2	

- Le taux d'occupation lui-même ne varie pas le long du gradient de composition de peuplement (Fig. 8).

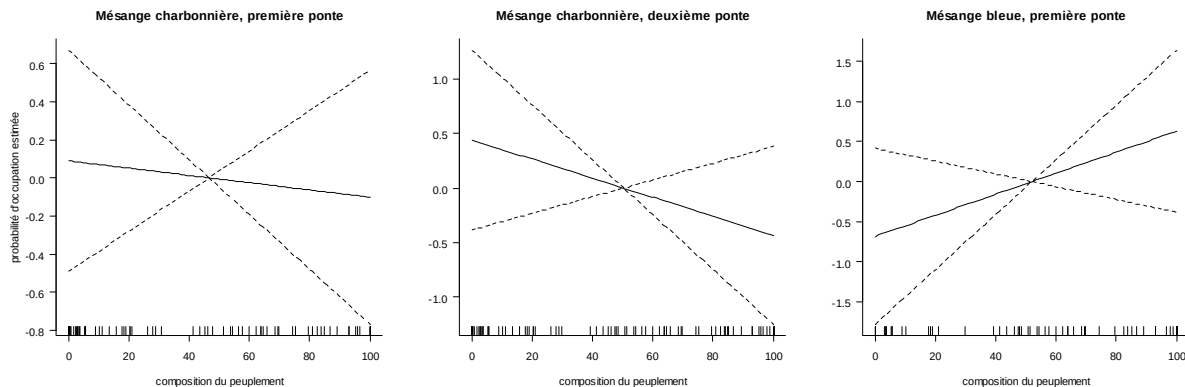


Figure 8. Effet du gradient de composition de peuplement sur le taux d'occupation des nichoirs. Les relations sont estimées par modèles binomiaux additifs mixtes, où le lissage est obtenu par des fonctions splines dont le degré de liberté est optimisé automatiquement. Pour chaque espèce, les nichoirs occupés par l'autre espèce sont exclus (et non considérés comme vides). L'axe des ordonnées est exprimé en unités relatives. Les tirets sur l'axe des abscisses indiquent la position des données.

➤ succès de la reproduction

- La taille de ponte et le succès de la reproduction ne semblent pas affectés par la composition du peuplement local (Fig. 9). Seules les données concernant la Mésange charbonnière permettent une analyse statistique qui confirme l'absence de tendance tant pour la taille de ponte (GLM de poisson avec effet année; effet de la composition: -0.02 ± 0.04 , $z = -0.440$ avec 49 degrés de liberté, $p = 0.66$) que pour le succès de la reproduction (régression linéaire avec effet année; effet de la composition: 0.007 ± 0.05 , $F_{1,49} = 0.05$, $p = 0.82$).

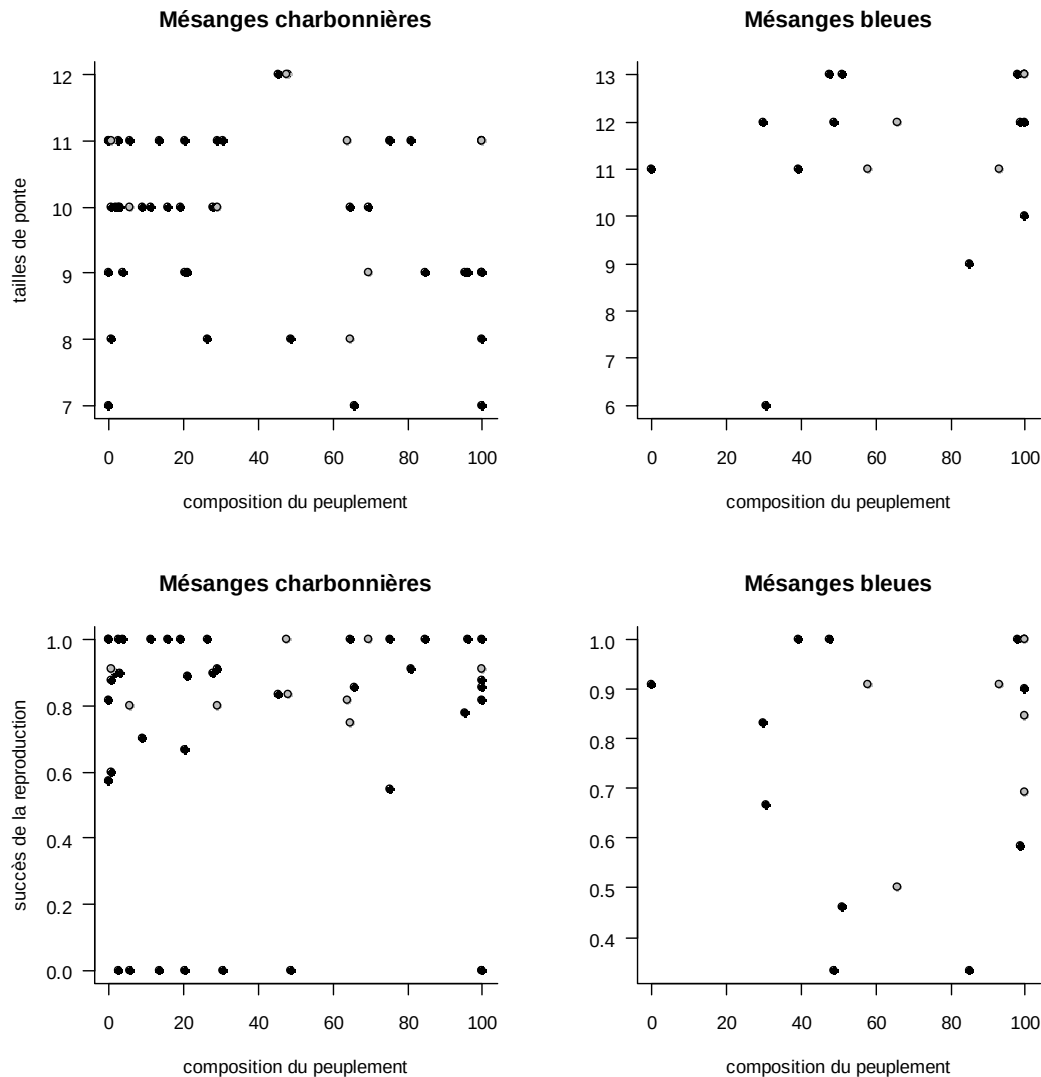


Figure 9. Variations de la taille de ponte et du succès de la reproduction (nombre de jeunes à l'envol / taille de ponte) selon la composition du peuplement local. Les points gris correspondent à l'année 2009, les points noirs, à l'année 2010.

➤ phénologie de la reproduction

Contrairement aux prédictions, la date de début de ponte est plus tardive en peuplement de décidus chez la Mésange charbonnière (Fig. 10, modèle linéaire avec effet année; effet de la composition du peuplement : 1.62 ± 0.77 , $F_{1,39}=4.63, p=0.04$). L'effet est similaire sur les dates d'éclosion (Fig.10, modèle linéaire avec effet année, effet de la composition du peuplement: 1.97 ± 0.83 , $F_{1,39}=5.70$, $p=0.02$), suggérant que les Mésanges n'ajustent pas non plus la durée de couvaison. La forte hétéroscédasticité des variables "date de ponte" et "date d'éclosion" combinée à un

faible nombre de données pourrait cependant suffire à expliquer ces résultats. La figure 9 suggère de plus que la composition du peuplement n'influe pas sur les dates de deuxièmes pontes et sur la phénologie de la reproduction de la Mésange bleue, mais le nombre de données est trop faible pour envisager une analyse statistique.

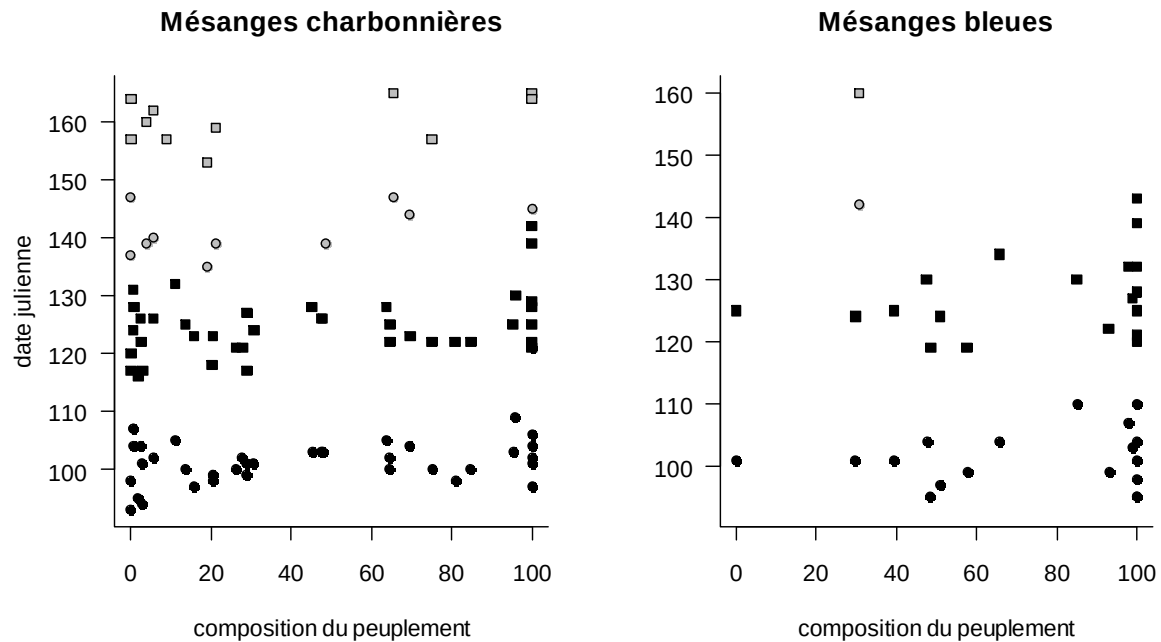


Figure 10. Variation de la date de ponte (cercles) et de la date d'envol (carrés) selon la composition du peuplement. Les points noirs correspondent aux premières nichées, les gris, aux secondes. Les deux années de suivi ne sont pas distinguées. La date est exprimée relativement au 1^{er} janvier (jour 100 = 10 avril).

➤ qualité individuelle des jeunes

L'analyse des variations de la qualité des jeunes fait appel à des modèles linéaires mixtes, prenant comme variable de réponse soit la masse de chaque jeune, soit la longueur de son tarse (moyennée sur 2 mesures), et comme variable explicative le pourcentage de surface terrière de décidus relatif à la surface terrière totale calculée à l'échelle du nichoir à partir des données de terrain. Les deux espèces suivies sont analysées séparément. Des effets aléatoires "année" et "nichoir" tiennent compte de la stratification du jeu de données. La forte variation entre années du nombre de nichées ne semble cependant pas avoir affecté les variables prises en compte (Fig. 11). La qualité des jeunes des deux espèces ne semble pas varier de manière directionnelle le long du gradient, si ce n'est une faible augmentation de la longueur

du tarse des jeunes Mésanges bleues dans les peuplements dominés par des décidus (qu'il n'est cependant pas possible de quantifier statistiquement au vu du nombre de données: Fig. 11 et Tableau 3). Cependant, chez la Mésange charbonnière, les deux paramètres mesurés semblent plus variables à l'extrémité du gradient dominé par les conifères.

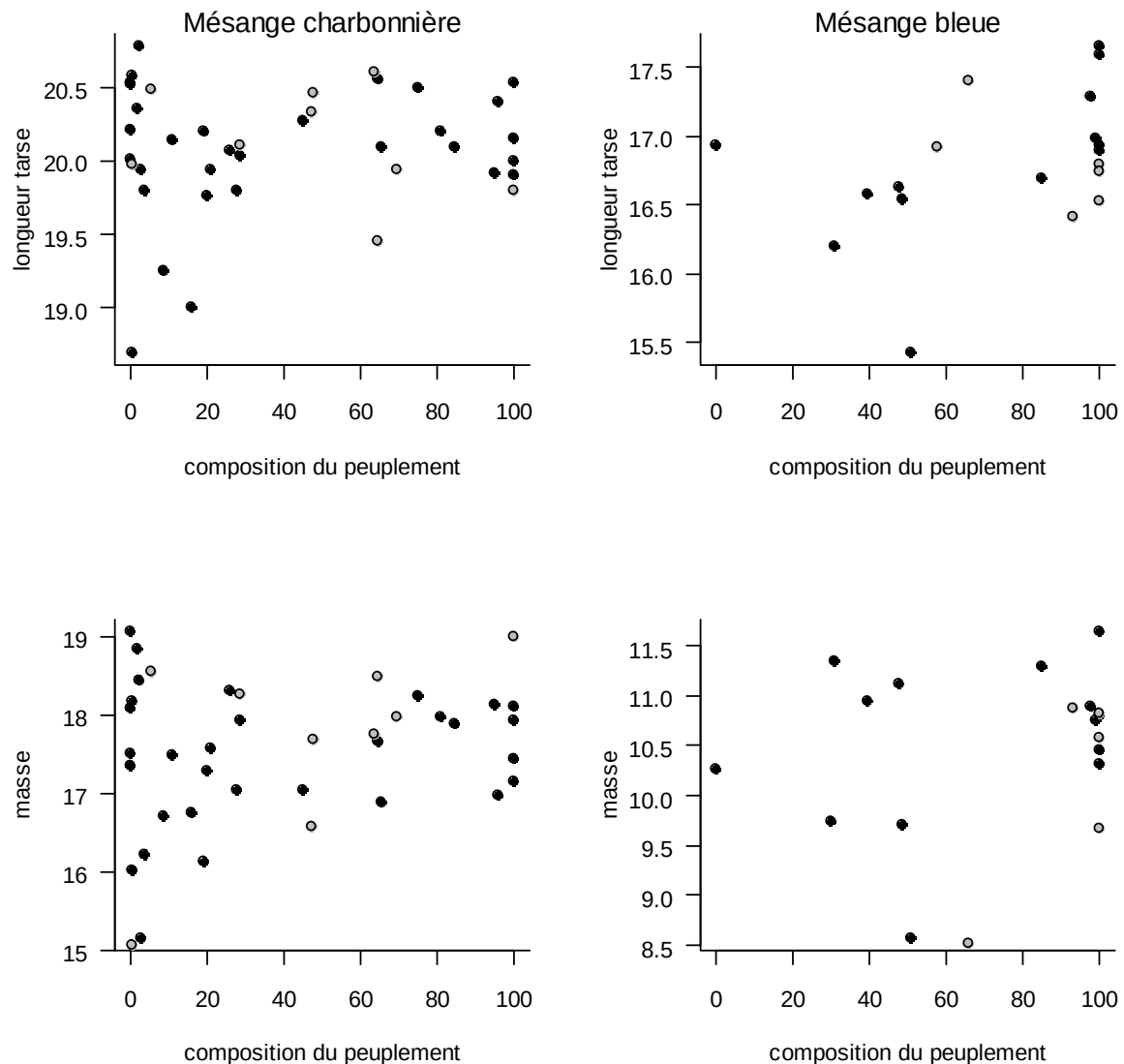


Figure 11. Variations de la qualité des jeunes (tarse et poids) selon la composition du peuplement. Les points gris correspondent à l'année 2009, les noirs, à l'année 2010. Les premières et deuxième couvées ne sont pas distinguées.

Tableau 3. Coefficients des modèles reliant la qualité des jeunes à la composition du peuplement local.

espèce	réponse	effet composition ($\pm$ SE)	degré de liberté	F	p
Mésange charbonnière	longueur tarse	0.001 $\pm$ 0.10	37	0.43	0.52
	poids	0.006 $\pm$ 0.004	37	2.73	0.11
Mésange bleue	longueur tarse	0.007 $\pm$ 0.003	17	4.3	0.05
	poids	0.008 $\pm$ 0.006	16	1.55	0.23

Éléments de discussion

Les implications des résultats concernant la variation de la composition des communautés sont discutées dans le Manuscrit 6. Nos résultats indiquent un turn-over dans la composition fonctionnelle des communautés d'oiseaux, directement lié à des variations de disponibilité et de phénologie de la ressource alimentaire principale des passereaux en période de reproduction. La variation de la productivité moyenne des communautés en fonction du niveau de ressources est particulièrement intéressante car, basée sur la productivité moyenne des espèces à large échelle (spatiale et temporelle), elle est découplée de variations intraspécifiques locales. Ce résultat suggère que des différences de stratégies reproductives existent même sur des gradients environnementaux somme toute peu contrastés, et à des échelles spatiales très fines. Notons de plus que la plupart des espèces d'oiseaux observées dans le cadre de notre dispositif, bien qu'ayant des régimes alimentaires variés à l'âge adulte, exploitent un même type de proie en saison de reproduction (Cramp & Simmons, 1977). Ainsi, les différents indices testés tendent à montrer que les communautés d'oiseaux forestiers se différencient, à fine échelle spatiale, en fonction d'adaptations aux variations du niveau et de la phénologie de la ressource alimentaire.

Etant entendu que la quantité de données fournies par les nichoirs est relativement faible et ne concerne que deux espèces parmi les 40 échantillonnées sur le dispositif, il reste possible d'en tirer quelques éléments de réflexion. Le fait que des Mésanges des deux espèces suivies aient occupé des nichoirs sur la quasi-totalité du gradient de composition suggère qu'il suffit de procurer des microhabitats (en l'occurrence, des nichoirs) pour rendre favorables (ou du moins, acceptables) des peuplements qu'elles évitent habituellement (en accord avec les résultats de Van

Balen, 1973, ce qui suggère également que la présence d'une espèce dans un habitat n'est pas directement liée à la densité de microhabitats favorables). Le taux d'occupation est cependant difficilement interprétable dans le cadre de ce dispositif, en particulier pour la Mésange bleue et les deuxièmes nichées, pour lesquelles les analyses se basent sur des données assez faibles et hétérogènes.

De plus, aucune variation du succès de la reproduction et de sa phénologie le long du gradient n'apparaît dans nos données. Cela suggère que les variations de la ressource alimentaire ne sont pas un facteur limitant pour la reproduction sur ce gradient, contrastant avec des résultats obtenus en région méditerranéenne où les différences entre niveaux et phénologie de ressources entre habitats différents impactent fortement le succès reproducteur (malgré une variation de ressource alimentaire du même ordre que celle que nous observons, Dias & Blondel, 1996; Thomas *et al.*, 2001, Philippe Perret comm. pers.). Deux interprétations sont possibles :

- d'une part, les individus nicheurs sont capables de compenser un déficit de ressource alimentaire par l'extension de leur territoire, la fréquence des apports alimentaires, ou des proies de substitutions (hypothèse privilégiée par Van Balen, 1973 sur la base d'observations directes). Cette hypothèse expliquerait la plus forte variabilité de la qualité des jeunes en conifères, pouvant résulter de l'éloignement du nid à la source d'alimentation la plus proche (il s'agit là bien sûr d'une spéculation qui nécessiterait des dispositifs expérimentaux impliquant le suivi individuel des déplacements des parents, dont la mise en œuvre doit s'envisager à plus long terme que le présent dispositif). Il est également probable que la distance minimale de 100m entre les niohirs et une lisière ne soit insuffisante pour garantir que l'habitat du niohir corresponde effectivement au territoire des individus (P. Perret, comm. pers.).
- les individus nicheurs ne perçoivent simplement pas la variation de ressource alimentaire. Le fait que la Mésange bleue, espèce spécialiste de feuillus, semble maintenir son succès reproducteur dans toute la gamme d'habitat où elle est présente, suggère l'existence de seuils de composition au-delà

desquels les individus ne tentent pas de nicher, plutôt qu'une variation graduelle du succès reproducteur entre les extrêmes du gradient.

Quel que soit le mécanisme en cause, la différence de réponses entre échelles intra- et interspécifiques suggère que le turn-over fonctionnel des communautés sur le gradient de composition forestière filtre les espèces en fonction de leur niche fondamentale, les variations intra-individuelles affectant peu le patron résultant. Par ailleurs, le généralisme d'habitat (comme dans le cas de la Mésange charbonnière) semble ne pas impliquer nécessairement d'adaptation ou de plasticité vis à vis de la phénologie des ressources dans chaque habitat. Notons qu'en contraste avec les indices de spécialisation basés sur des mesures de densités, la quantification des variations du succès reproducteur entre habitat peut être envisagée comme une mesure plus directe (car directement lié à la valeur adaptative de chaque habitat) de la largeur de niche, qui limite l'effet des populations-puits pérennisée dans des habitats défavorables par l'effet de processus de dispersion (cette question est discutée dans le texte principal). Ces conclusions ne tiennent bien sûr que sous des hypothèses fortes, en particulier que la réponse de l'ensemble des espèces qui constituent les communautés de ce dispositif est conforme à celle des deux espèces de Mésanges suivies par nichoirs. De plus, notre quantification de la ressource alimentaire repose sur l'hypothèse, directement issue du modèle d'optimal foraging, que les proies préférentielles sont systématiquement sélectionnées, ce qui ne semble partiellement pas être le cas au moins chez les Mésanges (Berec *et al.*, 2003, qui ne concerne cependant que l'alimentation d'individus adultes, souvent plus spécialisés en période de reproduction, Banbura *et al.*, 1999). Elles posent cependant des questions qui justifieraient largement une extension et d'une pérennisation de ce type de dispositif, afin de prendre explicitement en compte la composante intra-individuelle des réponses fonctionnelles aux gradients de ressource et d'habitat (Clutton-Brock & Sheldon, 2010).

Manuscripts

MANUSCRIT 1: Revisiting species' vulnerability to land-use changes through niche multidimensionality

Barnagaud, JY; Devictor, V., Jiguet, F., Archaux, F. en révision pour Diversity & Distributions

MANUSCRIT 2: Contrasted taxonomic and ecological responses of bird assemblages to landscape dynamics.

Bonthoux, S; Barnagaud, JY; Goulard, M, Balent, G. Soumis à Agriculture Ecosystems and Environment

MANUSCRIT 3: Relating habitat and climatic niches in birds.

Barnagaud, JY; Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Devictor, V., Le Viol, I., Archaux, F. en révision pour PLoS One.

MANUSCRIT 4: Do forests influence the climatic composition of bird communities? A cross scale analysis of climatic niche assembly along gradients of habitat structure and composition.

Barnagaud, JY., Barbaro, L., Jiguet, F., Barbet-Massin, M., Archaux, F. Soumis à Journal of Biogeography

MANUSCRIT 5: When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization.

Barnagaud JY, Devictor V, Jiguet F, Archaux F. 2011. Global Ecology and Biogeography 20: 630-640.

MANUSCRIT 6: Food-mediated effects of forest composition on the diversity, phenology and productivity of bird communities.

Barnagaud, JY & Archaux, F. en préparation.

Revisiting species' vulnerability to land-use changes through niche multidimensionality

Authors:

Barnagaud, Jean-Yves (1)

Devictor, Vincent (2)

Jiguet, Frédéric (3)

Archaux, Frédéric (1)

Affiliations:

(1) Cemagref, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson, France

(2) Institut des Sciences de l'Evolution, UMR CNRS-UM2 5554, Université Montpellier 2,
Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier, France.

(3) Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, Centre de
Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, CP 51, 55 rue Buffon, 75005 Paris,
France

Corresponding author

Barnagaud, J.Y., Cemagref, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson;

Tel: +0033238950357; electronic mail: jean-yves.barnagaud@cemagref.fr

Running title

Niche multidimensionality and bird trends

SUMMARY

Aim. The explicit recognition of niche multidimensionality is an essential, yet often overlooked step towards a process-based understanding of species vulnerability to global changes. We investigate the link between species niche characteristics and their large-scale population trends by testing predictions on (i) between-niche axis heterogeneities in habitat specialisation, (ii) patterns of species segregation according to their position and specialisation on well-defined habitat niche axes, and (iii) the effect of accounting for both between- and within-axis multidimensionality in the habitat niche in the explanation of species' trends.

Location. France

Methods. We exploited data from the French Breeding Bird Survey, a long-term citizen-science program monitoring common birds' abundances on more than 700 locations. Using remote-sensing landscape data and a multivariate niche analysis, we computed the positions and specialisations of 72 species along three axes of the habitat niche (habitat composition, habitat heterogeneity, and urbanisation). We analyzed the segregation of species within and between niche axes through a linear modelling framework, accounting for phylogenetic autocorrelation.

Results. Specialisations for habitat composition and heterogeneity were positively related, but both were unrelated to specialisation to urbanisation. Position-specialisation relationships differed according to the axis considered. Population trends were best explained by positions on the habitat composition axis and to a lesser extent by specialisation to habitat composition or urbanisation.

Main conclusions. Disentangling and relating axes of the realised ecological niche revealed patterns of segregation in European bird species consistent with predictions from macroecological theories and recent extinction filters. Our between- and within-niche axis

analyses allowed finer inferences about the segregation of species according to ecological gradients, and differentiated intrinsic drivers of species trends. These results emphasize the relevance of accounting for multidimensionality in niche-based analyses of species responses to global changes.

Key words

Bird trends, Land use changes, Landscape gradients, Niche Breadth, Niche Position, Outlying Mean Index.

1 (A) INTRODUCTION

2
3 Among human-driven global changes, habitat alteration has been identified as one of the most
4 pressing threats to biodiversity (Fischer and Lindenmayer 2007; Webb, Noble et al. 2007).
5 Two co-occurring processes, habitat fragmentation and habitat loss, are known to cause biotic
6 impoverishment (Haila 2002; Fahrig 2003) and particularly to drive the replacement of
7 specialist species by a few generalists because of the latter's greater ability to thrive in altered
8 or fragmented landscapes (Mc Kinney and Lockwood 1999). Some authors have therefore
9 identified a "specialist" syndrome, where specialisation *per se* is regarded as a vulnerability
10 trait in relation to global changes (Devictor and Robert 2009; Clavel, Julliard et al. 2011). In
11 this respect, specialisation has been related to species decline in various taxa, including birds
12 (Julliard, Jiguet et al. 2004), insects (Warren, Hill et al. 2001) or trees (Condit, Hubbell et al.
13 1996).

14
15 Specialisation is traditionally defined as the extent to which a species can depart from its
16 mean niche position along one or several resource gradients (Pandit, Kolasa et al. 2009;
17 Devictor, Clavel et al. 2010). In practice, specialisation metrics provide an operational way of
18 quantifying the degree to which a given species may cope with a change in the environmental
19 conditions or resources on which it relies and is adapted to (Entling, Schmidt et al. 2007;
20 Clavero and Brotons 2010). Defined as such, specialisation depends on the environmental or
21 resource gradient of interest, that is, the niche axis considered (*sensu* Grinnell 1914). Most
22 often however, authors refer to specialisation in a more holistic way, without clearly
23 expliciting the underlying niche axes. Some specialisation metrics are even designed to be
24 independent from any particular resource gradient (Julliard, Clavel et al. 2006; Fridley,
25 Vandermaast et al. 2007), and thus are integrative measures of species' niche breadth. This

1 approach is legitimate according to Brown's (1984) niche breadth hypothesis which assumes
2 that species should be consistently either generalists or specialists in all their leading niche
3 axes. However, it contrasts with the hypothesis that the cost of specialisation should be
4 traded-off across niche axes, such as species specialised along a given axis tend to be
5 generalists along other axes (Futuyma and Moreno 1988).

6
7 Moreover, the resource-based definition of specialisation (as used in the classical Grinnellian
8 niche theory, Grinnell 1914; Devictor, Clavel et al. 2010) assumes that specialisation is
9 relative to a given position on the very particular niche axis considered (Fig.1). As such,
10 specialisation is not informative per se, as it carries no information about potential
11 heterogeneities across positions within an axis, and across axes. Asking to which resource a
12 species is specialised therefore implies both niche multidimensionality (on which axis is a
13 species specialised?), and a within-axis heterogeneity (to which position is a species
14 specialised on the axis considered?). Acknowledging such multidimensionality of the niche
15 can help to formalise the idea that while different species with similar levels of sensitivity to
16 environmental changes may be expected to respond similarly to a directional change in a
17 resource level or distribution (Julliard, Jiguet et al. 2004; Gregory, Willis et al. 2009), the
18 causes and degree of each species' response may differ according to the species' niche
19 position.

20
21 The ecological niche has received growing attention as a way to account for functional and
22 evolutionary relationships between species in conservation biogeography (Wiens and Graham
23 2005; Ladle and Whittaker 2011). Beyond debating its definition, how the ecological niche is
24 viewed and quantified operationally has strong implications in species-resource analyses at
25 large-scales (Soberon 2007). Hutchinson 's (1957) view of the niche, which involves not only

resource axes, but also environmental conditions, makes it possible to explicitly address the multidimensionality of species' segregation according to habitat composition. Based on this habitat niche concept, various studies have addressed the response of various taxa to habitat-level alterations by applying specialisation indices based on mixtures of patch-level (local habitat composition, vegetation structure) and landscape-level (fragmentation, extent of cultivated areas or forest, hedges) parameters (e.g. Devictor, Julliard et al. 2008). Negative population trends have subsequently been associated with high levels of habitat specialisation, in particular in farmland birds (Gregory, Van Strien et al. 2005). Such conclusions are useful when seeking efficient predictors of population trends at a large scale (e.g., when building continental-level indicators), but are less informative of fine-scale drivers of species trends (Clavero and Brotons 2010). For instance, heterogeneity in species-specific responses to habitat loss and fragmentation (Fahrig 2003) could be explained by contrasts in the species' relative specialisation levels regarding positions on habitat configuration and composition axes. Making the multidimensionality of the habitat niche more explicit thus appears an unavoidable further step towards a process-based explanation of population trends (Colles, Liow et al. 2009).

Investigation of relationships between species dynamics and habitat niche characteristics is particularly relevant in birds facing habitat changes. Habitat loss driven by shifts in vegetation structure in temperate regions (Benton, Vickery et al. 2003) should impact birds according to their position and specialisation on a gradient of landscape composition (Drapeau, Leduc et al. 2000). Habitat fragmentation alters connectivity between patches of similar habitat and generates landscape heterogeneity, which should impact species differently according to their preferences in terms of habitat configuration (Fischer and Lindenmayer 2007). Finally, changes in the extent of human settlements have been

1 recognized as an important driver of the large-scale dynamics of populations and communities
2 (McKinney 2002). Therefore, species responses to the effects of different landscape-level
3 habitat parameters have to be clearly identified and disentangled because each type of
4 response could have its own implication in conservation and management (Fahrig 2003;
5 Smith, Koper et al. 2009; Mortelliti, Fagiani et al. 2010).

6
7 In this study, we quantified the relationships between three axes of the habitat niche that are
8 linked to human land use (landscape composition, configuration and urbanisation), and
9 identified which of these axes could best predict the population trends of common bird
10 species surveyed by the French Breeding Bird Survey (FBBS). We used a three-step
11 approach. We first tested whether specialisations along several axes of the ecological niche
12 were correlated positively, as predicted by Brown (1984), or negatively, as predicted by the
13 trade-off hypothesis (Futuyma and Moreno 1988). Secondly, we explored the relationships
14 between positions and specialisations within each niche axis for 72 bird species. Because
15 landscape homogenisation due to human activities results in reduced resource diversity and
16 availability, we expected that most species would tend to be more specialised in
17 heterogeneous landscapes than in homogeneous ones. Moreover, following the hypothesis
18 that specialists occur at the extremes of resource gradients (Wilson and Yoshimura 1994), we
19 expected to find more specialised species at each end of the urbanisation and landscape
20 composition axes. Finally, we tested whether accounting for multidimensionality between
21 axes (different specialisation measurements for different niche axes) and within axes
22 (accounting for both positions and specialisations) could provide new insights on mid-term
23 species population trends (2002-2008).

(A) METHODS

(B) Bird data

We used bird monitoring data from the French Breeding Bird Survey (FBBS, Jiguet, Devictor et al. in press), a long-term standardised program in which volunteers count breeding birds annually at fixed plots. We restricted the computation of habitat niche indices to the year 2006, in which the required landscape data were available. Each plot is a 2×2 km square, randomly chosen within a 10-km radius from a location provided by a volunteer. Inside each plot, the observer locates 10 point counts so that birds are sampled with respect to the diversity of habitats represented in the plot. The same observer surveys each point twice a year in 5-minute sessions during which all birds seen or heard, excluding flyovers, are recorded within a 100-m radius. Counts are always performed within an interval of four to six weeks around May 8th, allowing observers to sample early-singing sedentary species as well as late migrants. We excluded raptors, waders and wetland-associated passerines because the sampling design was not fully suitable to monitor these species. We also removed species present on less than 5 per cent of the plots, because we considered them too rare within the FBBS scheme to allow us to make any meaningful estimation of their niche indices. Our final species sample consisted in the 72 species (listed in Appendix S1). To obtain the density of a species within a plot while limiting the risk of under-estimating the point-level density due to species breeding phenology, we retained the maximum count of individuals over the two sampling occasions at each of the 10 points. The density of each species in a given plot was averaged over the 10 point counts to match the resolution of the landscape data.

(B) Landscape data

We extracted landscape data from the public data base CORINE – Landcover (Bossard, Feranec et al. 2000), which provides information on land use, landscape structure and composition at a resolution of 25ha at any point in the French territory. As the data base provides a high number of compositional variables which are not always relevant for large-scale habitat-species relationship studies, we grouped the CORINE habitat types into five categories (artificial areas, agricultural fields, meadows and grasslands, bushy areas, forest), and extracted the total area of each category from each plot using ArcInfo 9.3. Landscape configuration within the 4-km² plots was described through the number of distinct habitat patches and coefficient of variation (SD / mean) of patch areas within a plot. Additionally, we calculated patch compositional diversity according to the Shannon-Wiener index, a relative measure of the number of distinct classes of habitat in 4-km² plots, weighted by the total area occupied by each class (Botequilha Leitao, Miller et al. 2006). The data used for the computation of species niche parameters included 724 FBBS plots (mapped in Fig.1). The mean, range, and standard deviation of each landscape variable considered are presented in Table 1.

(B) Measuring landscape gradients and species niche

We used the Outlying Mean Index analysis (OMI, Doledec, Chessel et al. 2000) to compute species positions and specialisations along independent principal component axes. Like other multivariate methods, the OMI allows estimating niche parameters without spoiling the continuous nature of the resource gradients, while simultaneously accounting for between-species differences in sampling site numbers (Doledec, Chessel et al. 2000; Gregory and

1 Gaston 2000; Calenge and Basille 2008). Using a site-habitat and a site-species matrix, the
2 OMI computes orthogonal axes according to the habitat variables considered and the relative
3 ability of each variable to explain species distribution.

4
5 Most calculations of habitat position based on multivariate statistics or linear regressions
6 assume that species respond linearly to the resource gradients considered (Terbraak and
7 Verdonschot 1995). Interestingly, the OMI makes no such assumption about the shape of
8 species response to the gradients (Doledec, Chessel et al. 2000). This feature is of major
9 interest to avoid confusions between specialists of intermediate habitat positions and
10 generalists (Clavero and Brotons 2010). An additional issue with position-specialisation
11 analyses is that rare species sometimes occupy narrow niches and are therefore classified as
12 specialists, while common species may be shown as generalists only because they exploit
13 more common widespread resources (Gregory and Gaston 2000). Hence, as common
14 widespread species are more likely to be present in a high number of sites; their specialisation
15 level could be underestimated because of sampling effect alone. The OMI accounts for this
16 issue by giving equal weights to plots with different levels of species richness (Doledec,
17 Chessel et al. 2000).

18
19 The OMI calculates a species' average position along each principal component axis
20 considered. We measured specialisation as $-1 \times$ the analytical variance of this position.
21 Consequently, each species had as many continuous measurements for both niche position
22 and specialisation as there were principal components retained in the OMI. Positions and
23 specialisation were scaled (mean = 0, SD = 1) to increase their interpretability in statistical
24 models (Schiellzeth 2010).

(B) Species population trends

Among the 1,338 FBBS plots available between 2002 and 2008, all those surveyed at least three years were retained for the computation of population trends (N = 767). Because of this condition, 79 among the 724 plots of the niche analyses did not contribute to the computation of trends. In order to limit biases caused by zero-inflation of data and by areas of species' absence, population trends were estimated from the plots where a species had been detected at least one year between 2002 and 2008. We built a generalized linear model for each species, with the count of individuals in a plot as the response variable and year as a fixed continuous explanatory variable, assuming a Poisson distribution with a log-link. The slope of the year effect was taken as the estimate of the population trend (λ). Between-year variability in plot numbers was accounted for by adding a plot random effect to the intercept of the model and to the slope of the year effect.

(B) Statistical analyses

(C) Relating specialisations across niche axes

We first tested for a positive correlation between the axes of the ecological niche by relating the specialisations measured along the OMI axes two –by two, using linear models:

$$S_{i,j} = \beta + \alpha_k \times S_{i,k} + \varepsilon \quad (1)$$

Where $S_{i,j}$ is the specialisation of species i measured on axis j ; $S_{i,k}$ is the specialisation of the same species measured on axis k ($k \neq j$); α_k is the coefficient associated to $S_{i,k}$; and β and ε are respectively the intercept and error term of the model.

Species that share long evolutionary histories are likely to exhibit higher levels of similarity than more distant ones, potentially blurring the coefficients and test results in multi-species models that relate ecological traits (Bohning-Gaese and Oberrath 1999; Freckleton, Harvey et al. 2002). We accounted for such influence by performing generalized least square regressions (GLS) accounting for species' phylogeny in the correlation matrix of the model. We specified a Grafen correlation structure (Grafen 1989) depending on a phylogenetic tree (Appendix S2) derived from the classification proposed by Sibley & Ahlquist (1990) updated by Möller (2006), and computed with the ape library in the R software (Paradis 2006). This model involves an estimation of the relative effect of phylogenetic relatedness on the estimation of model parameters (given by the coefficient ρ which varies between 0 and 1) (Grafen 1989). We also performed ordinary least square linear regressions (OLS) to measure the proportion of deviance explained by our models, as no method is currently available to test the fit of GLS models.

(C) Position-specialisation relationships within axes

Our second step aimed to identify patterns of relationships between position and specialisation within niche axes, which could provide insights on the processes underlying species' response to habitat gradients. We therefore performed GLS (and associated OLS) relating specialisation $S_{i,k}$ to position $P_{i,k}$ on each k axis of the OMI. We added a quadratic term to account for potential non linearities:

$$S_{i,k} = \beta + \sum (\alpha \times P_{i,k} + \gamma \times P_{i,k}^2) + \varepsilon \quad (2)$$

1 (C) Trend analysis

2
3 Our last step was to test whether within and between-axis heterogeneity in species
4 specialisation impact their population trends. We used separate GLS models to relate
5 population trends to an additive function of position and specialisation on each axis of the
6 OMI. For each axis, the equation was:

$$7 \lambda_i = \beta + \sum (\alpha \times P_i + \gamma \times S_i) + \varepsilon$$

8 We also built separate models for position and specialisation for each axis.

9
10 We compared models within and between axes on the basis of Akaike's Information Criterion
11 corrected for small samples (AICc, Burnham and Anderson 2002) and percentage of
12 explained deviance (from OLS). We also built a null model (intercept only) to ensure that our
13 niche-based models explained the variation in species trends better than chance.

15 (A) RESULTS

17 (B) Landscape gradients

18
19 We retained the first three components of the OMI, which explained 91.6% of the total
20 variance. The contribution of each landscape variable to each of these components is provided
21 in Table 1. The first axis opposed urbanised areas and farmlands to forests, which we
22 interpreted as a gradient of tree amount, related for many birds (either negatively or
23 positively, according to species) to the availability of breeding and foraging habitats. Hence,
24 we refer to this component as an axis of habitat composition which distinguished between
25 open-land and forest species. The second axis ran from agriculture-dominated homogeneous

1 areas to heterogeneous artificialized areas, and thus constituted an axis of urbanisation to
2 separate urban avoiders from species closely related to human settlements. The last axis had a
3 less straightforward interpretation, as it ran from heterogeneous habitats dominated by
4 grasslands and meadows to compositionally homogeneous human-impacted areas. However,
5 it tended to separate species that prefer diversified pastoral landscapes (with high length of
6 hedges, although this data was unavailable through CORINE) from species living in
7 disturbed, homogeneous habitats. We therefore refer to this last component as a habitat
8 configuration axis.

10 **(B) Relationships between specialisations**

12 Specialisation on the urbanisation axis was negatively related to specialisation to habitat
13 composition (slope of specialisation to composition = $-0.42 \pm 0.11 \text{SE}$, $F_{1,72} = 14.1$, $p < 0.001$,
14 OLS explained deviance = 19.3%, Fig. 3a), but not to habitat configuration (slope =
15 $0.19 \pm 0.12 \text{SE}$, $F_{1,72} = 2.63$, $p = 0.10$, OLS explained deviance = 4.0%, Fig. 3b). Specialists on
16 the habitat composition axis were also specialists on the habitat configuration axis (slope of
17 specialisation to composition = 0.46 ± 0.11 , $F_{1,72} = 16.79$, $p < 0.001$, OLS explained deviance =
18 19.2 Fig. 3c). Phylogenetic relatedness between species did not affect these results
19 ($0.03 < p < 0.06$).

21 **(B) Relationship between positions and specialisations**

23 Species segregated most according to the axis of habitat composition. Open-land species were
24 more specialised to their average position than most tree-dependent species (slope of the
25 effect of position on specialisation = $0.92 \pm 0.09 \text{SE}$, $F_{1,72} = 74.32$, $p < 0.001$, Fig. 4a), with the

exception of a few extreme forest species (quadratic term = 0.26 ± 0.05 , $F_{1,72} = 20.99$, $p < 0.0001$). This relationship was unaffected by phylogenetic relatedness ($\rho = 0.09$) and explained 61.3% of the total deviance (OLS regression).

The relationship between specialisation and position on the urbanisation axis was impaired by high variability (Fig. 4b). In particular, five farmland species (*Alauda arvensis*, *Carduelis cannabina*, *Corvus frugilegus*, *Coturnix coturnix* and *Motacilla flava*) departed markedly from the general pattern. Once these species were discarded, a quadratic relationship appeared, showing that both extreme urban avoiders and human-adapted species were more specialised than those in middle positions (effect of position = -0.38 ± 0.14 , $F_{1,67} = 5.70$, $p = 0.02$; quadratic term = 0.41 ± 0.14 , $F_{1,67} = 7.80$, $p < 0.01$). This relationship explained 18.3% of the deviance (OLS regression excluding the five outlying species), and was unimpaired by phylogenetic relatedness ($\rho = 0.02$).

Finally, position and specialisation were linearly related on the third axis, habitat configuration (effect of position = -0.59 ± 0.11 , $F_{1,72} = 24.35$, $p < 0.001$, Fig. 4c). Species living in homogeneous, artificialized habitats were consistently more generalist than species living in diverse ones. This relationship was quite strong (28.8% of explained deviance, OLS regression) and was once again unimpaired by phylogenetic relatedness ($\rho = 0.02$).

(B) Effect of positions and specialisation on species population trends

Species trends were best explained by the habitat composition axis (Tab. 2). A model with an additive function of position and specialisation performed better on this axis than specialisation alone, but did not add any information to the model with position only, most

probably because of the high correlation between position and specialisation (see above). Position had more explanatory power than specialisation, but taken separately, they were both able to explain trends better than the null model (whether in terms of AICc or explained deviance, Tab. 2). In single-effect regressions, specialists and open-land birds had more negative trends than generalists and forest species (effect of position = -0.01 ± 0.005 , $F_{1,72} = 14.26$, $p < 0.01$, Fig. 5a ; effect of specialisation = -0.01 ± 0.005 , $F_{1,72} = 5.43$, $p = 0.02$, Fig. 5d). The other two axes of the OMI had more contrasted explanatory power (Tab.2). Specialists on the urbanisation axis had higher trends than generalists (effect of specialisation = 0.01 ± 0.005 , $F_{1,72} = 7.25$, $p < 0.05$, Fig. 5b), but position on this axis or position and specialisation on the configuration axis failed to perform better than the null model (Tab. 2, Fig. 5c,e,f). All relationships were marginally affected by phylogenetic relatedness ($0.14 < \rho < 0.19$, Tab.2).

(A) DISCUSSION

(B) Comparing specialisations between niche axes

The positive relationship between specialisations on the habitat configuration and composition axes supports Brown's (1984) hypothesis that a species may become either generalist or specialist because of simultaneous evolutionary constraints on various dimensions of its niche. Alternatively, but not competitively, the positive correlation between these two axes could be due to specialists perceiving more heterogeneity than generalists do in a given landscape (Pandit, Kolasa et al. 2009). Whatever the underlying process, this pattern supports the interest of using integrative habitat specialisation indices in models where the focus is not the niche itself, but rather the use of niche-based predictors of large-scale

1 population trends or of species response to environmental changes (Gregory, Van Strien et al.
2 2005; Jiguet, Gadot et al. 2007).

3
4 Contrastingly, specialisation to urbanisation was negatively related to habitat composition,
5 suggesting a trade-off between the species' ability to deal with human disturbance and their
6 need for a particular density of trees in the landscape. It is likely that many species that rely
7 strongly on trees are able to exploit urban wooded networks (Sandström, Angelstam et al.
8 2006), and thus appear as generalists on the urbanisation axis. Conversely, pressures on
9 habitats induced by industrial farming and intense forestry may have removed compositional
10 specialists unable to cope with human activities (Donald, Green et al. 2001). Such filters may
11 restrict both urban avoiders and urban-prone species to heterogeneous landscapes, driving the
12 unexpected absence of relationship between the urbanisation and configuration axes.

13
14 Our results suggest that habitat dynamics drive specialisation when reduced alternatives on a
15 particular axis restrict a species' presence on another axis (Dall and Cuthill 1997). The
16 realised habitat niche is therefore a dynamic space in which specialisation reflects a species'
17 ability to cope with multidimensional habitat changes, given the restrictions imposed by both
18 the species' fundamental requirements and the context of interactions between the habitat
19 gradients behind each niche axes (Devictor, Clavel et al. 2010).

20 21 **(B) Species segregation along niche axes**

22
23 We found a strong negative relationship between species position and specialisation along the
24 habitat composition axis, characterized by the availability of trees, a landscape feature which
25 had already been shown to strongly affect bird community dynamics (Berg 1997; Berg 2002).

1 Some tree-dependent species may be able to persist in open landscapes as soon as trees
2 remain available (Sekercioglu, Loarie et al. 2007), others may be specialised to the co-
3 occurrence of vegetation structures (Dunning, Danielson et al. 1992; Hinsley 2000; Brotons,
4 Herrando et al. 2004). Hence, this axis suggests a niche partitioning according to the level at
5 which the species select their habitat, either very locally (tree-dependent species) or at the
6 landscape scale (urban and farmland species).

7
8 A relatively high proportion of variance was explained by an urbanisation axis, reflecting the
9 importance of human activity in segregating realised species niches (Evans, Chamberlain et
10 al. 2011). The quadratic relationship between position and specialisation on this axis was
11 consistent with the prediction that species occurring at the extremes of an environmental
12 gradient should have narrower niches (Entling, Schmidt et al. 2007). Yet, many human-
13 tolerant species appeared to be generalists, probably because these species are plastic enough
14 to expand towards the empty niches offered by the expansion of urbanisation, without being
15 removed through character displacement from their non-urban habitat niches (Evans,
16 Chamberlain et al. 2011).

17
18 Some extreme urban avoiders departed from the quadratic shape of the position –
19 specialisation relationship on this axis, and appeared no more specialised than the other
20 species (Fig. 5b,e). Rural specialists may have been removed by the high level of disturbance
21 induced by intensive farming (Filippi-Codaccioni, Devictor et al. 2010); indeed, we found
22 that species preferentially found in homogeneous landscapes were generalists regarding
23 habitat configuration. Homogeneous landscapes and associated biodiversity loss have been
24 linked with the high levels of disturbance induced by human activity (Donald, Green et al.
25 2001; Benton, Vickery et al. 2003; Foley, DeFries et al. 2005). Habitat heterogeneity may

compensate to some extent for the unsuitability of man-made matrices (Benton, Vickery et al. 2003; Virkkala, Luoto et al. 2004; Devictor and Jiguet 2007), making specialisation to habitat configuration more a consequence than a cause of species response to habitat disturbance. Species that exploit human-altered resources would thus be restricted to heterogeneous habitats, albeit where the resource remains at lower levels, while those relying on resources unaffected by urbanisation or favouring it may instead be able to spread to a wide variety of habitats. Hence, the realised habitat niche may also be driven by the spatial distribution of resources (Colwell and Rangel 2009), as predicted by the resource availability hypothesis (Gregory and Gaston 2000; Rannap, Lohmus et al. 2009).

(B) Effect of position and specialisation on population trends

Population trends were best explained by the habitat composition axis and by specialisation on the urbanisation axis, while the habitat configuration axis did not perform better than a null model. This result confirms that farmland species and specialists are more prone to decline than forest species and generalists (Julliard, Jiguet et al. 2004; Gregory, Vorisek et al. 2007). Differences in explanatory power among axes also agree with previous findings that habitat loss has a higher effect than fragmentation on population dynamics (Fahrig 1997; Drapeau, Leduc et al. 2000; Heikkinen, Luoto et al. 2004). Interestingly, population trends were unaffected by species position on the urbanisation axis. Such patterns imply that the view of specialists as the "losers" in human-driven global changes (Mc Kinney and Lockwood 1999) depends to some extent on the niche axis considered. Specialist proneness to decline may partly result from their occurrence in a particular position in the habitat space more than from their inability to cope with heterogeneous resource conditions, as shown by the better explanatory capacity of position rather than specialisation on the habitat composition axis.

Second, the relative contributions of the three axes to the total OMI variance reflects their ability to explain trends, with configuration appearing as a minor driver compared with the dominant impact of habitat composition and, secondarily, urbanisation. This is consistent with a niche-based explanation to stronger species response to habitat loss (i.e. the disappearance of particular habitats from an area) than to habitat fragmentation (i.e. higher heterogeneity and lower connectivity of habitats in an area) observed in birds and other taxa (Fahrig 2003).

(B) Limitations of the niche parameter calculation

Rare species may have appeared more specialised to a few habitat features because of sampling effects. However, the fact that a positive correlation between specialisations did not appear between any axes suggests that this bias did not impair our results. Additionally, we attempted to reduce sampling-based biases in our niche computation by removing the rarest species from our analyses and by using the OMI analysis which limits such biases better than other similar methods like canonical analysis (Doledec, Chessel et al. 2000). One should note, however, that rare species may appear more specialised not only because of sampling effect, but also because of density-dependent habitat selection processes (Barnagaud, Devictor et al. in press). Hence, the correlation between specialisation and rarity is not necessarily a source of confusion, and can be regarded as a process shaping the realised niche.

Secondly, detection may be easier in open areas than in closed ones and farmland species' specialisation could therefore have been exaggerated along the habitat composition axis. However, in the FBBS, the radius of the point counts is standardized (100m), thus limiting site specific differences in visibility or reach of bird songs. Explicitly correcting for differences in detectability among species necessitates either replicated counts at each

sampling point (Royle and Nichols 2003) or distance measurements (Buckland, Anderson et al. 2001). Currently, these designs are not practically feasible in the FBBS, as in most large-scale, volunteer-based monitoring programs. Additionally, most hypotheses concerning the effects of habitat on detectability are set at the point count scale. In our study, we relate counts aggregated within 4-km² plots to landscape scale variables, and perform an analysis at the level of a country-wide sampling. At this scale, habitat-driven differences in species detectability are likely to have been smoothed out enough to not affect the relative positions and specialisations along the niche axes.

(B) Conclusion

Disentangling axes of realised ecological niches provided new insights on how bird species segregate along gradients shaped by human land-use of European habitats. While integrated measurements of specialisation remain relevant to predict species' responses to long-term changes as soon as they segregate consistently along the axes of the habitat niche, using a multidimensional framework which distinguishes explicitly niche position and breadth permits finer inferences on the partitioning of species according to ecological gradients. In this respect, multivariate statistical frameworks, by hierarchising niche axes, facilitate the identification and weighting of species' resource requirements. Beyond population trends, our results suggest that the realised habitat niche is both a consequence and a cause of a species' fate regarding human-driven changes, and that an explicit recognition of its multidimensional nature would substantially improve our understanding of non-independent vulnerability sources regarding global changes.

(A) ACKNOWLEDGEMENTS

We sincerely thank all the volunteers who participate in the FBBS (STOC EPS program). L. Barbaro, Y. Bas, O. Gimenez and T. Boulinier provided useful comments at various stages of the analyses. Vicky Moore edited the English. This work was partly supported by grant No. 200800033784 from the Region Centre. VD received support from the Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (projects FABIO and PHYBIO).

REFERENCES

- Barnagaud, J., V. Devictor, et al. (in press). When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography*.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, et al. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* **18**, 182-188.
- Berg, A. (1997). Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study* **44**, 355-366.
- Berg, A. (2002). Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland-forest mosaic landscapes. *Bird Study* **49**, 153-165.
- Bohning-Gaese, K. & R. Oberrath (1999). Phylogenetic effects on morphological, life-history, behavioural and ecological traits of birds. *Evolutionary Ecology Research* **1**, 347-364.
- Bossard, M., J. Feranec, et al. (2000). CORINE Land Cover Technical Guide—Addendum 2000. Technical Report 40 available at <http://www.eea.eu.int/>. European Environment Agency.
- Botequilha Leitao, A., J. Miller, et al. (2006). *Measuring Landscapes: A Planner's Handbook*, Island Press.

- 1 Brotons, L., S. Herrando, et al. (2004). Bird assemblages in forest fragments within
2 Mediterranean mosaics created by wild fires. *Landscape Ecology* **19**, 663-675.
- 3 Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species.
4 *American Naturalist* **124**, 255-279.
- 5 Buckland, S. T., D. R. Anderson, et al. (2001). *Introduction to Distance Sampling. Estimating*
6 *abundance of biological populations*, Oxford, Oxford University Press.
- 7 Burnham, K. P. & D. R. Anderson (2002). *Model selection and multimodel inference: a*
8 *practical information-theoretic approach. 2nd edition*, Heidelberg, Springer-Verlag.
- 9 Calenge, C. & M. Basille (2008). A general framework for the statistical exploration of the
10 ecological niche. *Journal of Theoretical Biology* **252**, 674-685.
- 11 Clavel, J., R. Julliard, et al. (2011). Worldwide decline of specialist species: towards a global
12 functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* **9**, 222-238.
- 13 Clavero, M. & L. Brotons (2010). Functional homogenization of bird communities along
14 habitat gradients: accounting for niche multidimensionality. *Global Ecology and*
15 *Biogeography* **19**, 684-696.
- 16 Colles, A., L. H. Liow, et al. (2009). Are specialists at risk under environmental change?
17 Neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters* **12**,
18 849-863.
- 19 Colwell, R. K. & T. F. Rangel (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche.
20 *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**,
21 19651-19658.
- 22 Condit, R., S. P. Hubbell, et al. (1996). Changes in tree species abundance in a Neotropical
23 forest: Impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* **12**, 231-256.
- 24 Dall, S. R. X. & J. C. Cuthill (1997). The information costs of generalism. *Oikos* **80**, 197-202.

1 Devictor, V., J. Clavel, et al. (2010). Defining and measuring ecological specialization.
2 *Journal of Applied Ecology* **47**, 15-25.

3 Devictor, V. & F. Jiguet (2007). Community richness and stability in agricultural landscapes:
4 The importance of surrounding habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment* **120**,
5 179-184.

6 Devictor, V., R. Julliard, et al. (2008). Functional biotic homogenization of bird communities
7 in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* **17**, 252-261.

8 Devictor, V. & A. Robert (2009). Measuring community responses to large-scale disturbance
9 in conservation biogeography. *Diversity and Distribution* **15**, 122-130.

10 Doledec, S., D. Chessel, et al. (2000). Niche separation in community analysis: A new
11 method. *Ecology* **81**, 2914-2927.

12 Donald, P. F., R. E. Green, et al. (2001). Agricultural intensification and the collapse of
13 Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London*
14 *Series B-Biological Sciences* **268**, 25-29.

15 Drapeau, P., A. Leduc, et al. (2000). Landscape-scale disturbances and changes in bird
16 communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* **70**, 423-444.

17 Dunning, J. B., B. J. Danielson, et al. (1992). Ecological processes that affect populations in
18 complex landscapes. *Oikos* **65**, 169-175.

19 Entling, W., M. H. Schmidt, et al. (2007). Niche properties of Central European spiders:
20 shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and*
21 *Biogeography* **16**, 440-448.

22 Evans, K. L., D. E. Chamberlain, et al. (2011). What makes an urban bird? *Global Change*
23 *Biology* **17**, 32-44.

24 Fahrig, L. (1997). Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction.
25 *Journal of Wildlife Management* **61**, 603-610.

1 Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology*
2 *Evolution and Systematics* **34**, 487-515.

3 Filippi-Codaccioni, O., V. Devictor, et al. (2010). Specialist response to proportion of arable
4 land and pesticide input in agricultural landscapes. *Biological Conservation* **143**, 883-
5 890.

6 Fischer, J. & D. B. Lindenmayer (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a
7 synthesis. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 265-280.

8 Freckleton, R. P., P. H. Harvey, et al. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: A
9 test and review of evidence. *American Naturalist* **160**, 712-726.

10 Futuyma, D. J. & G. Moreno (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual*
11 *Review of Ecology Evolution and Systematics* **19**, 207-233.

12 Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical transaction of the Royal*
13 *Society series B* **326**, 119–157.

14 Gregory, R. D. & K. J. Gaston (2000). Explanations of commonness and rarity in British
15 breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos* **88**, 515-526.

16 Gregory, R. D., A. Van Strien, et al. (2005). Developing indicators for European birds.
17 *Philosophical transaction of the Royal Society series B* **360**, 269-288.

18 Gregory, R. D., P. Vorisek, et al. (2007). Population trends of widespread woodland birds in
19 Europe. *Ibis* **142**, 78-97.

20 Gregory, R. D., S. G. Willis, et al. (2009). An indicator of the impact of climatic change on
21 European bird populations. *PLOS Biology* **4**, e4678.

22 Grinnell, J. (1914). Barriers to distribution as regards birds and mammals. *The American*
23 *Naturalist* **48**, 248-254.

24 Haila, Y. (2002). A conceptual genealogy of fragmentation research: from island
25 biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* **12**, 321-334.

- 1 Heikkinen, R. K., M. Luoto, et al. (2004). Effects of habitat cover, landscape structure and
2 spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of*
3 *Applied Ecology* **41**, 824-835.
- 4 Hinsley, S. A. (2000). The costs of multiple patch use by birds. *Landscape Ecology* **15**, 765-
5 775.
- 6 Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on quantitative*
7 *biology*), pp. 415-427, Cold Spring Harbor.
- 8 Jiguet, F., V. Devictor, et al. (in press). French citizens monitoring ordinary birds provide
9 tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica*.
- 10 Jiguet, F., A. S. Gadot, et al. (2007). Climate envelope, life history traits and the resilience of
11 birds facing global change. *Global Change Biology* **13**, 1672-1684.
- 12 Julliard, R., F. Jiguet, et al. (2004). Common birds facing global changes: what makes a
13 species at risk? *Global Change Biology* **10**, 148-154.
- 14 Ladle, R. J. & R. J. Whittaker (2011). Conservation Biogeography), p. 320. Wiley -
15 Blackwell, London.
- 16 Mc Kinney, M. L. & J. L. Lockwood (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing
17 many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 450-453.
- 18 McKinney, M. L. (2002). Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* **52**, 883-
19 890.
- 20 Möller, A. P. (2006). Sociality, age at first reproduction and senescence: comparative
21 analyses of birds. *Journal of Evolutionary Biology* **19**, 682-689.
- 22 Mortelliti, A., S. Fagiani, et al. (2010). Independent effects of habitat loss, habitat
23 fragmentation and structural connectivity on forest-dependent birds. *Diversity and*
24 *Distribution* **16**, 941-951.

- 1 Pandit, S. N., J. Kolasa, et al. (2009). Contrasts between habitat generalists and specialists: an
2 empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology* **90**, 2253-2262.
- 3 Paradis, E. (2006). *Analyses of Phylogenetics and Evolution with R.*, New York Springer.
- 4 Rannap, R., A. Lohmus, et al. (2009). Niche position, but not niche breadth, differs in two
5 coexisting amphibians having contrasting trends in Europe. *Diversity and Distribution*
6 **15**, 692-700.
- 7 Royle, J. A. & J. D. Nichols (2003). Estimating abundance from repeated presence-absence
8 data or point counts. *Ecology* **84**, 777-790.
- 9 Sandström, U. G., P. Angelstam, et al. (2006). Ecological diversity of birds in relation to the
10 structure of urban green space. *Landscape and Urban Planning* **77**, 39-53.
- 11 Schielzeth, H. (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients.
12 *Methods in Ecology and Evolution* **1**, 103-113.
- 13 Sekercioglu, C. H., S. R. Loarie, et al. (2007). Persistence of Forest Birds in the Costa Rican
14 Agricultural Countryside. *Conservation Biology* **21**, 482-494.
- 15 Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist (1990). *Phylogeny and classification of birds: a study in*
16 *molecular evolution.*, New Heaven.
- 17 Smith, A. C., N. Koper, et al. (2009). Confronting collinearity: comparing methods for
18 disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology* **24**,
19 1271-1285.
- 20 Soberon, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species.
21 *Ecology Letters* **10**, 1115-1123.
- 22 Terbraak, C. J. F. & P. F. M. Verdonschot (1995). Canonical correspondence analysis and
23 related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* **57**, 255-289.
- 24 Virkkala, R., M. Luoto, et al. (2004). Effects of landscape composition on farmland and red-
25 listed birds in boreal agricultural-forest mosaics. *Ecography* **27**, 273-284.

- Warren, M. S., J. K. Hill, et al. (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* **414**, 65-69.
- Webb, T. J., D. Noble, et al. (2007). Abundance-occupancy dynamics in a human dominated environment: linking interspecific and intraspecific trends in British farmland and woodland birds. *Journal of Animal Ecology* **76**, 123-134.
- Wiens, J. J. & C. H. Graham (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**, 519-539.
- Wilson, D. S. & J. Yoshimura (1994). On the coexistence of specialists and generalists. *American Naturalist* **144**, 692-707.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1: List of species included in our analyses (N = 72)

Appendix S2: Phylogenetic tree of the 72 species.

As a service to our authors and readers, this journal provides supporting information supplied by the authors. Such materials are peer-reviewed and may be re-organized for online delivery, but are not copy-edited or typeset. Technical support issues arising from supporting information (other than missing files) should be addressed to the authors.

BIOSKETCH

Jean-Yves Barnagaud is undertaking a PhD at the Cemagref, a French centre for environmental management research. His current work focuses on ecological-niche based approaches of species' and community dynamic responses to habitat and landscape gradients at various spatial and temporal scales.

LEGENDS OF FIGURES

Figure 1. Hypothetical niche positions and specialisations of three species over two niche axes. Niche position is given by the centre coordinates of the ellipse, while specialisation is proportionate to the radius of this ellipse along each axis. Species 1 is highly specialised to a position with negative values on the X axis, while it is a generalist, in a middle position, on the Y axis. Species 2 is a generalist in middle positions on both axes. Species 3 is specialised to positive values of X and negative values of Y.

Figure 2. Map of the 846 2×2 km plots in the French Breeding Birds Survey used in the analyses. Black squares correspond to the 724 plots used to compute niche parameters, white squares to the additional plots included in the calculation of population trends.

Figure 3. Pairwise relationships between specialisations measured on explicit axes of the habitat niche in 72 European bird species: (a) urbanisation vs habitat composition, (b) urbanisation vs habitat configuration, (c) habitat configuration vs habitat composition. Plain lines are drawn from linear regressions where the linear term is significant at the 0.05 threshold.

Figure 4. Relationships between position and specialisation for 72 European bird species on three axes of the ecological niche: (a) habitat composition; (b) urbanisation; (c) habitat configuration. Plain lines are drawn from generalized least square regressions (GLS) accounting for species phylogenetic relatedness. A quadratic term was included when significant at the 0.05 threshold. In (b), white dots correspond to species excluded from the GLS analysis.

Figure 5. Effects of niche position (a,b,c) and specialisation (d,e,f) on population trends for 72 European bird species. Positions and specialisations are relative to the habitat composition (a,d), urbanisation (b,e) and habitat configuration (c,f) axes.

TABLES

Table 1. Landscape variables used in the analyses. The first three columns give mean values, variances and number of plots containing at least one patch of the corresponding composition (over a total of 724 plots). Composition variables are expressed as percentages of total plot area (4 km²). Patch area diversity is the coefficient of variation of the surfaces of all patches included in a plot. Patch composition diversity is the Shannon-Wiener Index of patch compositions in a plot. The last three columns are the loadings of each variable in the OMI analysis; loadings ≥ 0.30 in absolute value are in bold. The last line gives the percentage of deviance explained by each OMI axis.

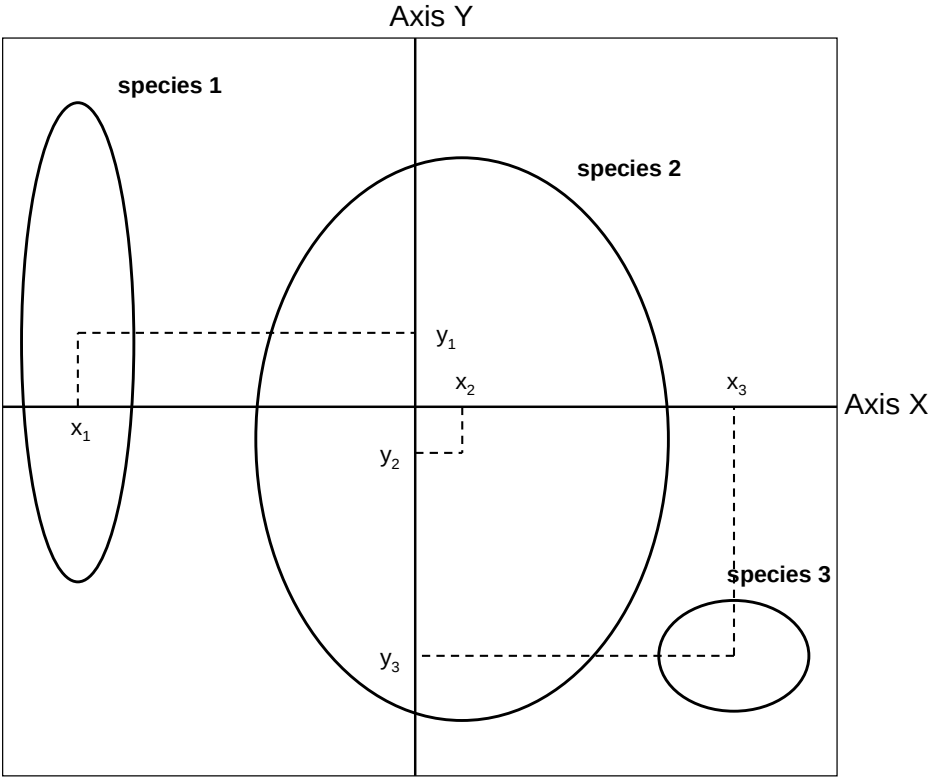
axis	mean	SD	number of plots	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Landscape composition variables						
urbanised areas	8.3	18.2	332	0.42	0.45	0.69
cultivated areas	40.1	32.5	615	0.52	-0.48	-0.13
grasslands / meadows	17.5	22.6	464	0.13	0.15	-0.48
bushy areas	3.5	10.4	171	-0.24	0.09	-0.12
forest	22.1	28.1	549	-0.67	0.04	0.24
Landscape configuration variables						
patch number	9.2	4.3	-	0.15	0.57	-0.22
patch area diversity	1.4	0.4	-	0.12	0.03	-0.03
patch composition diversity	0.7	0.4	-	0	0.46	-0.39
variance explained (%)				58.45	22.09	11.04

Table 2. Model selection for regressions relating species population trends to niche parameters. PO, PH, PU are species positions and SO, SH, SU are species specialisations on the three ecological niche axes : habitat composition, heterogeneity and urbanisation level. K: number of parameters; AICc: Akaike's Information Criterion for small samples; Δ AICc: difference in AICc relative to the model with the lowest AICc. The best model is indicated in bold.

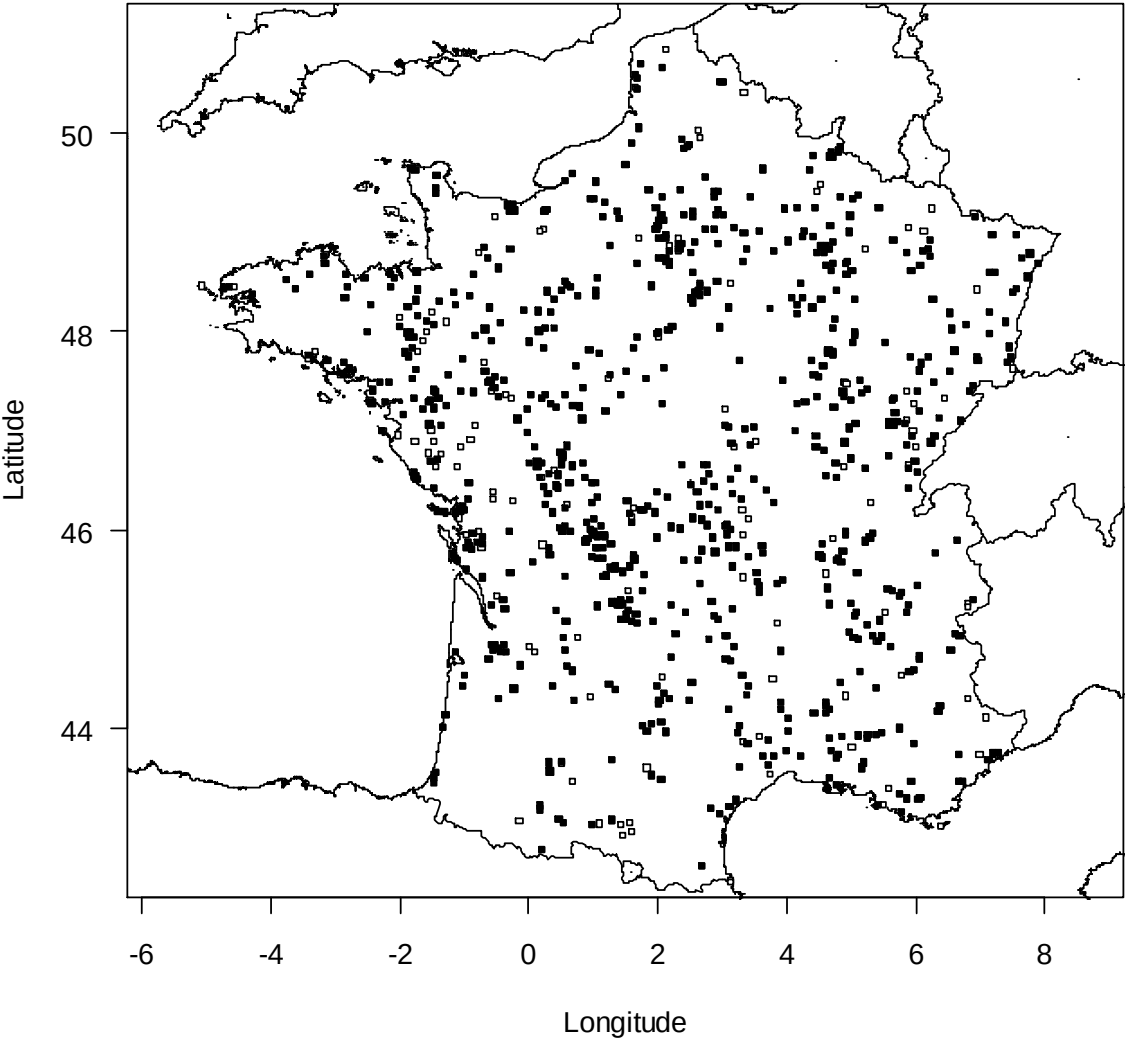
model	K	AICc	Δ AICc	explained	ρ
				deviance (%)	
null	1	-247.61	11.25	0.00	0.15
PO	2	-258.86	0.00	15.39	0.19
SO	2	-250.89	7.98	10.45	0.14
PO+SO	3	-256.56	2.31	15.78	0.19
PU	2	-245.40	13.46	0.03	0.15
SU	2	-252.65	6.21	9.35	0.14
PU+SU	3	-250.44	8.42	9.45	0.14
PH	2	-246.46	12.40	3.35	0.14
SH	2	-245.43	13.43	0.90	0.14
PH+SH	3	-244.22	14.64	3.35	0.14

FIGURES

Figure 1.



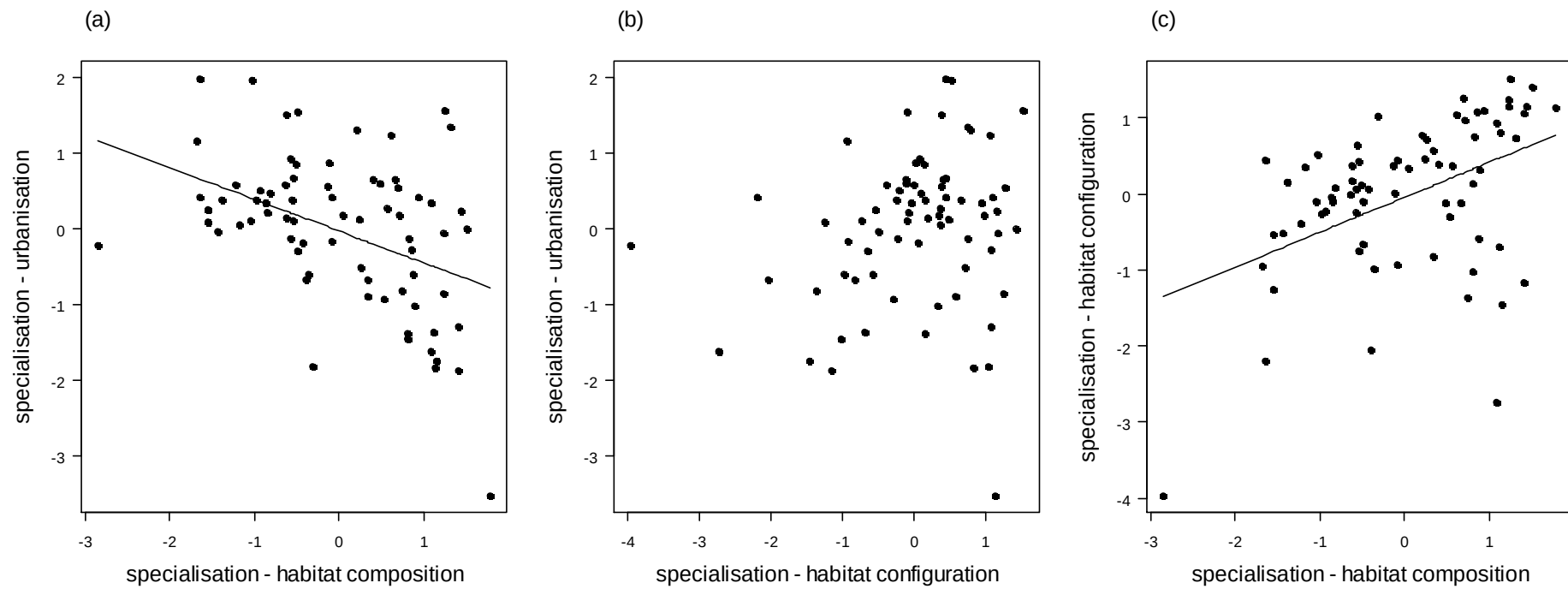
1 **Figure 2.**



2
3
4
5
6

1 **Figure 3.**

2



3

4

5

6

7

1 **Figure 4.**

2

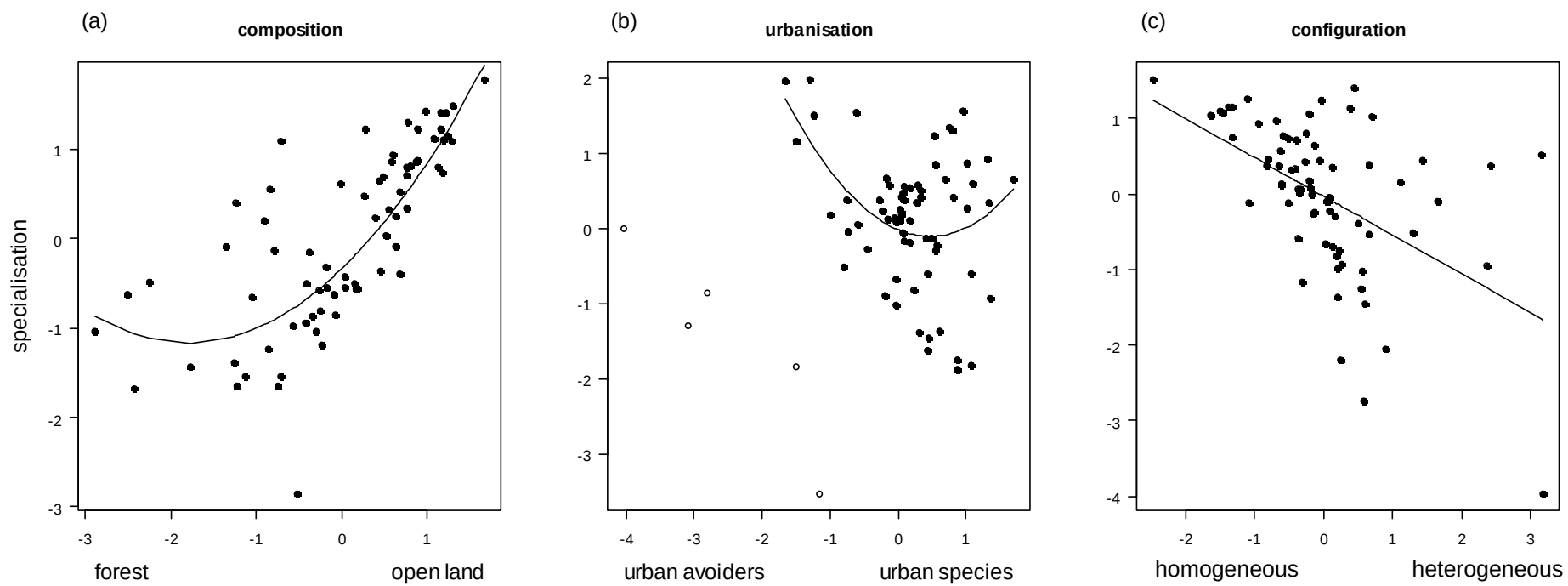
3

4

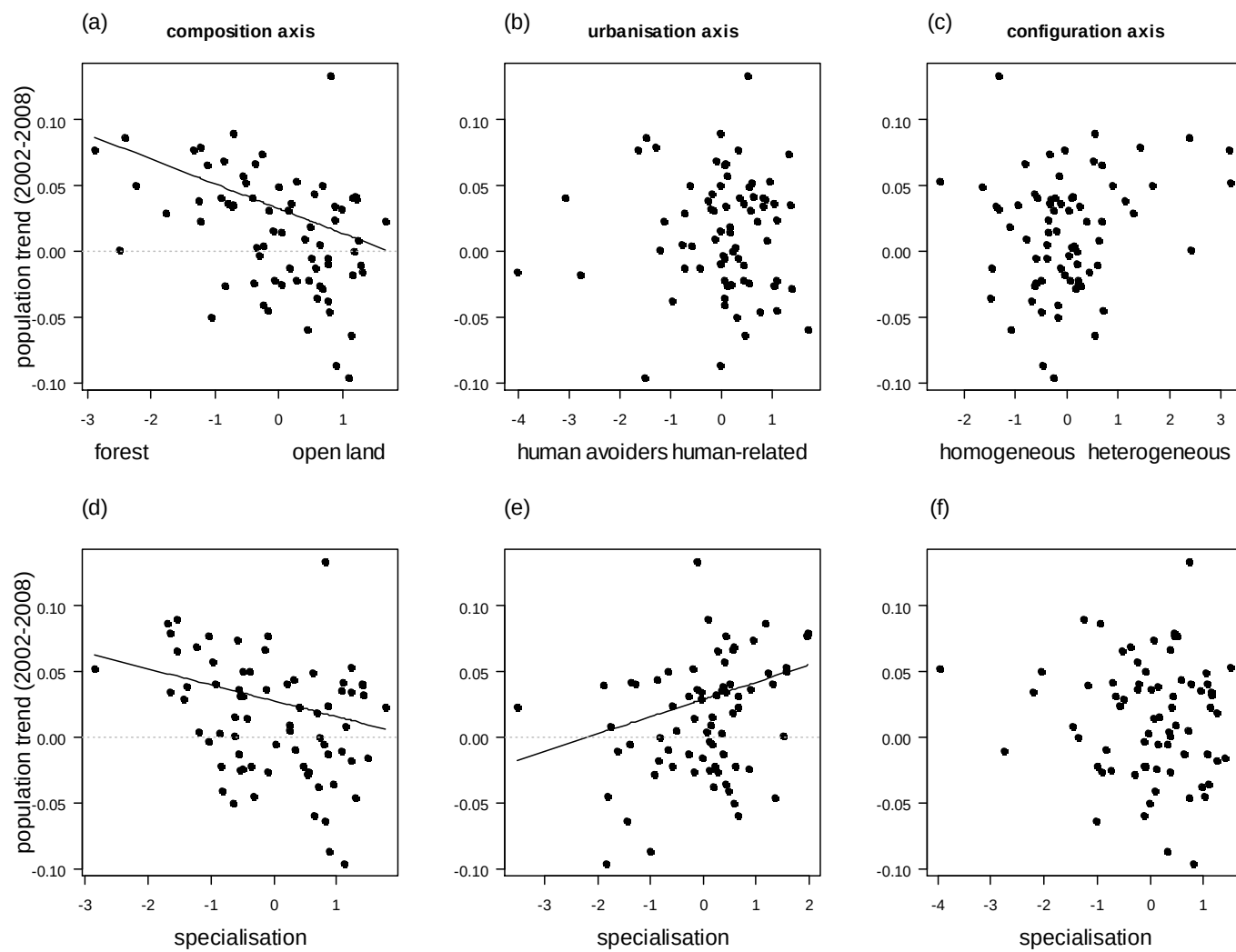
5

6

7



1 **Figure 5.**



2

Appendix S1

List of the 72 European bird species included in the analyses

Eurasian long tailed Tit *Aegithalos caudatus* (Linnaeus, 1758)
Eurasian Skylark *Alauda arvensis* (Linnaeus, 1758)
Tree Pipit *Anthus trivialis*, (Linnaeus, 1758)
Common Linnet *Carduelis cannabina* (Linnaeus, 1758)
European Goldfinch *Carduelis carduelis* (Linnaeus, 1758)
European Greenfinch *Carduelis chloris* (Linnaeus, 1758)
Short-toed Tree-creeper *Certhia brachydactyla* (Brehm, CL, 1820)
Eurasian Tree-creeper *Certhia familiaris* (Linnaeus, 1758)
Hawfinch *Coccothraustes coccothraustes* (Linnaeus, 1758)
Stock Dove *Columba oenas* (Linnaeus, 1758)
Common Wood Pigeon *Columba palumbus* (Linnaeus, 1758)
Carrion Crow *Corvus corone* (Linnaeus, 1758)
Rook *Corvus frugilegus* (Linnaeus, 1758)
Eurasian Jackdaw *Corvus monedula* (Linnaeus, 1758)
Common Quail *Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758)
Common Cuckoo *Cuculus canorus* (Linnaeus, 1758)
Blue Tit *Cyanistes caeruleus* (Linnaeus, 1758)
House Martin *Delichon urbica* (Linnaeus, 1758)
Great spotted Woodpecker *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758)
Middle spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* (Linnaeus, 1758)
Lesser spotted Woodpecker *Dendrocopos minor* (Linnaeus, 1758)
Black Woodpecker *Dryocopus martius* (Linnaeus, 1758)
Cirl Bunting *Emberiza cirlus* (Linnaeus, 1766)
Yellowhammer *Emberiza citrinella* (Linnaeus, 1758)
European Robin *Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758)

Eurasian Chaffinch *Fringilla coelebs* (Linnaeus, 1758)

European Jay *Garrulus glandarius* (Linnaeus, 1758)

Melodious Warbler *Hippolais polyglotta* (Vieillot, 1817)

Barn Swallow *Hirundo rustica* (Linnaeus, 1758)

Eurasian Wryneck *Jynx torquilla* (Linnaeus, 1758)

Red-backed Shrike *Lanius collurio* (Linnaeus, 1758)

Common Grasshopper Warbler *Locustella naevia* (Boddaert, 1783)

Crested Tit *Lophophanes cristatus* (Linnaeus, 1758)

Woodlark *Lullula arborea* (Linnaeus, 1758)

Common Nightingale *Luscinia megarhynchos* (Brehm, CL, 1831)

White Wagtail *Motacilla alba* (Linnaeus, 1758)

Grey Wagtail *Motacilla cinerea* (Trunshall, 1771)

Yellow Wagtail *Motacilla flava* (Linnaeus, 1758)

Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* (Pallas, 1764)

Eurasian Golden Oriole *Oriolus oriolus* (Linnaeus, 1758)

Great Tit *Parus major* (Linnaeus, 1758)

Coal Tit *Parus ater* (Linnaeus, 1758)

Marsh Tit *Poecile palustris* (Linnaeus, 1758)

House Sparrow *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758)

Eurasian Tree Sparrow *Passer montanus* (Linnaeus, 1758)

Black Redstart *Phoenicurus ochruros* (Gmelin, SG, 1774)

Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus, 1758)

Bonelli's Warbler *Phylloscopus bonelli* (Vieillot, 1819)

Common Chiffchaff *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817)

Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793)

Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (Linnaeus, 1758)

Common Magpie *Pica pica* (Linnaeus, 1758)

European Green Woodpecker *Picus viridis* (Linnaeus, 1758)

Dunnock *Prunella modularis* (Linnaeus, 1758)

Eurasian Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* (Linnaeus, 1758)

Firecrest *Regulus ignicapilla* (Temminck, 1820)

Goldcrest *Regulus regulus* (Linnaeus, 1758)

Common Stonechat *Saxicola rubicola* (Linnaeus, 1766)

European Serin *Serinus serinus* (Linnaeus, 1766)

Common Nuthatch *Sitta europaea* (Linnaeus, 1758)

Eurasian Collared Dove *Streptopelia decaocto* (Frivaldszky 1838)

European Turtle Dove *Streptopelia turtur* (Linnaeus, 1758)

Common Starling *Sturnus vulgaris* (Linnaeus, 1758)

Blackcap *Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758)

Garden Warbler *Sylvia borin* (Boddaert 1783)

Common Whitethroat *Sylvia communis* (Latham, 1787)

Sardinian Warbler *Sylvia melanocephala* (Gmelin, JF, 1789)

Winter Wren *Troglodytes troglodytes* (Linnaeus, 1758)

Eurasian Blackbird *Turdus merula* (Linnaeus, 1758)

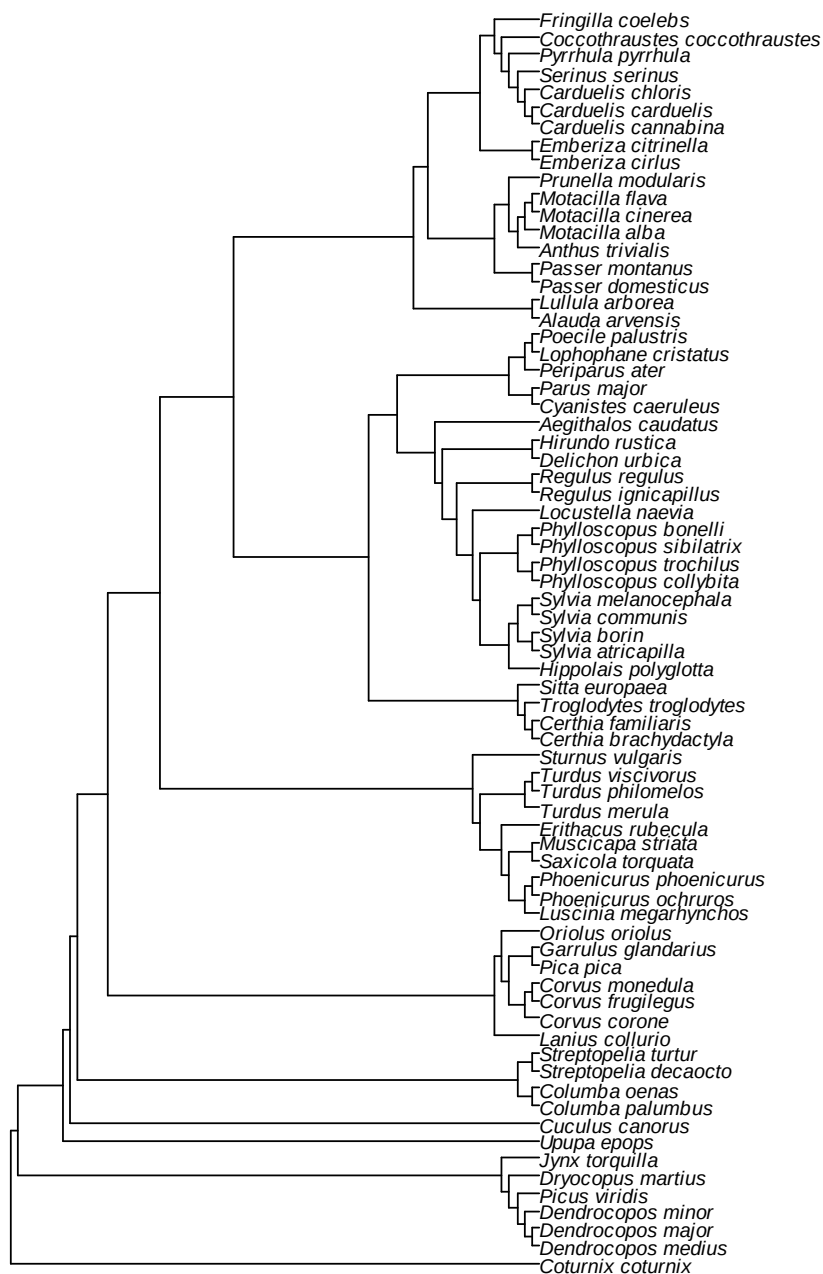
Song Thrush *Turdus philomelos* (Brehm, CL, 1831)

Mistle Thrush *Turdus viscivorus*, (Linnaeus, 1758)

Hoopoe *Upupa epops* (Linnaeus, 1758)

APPENDIX S2

Phylogenetic tree of the 72 species considered.



1 **Contrasted taxonomic and ecological responses of bird assemblages to landscape dynamics**

2 Sébastien Bonthoux ^{a*}, Jean Yves Barnagaud^b, Michel Goulard ^a, Gérard Balent ^a

3 a: INRA, UMR1201 DYNAFOR, F-31320 Castanet-Tolosan, France

4 b: Cemagref, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent sur Vernisson, France

5

6 * Corresponding author: INRA, UMR1201 DYNAFOR, F-31320 Castanet-Tolosan, France

7 Tel: (+33) 5 61 28 54 96; Fax: (+33) 5 61 28 54 11.

8 sebastien.bonthoux@toulouse.inra.fr

9

Abstract

Quantifying the impact of agricultural landscape changes on biodiversity is a key element for developing effective conservation strategies. While static spatial relationships between bird assemblages and agricultural landscapes have been widely studied, their joint temporal dynamics have received less direct attention. We surveyed bird assemblages in 256 point counts in south western France in 1982 and 2007, and examined whether the changes in landscape composition and structure that occurred during this period led to changes in species distributions and two community metrics: species richness and habitat specialisation. Between 1982 and 2007, the diversity of habitats decreased and the amount of crops increased sharply at the expense of grassland. We found that the temporal relationships between species distribution, community metrics and landscape components between 1982 and 2007 were less consistent than their spatial static relationships in 1982 and 2007, suggesting caution is needed when using a space-for-time substitution approach for landscape management. Moreover, we found that species richness and specialist bird assemblages respond oppositely to landscape changes. In dynamic relationships, changes in species richness were negatively related to changes in the amount of crops while changes in the habitat specialisation of assemblages were positively related to changes in the amount of crops. We suggest that both taxonomic and ecological diversity should be considered simultaneously when studying the response of assemblages to land-use changes in order to optimise the reliability of management recommendations.

Keywords: land-use change, landscape, bird, space-for-time substitution, specialisation

1. Introduction

Quantifying the impact of rapid land-use changes on biodiversity has become a major conservation issue (Sala et al. 2000), particularly due to the objective of maintaining ecosystem services in human-exploited areas promoted by the Biodiversity 2010 target (Balmford et al. 2005). Recent intensifications in agricultural practices have led to significant modifications in agricultural areas, with a conversion of perennial habitats into arable fields and the simplification of landscape structures (Tscharntke et al. 2005). These changes have a high impact on plant and animal assemblages due to heterogeneities in species' responses, particularly with respect to their ecological traits (Burel et al. 2004; Moreira et al. 2005; Garnier et al. 2007).

Because birds' patterns of behaviour, distribution, and demography closely follow the spatial and temporal scales of agricultural change, the effects of agricultural mosaics on bird assemblages have been studied in various locations and on different temporal and spatial scales (Balent and Courtiade 1992; Ormerod and Watkinson 2000; Heikkinen et al. 2004). Supporting the habitat-heterogeneity hypothesis (Tews et al. 2004), which states that structurally complex habitats allow the coexistence of more niches and thus support high species diversity, it has generally been suggested that species richness and diversity of bird assemblages are favoured in heterogeneous landscapes composed of a wide diversity of habitats (Benton et al. 2003; Herzon and O'Hara 2007; Sanderson et al. 2009). However, because of the difficulty in obtaining historical data, few studies have focused specifically on the dynamic relationships between changes in agricultural landscapes and bird assemblages (but see Wretenberg et al. 2010). Because spatial patterns at any given time are the result of dynamic processes playing out over potentially long periods, the study of temporal variations in local assemblages represents a necessary complement to that of spatial variations (Adler and Lauenroth 2003). In response to temporal environmental changes, species may colonise habitats that have become suitable, become extinct in habitats that have become unsuitable or persist in habitats that were initially unsuitable (Lavergne et al. 2010). Because species may adapt to local conditions, even on short temporal scales, it has been suggested that species and therefore assemblages may respond to temporal changes of habitats in a different way than they do to spatial heterogeneity (Fukami and Wardle 2005; Sorte et al. 2009).

Species richness – as shown by counting the species present in a sampling unit – is often used as an indicator of the diversity of species assemblages (Chamberlain and Fuller 2000; Sanderson et al. 2009; Wretenberg et al. 2010). However, such a single descriptive measure of diversity hardly makes it possible to draw any conclusions on the functional responses of species to environmental disturbances, and may even lead to confusion between

the causes and effects of such changes (Devictor and Robert 2009; Filippi-Codaccioni et al. 2010). Alternatively, an approach that simultaneously considers taxonomic diversity and ecological diversity based on the various ecological species functions is more consistent with the multidimensional nature of the drivers and consequences of biodiversity changes (MacKinney and Lockwood 1999; McGill et al. 2006). Specialisation, as a measure of species' niche breadth along a given axis of the ecological niche (Devictor et al. 2010), has been shown to provide a good explanation of species' responses to changes in resource levels and distribution (Julliard et al. 2006), in line with predictions derived from niche theory (Colles et al. 2009). Stronger declines in specialists than in generalists have been reported in a variety of taxa including birds (Julliard et al. 2006), insects (Warren et al. 2001), plants (Fischer and Stocklin 1997) and fish (Munday 2004). Specialisation therefore appears to be an effective predictor of species' differential ability to thrive under environmental changes, and has been suggested as one of the filters that lead to biotic homogenisation (MacKinney and Lockwood 1999). For this, assemblage-level indices of specialisation have been advocated as operational indicators of the impact of general changes on communities (Clavel et al. 2011).

In this study, we simultaneously quantified the impact of spatial and temporal changes in agricultural landscapes on the distribution of species and bird assemblages. We conducted two bird censuses in 1982 and 2007 with 256 point counts performed at the same locations in south western France. Because agricultural practices have strongly intensified between these two periods in this region (Choisis et al. 2010), we expected a decrease in uncultivated habitats and a homogenisation of landscapes. First, we examined whether such changes in landscape composition and structure led to changes in species distribution. We then examined whether landscape dynamics led to changes in bird assemblages using species richness and assemblage specialisation as indicators of local taxonomic and ecological diversity. Because bird species segregate across gradients of habitat structure according to their ecological requirements in nesting sites or foraging methods (Balent and Courtiade 1992; Berg 2002), we used habitat specialisation as an effective indicator of species' relatedness with particular landscape structures. We expected that species richness would be promoted by maintaining habitat heterogeneity and the amount of uncultivated elements, while assemblage specialisation would decrease with increasing habitat heterogeneity and be promoted by the presence and extent of uncultivated elements, which are the most perennial components of agricultural landscapes.

2. Method

2.1. Study area

The study site lies between the Garonne and Gers rivers, in south west France (43°16'28" N, 0°51'11" E, WGS 1984) and is part of the "Coteaux de Gascogne" Long Term Ecological Research site (LTER_EU_FR_003). The area is hilly (200-400 m) and dissected by north-south valleys, within a sub-Atlantic climate subject to both Mediterranean and mountainous influences. Forest cover is fragmented, currently covering 15% of the area. Dominant land-use features consist of a combination of arable crops (autumn and spring-sown cereals), maize, oilseed rape, sorghum, sunflower, forage culture, grazed pasture, meadow and small woodlands.

2.2. Bird and land-use data

We used a set of 256 point counts, each recorded twice, in 1982 and 2007. In 1982, the point counts were organised in a stratified pattern with respect to different land-use types. Presence-absence of birds was recorded in May during the breeding season in a 125 m radius around the point, during 20-minute periods within the peak singing activity period (6:00 – 11:00am). Counts started 3 minutes after the arrival at the point to limit the effect of the observer's presence on the detection of individuals. Windy and rainy conditions were avoided as they excessively limit both the birds' availability for detection and the observers' ability to detect individuals. We excluded raptor species from the analysis as the point count method is not suited to their large home range, and urban species because the point-count distribution was not stratified in such a way as to obtain a gradient of urbanisation. We analysed uncorrected presence-absence because we found, using the PRESENCE software (MacKenzie et al. 2002), that detection probability did not significantly affect occupancy rate estimations in our data set (Appendix 1).

We used land-use maps to analyse temporal changes in the total extent of the land-use types, and aerial photographs dating from 1979, and the BDOrtho© orthorectified digital photograph database dating from 2006 (French National Geographical Institute, IGN), the landscape data closest to the years in which the bird censuses were taken (1982 and 2007). In accordance with Balent et al. (1992), we used six land-use variables relevant for explaining bird distributions to describe the landscape composition on the 256 stations in 1982 and 2007. We also calculated landscape heterogeneity through the Shannon diversity index based on the percentage of each of the land-use variables (Table 1). We digitised land-use variables in a 125 m buffer centred using ArcGIS 9.2 (Environmental Systems Research Institute, Inc.) complemented by field observations.

2.3. Assemblage habitat specialisation

We used habitat specialisation indices computed at the assemblage level. To explicitly account for the multidimensionality of the habitat niche, we computed species' specialisations as the breadth of species' requirements on two components of an Outlying Mean Index analysis (OMI, (Dolédéc et al. 2000)). We ensured the generality of our specialisation metrics beyond our specific study area by using specialisation measures based on data from the French Breeding Bird Survey (FBBS, Julliard and Jiguet 2002, specialisation indices are from Barnagaud et al. submitted) and landscape variables provided by the 2006 CORINE Landcover data base. Details on the data and protocol are provided in Appendix 2; in short, this analysis retained two axes, interpreted as a landscape openness gradient from cultivated areas to wooded areas and a landscape structural heterogeneity gradient, which thus made it possible to compute two different specialisation indices for each species. We subsequently measured two community specialisation indices, CSI.O for the specialisation to the landscape openness gradient and CSI.H for the specialisation to heterogeneity, as the average habitat specialisation levels of the species present at each point count. A decrease or an increase in CSI.O and CSI.H means that communities are respectively composed of more specialists or generalists.

2.4. Analysis

All statistical analyses were performed using R 2.11.1 statistical software (R Development Core Team 2010). Because high correlation levels between the explanatory variables can blur model coefficient estimates and lead to excessive variable removal in model selection processes (Graham 2003), we explored colinearities among landscape component variables prior to modelling. When two variables were highly correlated (beyond an arbitrary threshold of $r=|0.7|$), we built two univariate regression models for each response variable and removed the explanatory variable for which the model had the highest AIC value. The retained explanatory variables were standardised (mean = 0, standard deviation = 1) to make it possible to compare model parameter estimates (Schielezeth, 2010).

2.4.1. Relationships between species distributions and landscape components

We started by analysing the associations between presence-absence of each species and landscape variables using a generalised linear model with Binomial distribution, separately for 1982 and 2007. We measured a model consistency index between 1982 and 2007, which represents the level of agreement in the variables and directions of effects between the years (Riffell and Gutzwiller 2009). We calculated model consistency between

1982 and 2007 as the number of landscape variables in common with the same direction of effect, divided by the total number of different landscape variables contained in the two models (Riffell and Gutzwiller 2009).

We subsequently analysed the association between the temporal changes in the local distribution of species between 1982 and 2007 and the changes in landscape variables. For each species, we separately built two generalised linear models with Binomial distribution with extinction events (presence in 1982 and absence in 2007) and colonisation events (absence in 1982 and presence in 2007) which are considered to be the response variables. We calculated changes in landscape variables as the difference in the level of the variables between 2007 and 1982 (e.g. $\Delta\text{Wood} = [\% \text{ Wood in 2007} - \% \text{ Wood in 1982}]$). Since the changes in crop and in grassland were very negatively correlated ($r = -0.89$, $p < 0.001$), prior to modelling we excluded the $\Delta\text{Grassland}$ variable for which the univariate model had the highest AIC for each model.

Because small sample sizes can lead to low model accuracy, species distributions were only modelled for species occurring in more than 20 point counts in 1982 and in 2007 and colonisation and extinction events were only modelled when colonisation and extinction occurred in more than 20 point counts (Stockwell and Peterson 2002).

2.4.2. Relationships between assemblage metrics and landscape components

We started by modelling the relationship between species richness (i.e. the total number of species present at each site), the two specialisation indices (CSI.O, CSI.H) and the landscape variables, through generalised linear models with Poisson distribution (for species richness) or Gaussian distribution (for specialisation metrics) separately for 1982 and 2007.

We then modelled relationships between temporal changes in species richness and the two specialisation indices and changes in landscape variables. Previous studies have used absolute differences or relative measures as estimates of changes in species richness (Chamberlain and Fuller 2000). However, both these measures were related to species richness in 1982 (both $p < 0.001$) and would therefore result in confusion with species richness-habitat relationships. Instead, we used the residuals from a regression of species richness in 1982 on that in 2007 in accordance with Wretenberg et al. (2010). This variable was uncorrelated to species richness in 1982 but strongly correlated to the difference in species richness between the two surveys ($r=0.80$, $p < 0.001$). The same approach was applied to model changes in CSI.O and changes in CSI.H. We used multiple regressions

167 and Gaussian distribution to model these three response variables. As before, we excluded the Δ Grassland
168 variable prior to modelling.

169 **2.4.3 Averaged models**

170 Because of high model uncertainty in the final selection of models, we applied a model averaging approach for
171 each response variable (Burnham and Anderson 2002). We first constructed all the possible alternative candidate
172 models based on linear additive functions of our seven explanatory variables ($2^7 = 128$ alternative models,
173 including a null model). We then ranked candidate models according to their AIC value and computed Akaike
174 weights (w_i). Model-averaged parameter estimates and confidence intervals were generated for explanatory
175 variables using the 95% confidence set of models (the smallest set of models in which $\sum w_i \geq 0.95$). Two
176 approaches were used to calculate confidence intervals. We built symmetric confidence intervals for models built
177 with Gaussian distribution and asymmetric confidence intervals for models built with Binomial or Poisson
178 distribution (Cox and Hinkley, 1994). Explanatory variables were only considered relevant in explaining the
179 variation if the confidence intervals of the parameter estimate do not encompass 0.

180 For each model we checked the homogeneity of residuals graphically with a residuals versus fitted values plot.
181 We found evidence of no spatial autocorrelation between the models' residuals based on non parametric spline
182 correlograms (ncf R package, Bjørnstad 2008), indicating that non-spatial statistical models were appropriate
183 (Dormann 2007).

3. Results

3.1 Landscape changes between 1982 and 2007

The local areas occupied by the seven landscape components significantly changed between 1982 and 2007 on the 256 sites (Table 1). The amount of grassland decreased by almost half. Conversely, the amount of crops increased sharply. The decrease in grassland was highly correlated with the increase in crops (Pearson correlation test and between $\Delta\text{Grassland}$ and ΔCrop , $p < 0.001$, $r = -0.89$) indicating that grassland areas have become crop areas.

3.2 Relationships between species distributions and landscape components

44 and 42 bird species were observed in the whole set of point counts in 1982 and 2007 respectively. Most species were relatively uncommon and 51% and 52% of the species were found on less than 10% of the sites in 1982 and 2007 respectively (Appendix 3). The number of occurrences of the species were strongly positively correlated between 1982 and 2007 (Pearson correlation test, $r = 0.91$, $n = 44$). Most species (30 species) were present in a higher number of point counts in 1982 than in 2007.

The distribution of 20 species was modelled in 1982 and in 2007 (see Appendix 3 for the species names). The effects of each variable on species distributions were positive or negative depending on the species. The explained deviance of the best models in both years averaged 22 % and ranged from 6% (*Hippolais polyglotta* in 1982) to 50% (*Erithacus rubecula* in 1982). Model consistency values between both years averaged 40 % (SD = 0.21) among these species and ranged from 0% (no common landscape variables between 1982 and 2007) to 100 % consistency (the same landscape variables and direction of relations during both years).

Between 1982 and 2007, local colonisation events were modelled for 19 species and local extinction events were modelled for 23 species (see Appendix 1 for the species names). Colonisation events were significantly related with changes in landscape variables for 9 species and extinction events were significantly related with changes in landscape variables for 16 species (Table 2 and Table 3). The most informative variable explaining the variation in local colonisation events was the change in the amount of crops (Table 2). For five species the colonisation events were significantly and negatively related to the change in the percentage of crops between 1982 and 2007 and positively related for one species (Table 2). The most informative variable explaining the variation in local extinction events was the change in hedge length. Extinction events were significantly and negatively related to

changes in hedge length for six species (Table 3). The explained deviance of the best models for colonisation and extinction events averaged 7 %.

3.3 Relationships between species richness, assemblage habitat specialisation and landscape components

Local species richness was positively correlated between the two censuses ($r=0.40$, $p < 0.001$). In both years the species richness was positively and significantly related to the Shannon index and the percentage of Wood and negatively related to the percentage of Crop and the percentage of Grassland (Table 4). There were correlations in local specialisation indices between the two years ($r=0.63$, $p<0.001$ for CSI.O and $r= 0.40$, $p<0.001$ for CSI.H). In 1982 and 2007, CSI.SO and CSI.SH were positively and significantly related to the Shannon index. The explained deviance of the best models for species richness and specialisation metrics averaged 49 % and ranged from 36 % to 66 % (Table 4).

Local species richness declined significantly between 1982 (mean = 7.77, sd = 3.05) and 2007 (mean = 6.40, sd = 3.15; paired t-test: $N = 256$, $t = 5.01$, $P < 0.001$). Both local specialisation indices declined significantly between 1982 and 2007 (paired t-test: $N = 256$, $t = 5.30$, $p<0.001$ for CSI.O and $N = 256$, $t = 6.55$, $p<0.001$ for CSI.H), indicating that local bird assemblages were on average composed of more specialised species in 2007 than in 1982. Change in species richness between 1982 and 2007 was negatively and significantly associated with a change in the percentage of Crop, indicating that species richness declined more at sites where the amount of Crop increased (Table 5, Figure 1). Changes in CSI.O and CSI.H were significantly and negatively related to a change in the percentage of Crop, indicating that bird assemblages have become more specialised on sites where the percentage of Crop increased (Table 5, Figure 1). The explained deviance of the best models for the change in species richness and specialisation metrics averaged 11 %.

4. Discussion

By sampling a fine-grained point count scheme twice within a 25-year interval, we showed that the distributions of bird species and assemblages respond less clearly to temporal than to spatial changes of landscape composition and structure. In addition, we found that species richness and the average level of community specialisation respond oppositely to landscape changes.

The effects of spatial variations in habitats and resources on biodiversity are often assumed to be similar to those of temporal changes (Fukami and Wardle 2005), an approach limited by its reliance on static patterns without direct information on the colonisation and extinction processes. Instead, we showed that temporal changes in the distributions and assemblages of bird species cannot be fully understood and predicted through the spatial distribution of habitats.

We showed that local species richness and specialist assemblages respond oppositely to landscape changes. Species richness in birds increased spatially with the amount of wood in the landscape and the diversity of habitats, and decreased with the amount of crops, which is consistent with previous studies (Fuller et al. 2001; Atauri and de Lucio 2001; Herzon et al. 2007; Wretenberg et al. 2010). Our results are in agreement with previous studies that reported negative correlations between species richness and community specialisation in agricultural areas on regional and national scales (Filippi-Codaccioni et al. 2010; Clavero and Brotons 2010). Filippi et al. (2010) proposed that specialisation-based metrics may be more relevant than descriptive, taxonomy-based indicators of biodiversity such as species richness while monitoring the ecological effects of policy instruments such as agri-environmental scheme use. Our results indicate instead that only focusing on either species richness or community specialisation indices gives a truncated view of the response of assemblages to environmental changes.

Recently, empirical studies have shown that habitat fragmentation and disturbance promote generalist bird communities, leading to functional homogenisation through winner-loser dynamics (Devictor et al. 2008c; Devictor et al. 2008a). Such results are in line with ecological niche theory which states that specialisation should be favoured in stable and lowly disturbed systems (Futuyma and Moreno 1988). However, and contrary to our expectations, we found that assemblages were proportionally more dominated by specialist species in crops than in more perennial habitats such as grasslands, hedgerows, fallow lands and woods (Choisis et al. 2010). This result is nevertheless in line with Clavero et al. (2010) who showed that agricultural habitats held more specialised bird communities along an agricultural-forest gradient in a Mediterranean region. Decreases in

local densities may lead species to concentrate more in their optimal habitats (Gill et al. 2001), driving local increases in assemblage specialisation where habitats remain suitable. Both these processes may concur to filter open-habitat specialists under landscape homogenisation, while generalist species and tree-related species would suffer from the loss of hedges, bushy areas and tree cover. In line with such filtering processes, the fragmented wood cover of our study area (Du Bus de Warnaffe et al. 2006) may result in a low proportion of forest specialists in the total regional pool (Dolman et al. 2007). Hence, increases in average assemblage specialisation levels may be coupled with lowered species richness because of extinction filters that favour the few habitat specialists able to thrive in landscapes highly disturbed by agricultural intensification.

Our results further suggest that temporal changes in the use of open habitats do not consistently affect species' distributions and assemblages. As some species may be specialised regarding food but not habitat structure, and inversely, changes in the composition of vegetation do not necessarily reflect the dynamics of resource availability and therefore habitat suitability. While most species may respond negatively to the intensity of tillage, amount of pesticides and fertilizers, due to reduced densities of arthropods (McLaughlin and Mineau 1995), others may cope well with low food availability, resulting in uneven patterns of extinction where grasslands are converted into crops. Second, changes in open land use may have less dramatic effects than variations in the amount of forest, which has been identified as a major parameter structuring bird assemblages (Sirami et al. 2007; Gil-Tena et al. 2009). Our study area experienced a low level of land abandonment and habitat closure between the two sampling events, implying lower distributional changes than would be expected under strong habitat structure modifications, and as a result, low community turnover in terms of habitat choice. Heterogeneous species-level responses to agricultural intensification may therefore lower species richness without necessarily changing the composition of local assemblages.

Landscape changes occurred together with marked trends toward climate warming between 1982 and 2007, leading to shifts in the climatic characteristic of local assemblages on large scales (Devictor et al. 2008b). Although we did not explicitly disentangle the effects of landscape changes from those of climate changes, we believe that the latter had limited effects, as the overall species pool in 1982 was very similar to that of 2007 and the number of occurrences of species was highly correlated between 1982 and 2007.

The effect of possible management actions on biodiversity is often inferred from static, current patterns of species richness and ecological metrics such as community specialisation indices. Our results suggest caution is needed in such approaches, as (i) static patterns may not be driven by the same processes as temporal dynamics,

(ii) because similar variations in average measures of assemblage specialisation may be driven by opposing mechanisms. Our study therefore emphasises the need to develop long-term studies aiming at understanding the ecological processes linked to agricultural landscape changes, and particularly to diversify the metrics of community description. The effects of landscape management may lead to contrasted responses between taxonomic and ecological diversity, possibly differing from the targeted ones. Since it is impossible to establish conservation measures that benefit all aspects of biodiversity (Nicholson and Possingham 2006), making accurate choices based on both dynamic and static processes, and accounting for the diversity of ecological functions, is essential.

Acknowledgements

We sincerely thank Bernard Courtiade for his participation in the 1982 field campaign, Laurent Raison, Marc Deconchat and Philippe Caniot for their participation in the 2007 field campaign. We would also like to thank Sylvie Ladet for her assistance with GIS data. We are indebted to all the farmers and municipalities in the study area for their kind cooperation. Frédéric Archaux provided insightful comment on the text. This research was supported by INRA-SAD Research Department and SB is funded through a National Research Agency grant BIODIVAGRIM (ANR-07-BDIV-002) “Conserving biodiversity in agro-ecosystems: a spatially explicit landscape modelling approach”. JYB received partial funding from the Region Centre (n°200800033784).

References

- Adler, P. B., Lauenroth, W. K., 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecol. Lett.* 6, 749-756.
- Atauri, J. A., de Lucio, J. V., 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in mediterranean landscapes. *Landscape Ecol.* 16, 147-159.
- Balent, G., Courtiade, B., 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecol.* 6, 195-211.
- Balmford, A., Bennun, L., ten Brink, B., Cooper, D., Cote, 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., Phillips, J., Redford, K., Ricketts, T. H., Rodriguez, J. P., Sanjayan, M., Schei, P. J., van Jaarsveld, A. S., Walther, B. A., 2005. The convention on biological diversity's 2010 target. *Science* 307, 212-213.
- Benton, T. G., Vickery, J. A., Wilson, J. D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *TREE* 18, 182-188.
- Berg, A. 2002. Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland-forest mosaic landscapes. *Bird Study* 49, art-165.
- Burel, F., Butet, A., Delettre, Y. R., Millan de la Pena, N., 2004. Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning* 67, 195-204.
- Burnham, P. B., Anderson, D. R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, Springer, New York.
- 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. *Agriculture Ecosystems & Environment* 78, 1-17.
- Choisie, J. P., Sourdril, A., Deconchat, M., Balent, G., Gibon, A., 2010. Understanding regional dynamics of mixed crop-livestock agricultural systems to support rural development in South-western France uplands. *Cahiers Agricultures* 19, 97-103.
- Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V., 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9, 222-228.
- Clavero, M., Brotons, L., 2010. Functional homogenization of bird communities along habitat gradients: accounting for niche multidimensionality. *Global Ecol Biogeography* 19, 684-696.

337 Colles, A., Liow, L. H., Prinzing, A., 2009. Are specialists at risk under environmental change? Neoecological,
338 paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecol. Lett.* 12, 849-863.

339 Cox, D.R., Hinkley, D.V., 1994. Theoretical statistics, Chapman and Hall, London.

340 Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villeger, S., Mouquet,
341 N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.* 47, 15-25.

342 Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008a. Functional biotic homogenization of
343 bird communities in disturbed landscapes. - *Global Ecol. Biogeography* 17, 252-261.

344 Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Jiguet, F., 2008b. Birds are tracking climate warming, but not fast enough.
345 *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275, 2743-2748.

346 Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008c. Distribution of specialist and generalist species along spatial
347 gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507-514.

348 Devictor, V., Robert, A., 2009. Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation
349 biogeography. *Diversity and Distributions* 15, 122-130.

350 Dolédec, S., Chessel, D., Gimaret-Carpentier, C., 2000. Niche separation in community analysis: a new method.
351 *Ecology* 81, 2914-2927.

352 Dolman, P. M., Hinsley, S. A., Bellamy, P. E., Watts, K., 2007. Woodland birds in patchy landscapes: the
353 evidence base for strategic networks. *Ibis* 149, 146-160.

354 Dormann, C. F., 2007. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution
355 data. *Global Ecol. Biogeography* 16, 129-138.

356 Du Bus de Warnaffe, G., Deconchat, M., Ladet, S., Balent, G., 2006. Cutting regimes in small private forests of
357 southwestern France: variability in traditional coppice-with-standards systems. *Annals of Forest Sciences* 63,
358 915-927.

359 Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Julliard, R., 2010. Toward more concern for specialisation and less
360 for species diversity in conserving farmland biodiversity. *Biol. Conserv.* 143, 1493-1500.

361 Fischer, M., Stocklin, J., 1997. Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands
362 1950-1985. *Conserv. Biol.* 11, 727-737.

363 Fukami, T., Wardle, D. A., 2005. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and
364 anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272, 2105-2115.

365 Futuyma, D.J., Moreno, G., 1988, The evolution of ecological specialization. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19,207-33

366 Fuller, R. J., Chamberlain, D. E., Burton, N. H. K., Gough, S. J., 2001. Distributions of birds in lowland
367 agricultural landscapes of England and Wales: how distinctive are bird communities of hedgerows and
368 woodland? *Agriculture, Ecosystem & Environment* 84, 79-92.

369 Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H.,
370 Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T.,
371 Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quested, H., Quetier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch,
372 G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J. P., Thebault, A., Vile, D., Zarovali, M. P., 2007. Assessing the effects of
373 land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized
374 methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99, 967-985.

375 Gil-Tena, A., Brotons, L., Saura, S., 2009. Mediterranean forest dynamics and forest bird distribution changes in
376 the late 20th century. *Global Change Biol.* 15, 474-485.

377 Gill, J. A., Norris, K., Potts, P. M., Gunnarsson, T. G., Atkinson, P. W., Sutherland, W. J., 2001. The buffer
378 effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* 412, 436-438.

379 Graham, M. H., 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84, 2809-2815.

380 Heikkinen, R. K., Luoto, M., Virkkala, R., Rainio, K., 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and
381 spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *J. Appl. Ecol.* 41, 824-835.

382 Herzon, I., O'Hara, R. B., 2007. Effects of landscape complexity on farmland birds in the Baltic States.
383 *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118, 297-306.

384 Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and
385 generalists in bird communities. *Ecol. Lett.* 9, 1237-1244.

386 Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., Ronce, O., 2010. Biodiversity and Climate Change: Integrating
387 Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 41, 321-350.

388 MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A., Langtimm, C. A., 2002. Estimating
389 site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248-2255.

390 MacKinney, M. L., Lockwood, J. L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the
391 next mass extinction. *TREE* 14, 450-453.

392 McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional
393 traits. *TREE* 21, 178-185.

394 McLaughlin, A., Mineau, P., 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems
395 & Environment* 55, 201-212.

396 Moreira, F., Beja, P., Morgado, R., Reino, L., Gordinho, L., Delgado, A. and Borralho, R., 2005. Effects of field
397 management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. *Agriculture Ecosystems*
398 *& Environment* 109, 59-74.

399 Munday, P. L., 2004. Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biol.* 10,
400 1642-1647.

401 Nicholson, E., Possingham, H. P., 2006. Objectives for multiple-species conservation planning. *Conserv. Biol.*
402 20, 871-881.

403 Ormerod, S. J., Watkinson, A. R., 2000. Birds and agriculture - Editor's introduction. *J. Appl. Ecol.* 37, 699-705.

404 Riffell, S. K., Gutzwiller, K. J., 2009. Interannual variation in bird-landscape relations: understanding sources of
405 a pervasive conservation dilemma. *Oikos* 118, 45-54.

406 Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.
407 F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes,
408 M. T., Walker, B. H., Walker, M., Wall, D. H., 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year
409 2100. *Science* 287, 1770-1774.

410 Sanderson, F., Kloch, A., Sachanowicz, K., Donald, P., 2009. Predicting the effects of agricultural change on
411 farmland bird populations in Poland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129, 37-42

412 Schielzeth, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in*
413 *Ecology and Evolution* 2, 103-113.

414 Sirami, C., Brotons, L., Martin, J. L., 2007. Vegetation and songbird response to land abandonment: from
415 landscape to census plot. *Diversity and Distributions* 13, 42-52.

416 Sorte, F., Lee, T., Wilman, H., Jetz, W., 2009. Disparities between observed and predicted impacts of climate
417 change on winter bird assemblages. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*
418 276, 3167-3174.

419 Stockwell, D. R. B., Peterson, A. T., 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models.
420 *Ecol. Model.* 148, 1-13.

421 Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal
422 species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J.*
423 *Biogeography* 31, 79-92.

424 Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on
425 agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857-874.

426 Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D. B., Telfer, M. G., Jeffcoate, S.,
427 Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S. G., Greated-Davies, J. N., Moss, D., Thomas, C. D., 2001. Rapid
428 responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414, 65-69.

429 Wretenberg, J., Part, T., Berg, A., 2010. Changes in local species richness of farmland birds in relation to land-
430 use changes and landscape structure. *Biol. Conserv.* 143, 375-381.

431 **Table1** Landscape variables on 256 sites in 1982 and in 2007

	1982		2007		Paired t.test	
	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range	t	P
Crop (%)	27 (31)	0-100	45 (40)	0-100	7.66	< 0.001
Grassland (%)	33 (31)	0-100	17 (27)	0-100	7.04	< 0.001
Hedge (m)	169 (176)	0-866	142 (160)	0-737	3.11	0.002
WoodedFallow (%)	5 (13)	0-80	2 (9)	0-85	2.88	0.004
JuniperFallow (%)	4 (11)	0-90	5 (15)	0-95	1.14	0.25
Wood (%)	25 (38)	0-100	27 (40)	0-100	2.45	0.01
Shannon	0.66 (0.4)	0-1.49	0.45 (0.40)	0-1.54	8.9	< 0.001

432

433 **Table 2** Relationships between colonisation events and changes in landscape variables between 1982 and 2007. These relationships were modelled using logistic regression
434 (N = 256) using a model averaging approach. The estimated coefficients and confidence intervals are indicated for the significant variables. The explained deviance (D²) of
435 the best model is mentioned as an indicative measure of explanatory power.

	Δ Crop		Δ Hedge		Δ JuniperFallow		Δ Shannon		Δ Wood		Δ WoodedFallow		D ² (%)
<i>Certhia brachydactyla</i>											-0.36	-0.72 -0.09	3
<i>Fringilla coelebs</i>	-0.29	-0.71 -0.03							-0.27	-0.62 -0.06	-0.60	-0.91 -0.3	8
<i>Luscinia megarynchos</i>	0.30	0.05 0.65	0.42	0.12 0.76							0.38	0.09 0.83	7
<i>Oriolus oriolus</i>	-0.60	-1.14 -0.16											9
<i>Phylloscopus collibyta</i>					-0.48	-0.98 -0.13	0.50	0.13 0.96					9
<i>Parus major</i>	-0.32	-0.72 -0.05											5
<i>Sylvia atricapilla</i>			0.37	0.03 0.9									7
<i>Turdus merula</i>	-0.50	-0.93 -0.14											5
<i>Turdus phylomelos</i>	-0.64	-1.21 -0.17											8

436

437 **Table 3** Relationships between extinction events and changes in landscape variables between 1982 and 2007. These relationships were modelled using logistic regression (N
438 = 256) using a model averaging approach. The estimated coefficients and confidence intervals are indicated for the significant variables. The explained deviance (D²) of the
439 best model is mentioned as an indicative measure of explanatory power.

440

	Δ Crop		Δ Hedge		Δ JuniperFallow		Δ Shannon		Δ Wood		Δ WoodedFallow		D ² (%)
<i>Alauda arvensis</i>							-0.30	-0.77 -0.01					7
<i>Anthus trivialis</i>									-0.23	-0.64 -0.01	-0.27	-0.64 -0.03	4
<i>Certhia brachydactyla</i>											-0.38	-0.76 -0.09	6
<i>Emberiza calendra</i>	0.44	0.09 0.92											8
<i>Emberiza cirius</i>			-0.33	-0.68 -0.06									6
<i>Erithacus rubecula</i>			-0.42	-0.8 -0.11	-0.34	-0.81 -0.04	0.33	0.06 0.75					7
<i>Luscinia megarinchos</i>			-0.78	-1.19 -0.39									9
<i>Oriolus oriolus</i>									-0.53	-1.12 -0.1			6
<i>Parus caeruleus</i>	0.51	0.23 0.79					0.25	0.03 0.59					5
<i>Parus major</i>	0.70	0.36 1.04	-0.30	-0.7 -0.05	-0.59	-1.15 -0.17							14
<i>Picus viridis</i>									-0.71	-1.31 -0.18			7
<i>Regulus ignicapilla</i>									-0.36	-0.89 -0.06			8
<i>Sylvia atricapilla</i>			-0.34	-0.78									5

[illegible]

Table 4 Relationships between species richness (SR), community specialisation indices (CSI.O and CSI.SH) and landscape variables in 1982 and in 2007. These relationships were modelled using generalised linear models and Poisson distribution for species richness and linear models for community specialisation indices using a model averaging approach (N = 256). The estimated coefficients and confidence intervals are indicated for the significant variables. The explained deviance (D²) of the best model is mentioned as an indicative measure of explanatory power.

446

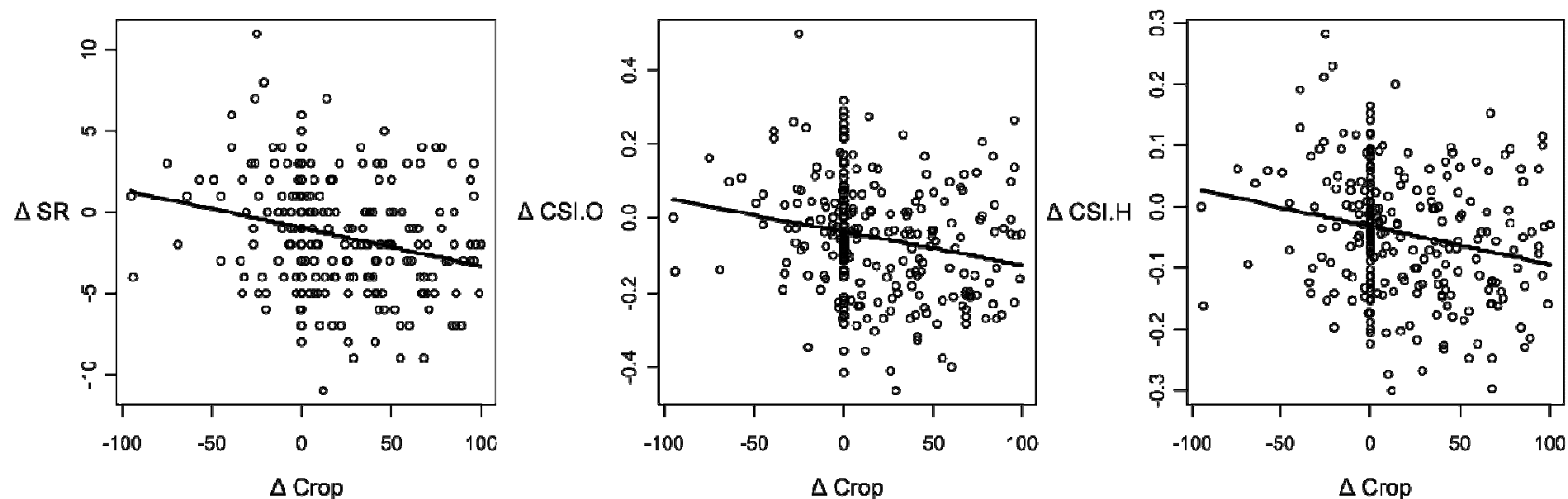
	Crop		Grassland		Hedge		WoodedFallow		JuniperFallow		Wood		Shannon		D ² (%)
SR₈₂	-0.17	-0.22 -0.12	-0.09	-0.14 -0.05	0.12	0.07 0.16	NS		NS		0.15	0.1 0.19	0.14	0.09 0.18	36
SR₀₇	-0.24	-0.25 -0.19	-0.05	-0.1 -0.01	NS		NS		NS		0.14	0.09 0.18	0.18	0.13 0.22	41
CSI.O₈₂	NS		NS		0.05	0.08 0.02	NS		NS		NS		0.04	0.06 0.02	59
CSI.O₀₇	-0.19	-0.26 -0.12	-0.11	-0.16 -0.07	NS		-0.04	-0.06 -0.02	-0.07	-0.1 -0.04	NS		0.05	0.03 0.06	66
CSI.H₈₂	NS		NS		0.03	0.02 0.04	NS		NS		NS		0.03	0.02 0.04	43
CSI.H₀₇	-0.07	-0.12 -0.01	NS		NS		NS		NS		NS		0.03	0.02 0.04	50

447

Table 5 Relationships between changes in species richness (ΔSR), changes in community specialisation indices ($\Delta CSI.O$ and $\Delta CSI.H$) and changes in landscape variables between 1982 and 2007. These relationships were modelled using multiple linear regressions ($N = 256$). The estimated coefficients and confidence intervals are indicated for the significant variables. The explained deviance (D^2) is mentioned as an indicative measure of explanatory power.

	$\Delta Crop$		$\Delta Hedge$	D^2 (%)	
ΔSR	-0.30	-0.46 -0.15	NS	11	
$\Delta CSI.O$	-0.03	-0.05 -0.01	0.02	0.01 0.04	11
$\Delta CSI.H$	-0.02	-0.03	NS	11	

455 **Figure 1** Relationships between changes in species richness (ΔSR), changes in community specialisation indices ($\Delta CSI.O$ and $\Delta CSI.H$) and changes in the amount of crops
 456 between 1982 and 2007. These relationships were modelled using linear regressions ($N = 256$). This figure shows that species richness declined more on sites where the
 457 amount of Crop increased, and that bird assemblages have become more specialised on sites where the percentage of Crop increased.



Appendix 1

We used the MacKenzie et al. (2002) likelihood-based method and the PRESENCE software to calculate corrected estimates of the proportion of sample locations occupied by a species when its detection probability is less than one. This method is based on an extension of the traditional closed-population capture-recapture theory. In 1982 and in 2007, 20-minute point counts were collected in order to have four five-minute listening periods. These four periods were treated as independent visits. This method assumes that (1) sample locations are “closed” to changes in occupancy during the study, and (2) species are never detected by mistake at a sample location when actually absent. Species are analysed separately, species-specific parameters can thus be estimated. Estimated parameters include ψ_i , the probability that a species is present at sample location i (occupancy probability). For species whose distribution was modelled in 1982 and 2007, differences between raw and adjusted occupancy rates were generally low, and that is why we consider uncorrected presence-absence in modelling species distributions.

Latin names	Common names	1982		2007	
		ψ raw	ψ estimated	ψ raw	ψ estimated
<i>Alauda arvensis</i>	Skylark	0.27	0.27	0.22	0.23
<i>Certhia brachydactyla</i>	Short-toed Treecreeper	0.20	0.20	0.25	0.26
<i>Emberiza calendra</i>	Corn bunting	0.20	0.20	0.18	0.18
<i>Emberiza cirius</i>	Cirl Bunting	0.26	0.26	0.16	0.19
<i>Emberiza citrinella</i>	Yellowhammer	0.44	0.44	0.20	0.22
<i>Erithacus rubecula</i>	European Robin	0.42	0.42	0.34	0.34
<i>Fringilla coelebs</i>	Common Chaffinch	0.21	0.22	0.13	0.13
<i>Hyppolais polyglotta</i>	Melodious Warbler	0.13	0.13	0.13	0.13
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Common Nightingale	0.22	0.22	0.33	0.33
<i>Oriolus oriolus</i>	Eurasian Golden Oriole	0.11	0.11	0.11	0.11
<i>Parus caeruleus</i>	Eurasian Blue Tit	0.46	0.46	0.28	0.30
<i>Parus major</i>	Great Tit	0.52	0.52	0.51	0.54
<i>Phylloscopus collybita</i>	Common Chiffchaff	0.30	0.30	0.33	0.34
<i>Saxicola torquata</i>	European Stonechat	0.25	0.25	0.17	0.17
<i>Streptopelia turtur</i>	European Turtle Dove	0.09	0.10	0.14	0.16
<i>Sylvia atricapilla</i>	Eurasian Blackcap	0.75	0.75	0.73	0.73
<i>Sylvia communis</i>	Whitethroat	0.41	0.41	0.07	0.09
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Eurasian Wren	0.53	0.53	0.32	0.33
<i>Turdus merula</i>	Common Blackbird	0.57	0.57	0.40	0.42
<i>Turdus philomelos</i>	Song Thrush	0.14	0.14	0.13	0.13

Appendix 2

Bird data

We used bird data from the French Breeding Bird Survey (FBBS, Jiguet, Devictor et al. in press), a long-term standardised program in which volunteers count breeding birds annually at fixed plots. We restricted the computation of habitat niche indices to the year 2006, in which the required landscape data were available. Details on the FBBS protocol are provided elsewhere; in short, 2×2 km square plots are monitored by volunteers through 10 point counts spread in order to reflect the diversity of habitats within the plot. Points are surveyed twice a year in spring through 5-minute counts during which all birds seen or heard, excluding flyovers, are recorded within a 100-m radius. Counts are always performed within an interval of four to six weeks around May 8th. For the computation of specialisation indices, raptors, wetland species and species occurring on less than 5 per cent of the plots were excluded.

To obtain the density of a species within a plot, we retained the maximum count of individuals over the two sampling occasions at each of the 10 points to limit the risk of under-estimating the point-level density due to species breeding phenology. The density of each species in a given plot was averaged over the 10 point counts to match the resolution of the landscape data.

Landscape data

We extracted landscape data from the public CORINE – Landcover database (Bossard, Feranec et al. 2000). We accounted for five habitat composition categories (artificial areas, agricultural fields, meadows and grasslands, bushy areas, forest), and extracted the total area of each category from each plot using ArcInfo 9.3. Landscape configuration within the 4-km² plots was described through the number of habitat patches and the coefficient of variation (SD / mean) of patch areas within a plot. Additionally, we computed patch compositional diversity according to the Shannon-Wiener index based on the total area of each habitat type within plots. The data used for the computation of species' niche parameters included 724 FBBS plots. The mean, range, and standard deviation of each landscape variable considered are presented in Table 1.

Measuring landscape gradients and species niches

We used the Outlying Mean Index analysis (OMI, Doledec, Chessel et al. 2000), a multivariate niche analysis method, to compute species' specialisations along independent synthetic niche axes. The OMI uses site-habitat

and site-species matrices to compute principal components. The loadings of each landscape variable on the two components retained in our OMI are presented in Table 1. We measured the specialisation as the analytic variance of species' positions on each component. Consequently, each species had as many continuous specialisation measures as there were principal components retained in the OMI.

Interpreting components

The first two components of the OMI explained 79.8% of the total variance. The third axis was not considered as it only explained 10.29% of the variance and had no straightforward ecological interpretation. The first axis was positively correlated with forest areas and, to a lesser extent, bushy areas (Table 1). Agricultural fields and artificial areas also contributed to this axis although their correlation was quite low. This first axis was therefore interpreted as a gradient of landscape openness. The second axis was positively related to patch number but negatively to patch size and to the extent of agricultural areas (Table 1); it was therefore interpreted as a gradient of landscape heterogeneity. We stress that these principal component axes may have a more complex ecological interpretation, as some variables correlate similarly with both. However, this reflects the fact that openness and heterogeneity, like most landscape descriptors, are undoubtedly linked in some way.

514

515 **Table 1**

landscape variable	mean	sd	range	OP	HT
<i>landscape composition</i>					
- artificial areas	8.33	18.25	0-100	-0.418	0.429
- agricultural fields	40.09	32.48	0-100	-0.483	-0.551
- meadows / grasslands	17.47	22.62	0-99.90	-0.138	0.112
- bushy areas	3.51	10.42	0-92.33	0.226	0.103
- forests	22.82	28.13	0-100	0.656	0.152
<i>landscape structure</i>					
- number of patches	9.2	4.26	1-22	-0.173	0.543
- mean patch area	63.20	61.95	18.18- 400.00	0.245	-0.413
- patch diversity	0.829	0.397	0 - 1.758	-0.031	-0.016
<i>explained variance</i>				58.90%	20.91%

516

517 **Appendix 3**

518 The number of sites occupied by farmland bird species in 1994 and 2004 (N = 256)

Common names	Latin names	Number of sites occupied in 1982	Number of sites occupied in 2007	Species whose distribution was modelled in 1982 and 2007	Species whose colonisation events between 1982 and 2007 were modelled	Species whose extinction events between 1982 and 2007 were modelled
Eurasian Blackcap	<i>Sylvia atricapilla</i>	192	187	X	X	X
Common Blackbird	<i>Turdus merula</i>	145	103	X	X	X
Eurasian Wren	<i>Troglodytes troglodytes</i>	136	83	X	X	X
Great Tit	<i>Parus major</i>	132	131	X	X	X
Eurasian Blue Tit	<i>Parus caeruleus</i>	118	71	X	X	X
Yellowhammer	<i>Emberiza citrinella</i>	112	52	X	X	X
European Robin	<i>Erithacus rubecula</i>	107	88	X	X	X
Whitethroat	<i>Sylvia communis</i>	105	64	X	X	X
Common Chiffchaff	<i>Phylloscopus collybita</i>	76	85	X	X	X
Skylark	<i>Alauda arvensis</i>	70	56	X	X	X
Cirl Bunting	<i>Emberiza cirlus</i>	67	42	X	X	X
European Stonechat	<i>Saxicola torquata</i>	64	43	X	X	X
Tree Pipit	<i>Anthus trivialis</i>	63	12			X
Common Nightingale	<i>Luscinia megarhynchos</i>	57	85	X	X	X
Common Chaffinch	<i>Fringilla coelebs</i>	55	78	X	X	X
Short-toed Treecreeper	<i>Certhia brachydactyla</i>	51	63	X	X	X
Corn bunting	<i>Emberiza calendra</i>	51	45	X		X
Song Thrush	<i>Turdus philomelos</i>	36	32	X	X	X
Eurasian Jay	<i>Garrulus glandarius</i>	33	19			X
Melodious Warbler	<i>Hyppolais polyglotta</i>	32	33	X	X	X
Common Firecrest	<i>Regulus ignicapilla</i>	32	8			X

Eurasian Golden Oriole	<i>Oriolus oriolus</i>	28	28	X	X	X
Western Bonelli's Warbler	<i>Phylloscopus bonelli</i>	23	9			
Common Cuckoo	<i>Cuculus canorus</i>	22	19			
European Turtle Dove	<i>Streptopalia turtur</i>	22	36	X	X	
Red-backed Shrike	<i>Lanius collurio</i>	20	17			
European Green Woodpecker	<i>Picus viridis</i>	20	3			X
Garden Warbler	<i>Sylvia borin</i>	19	3			
Great Spotted Woodpecker	<i>Dendrocopos major</i>	15	22			
Carion Crow	<i>Corvus corone</i>	12	6			
Woodlark	<i>Lullula arborea</i>	12	10			
European Goldfinch	<i>Carduelis carduelis</i>	11	9			
Common Linnet	<i>Carduelis cannabina</i>	10	8			
Eurasian Nuthatch	<i>Sitta europea</i>	10	13			
Common Wood Pigeon	<i>Columba palumbus</i>	9	23			
Eurasian Hoopoe	<i>Upupa epops</i>	6	7			
Lesser Spotted Woodpecker	<i>Dendrocopos minor</i>	5	0			
Mistle Thrush	<i>Turdus viscivorus</i>	3	16			
Zitting Cisticola	<i>Cisticola jundicis</i>	2	8			
White Wagtail	<i>Motacilla alba</i>	2	1			
Grey Wagtail	<i>Motacilla cinerea</i>	1	0			
Western Yellow Wagtail	<i>Motacilla flava</i>	1	0			
Eurasian Collared Dove	<i>Streptopelia decaocto</i>	1	11			
Whinchat	<i>Saxicola rubetra</i>	1	0			
Eurasian Wryneck	<i>Jynx torquilla</i>	0	3			
Dunnock	<i>Prunella modularis</i>	0	6			

Relating habitat and climatic niches in birds

Barnagaud, Jean-Yves (1) corresponding author jean-yves.barnagaud@cemagref.fr

Barbet-Massin, Morgane (2)

Jiguet, Frédéric (2)

Devictor, Vincent (3)

Le Viol, Isabelle (2)

Archaux, Frédéric (1)

Affiliations

(1) Cemagref, Domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson, France

(2) Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, CP 51, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

(3) Institut des Sciences de l'Evolution, UMR CNRS-UM2 5554, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier, France.

Keywords

climate envelope ; ecological niche ; habitat gradient ; niche breadth ; niche

multidimensionality ; niche position ; species distribution

ABSTRACT

Predicting species' responses to global changes is a major challenge in ecology. Yet, climate and habitat effects have generally been considered separately. Using high-resolution data on birds, we related climatic and habitat niche positions and breadths of 74 European bird species, controlling for life history traits and phylogeny. We found that cold climate species tended to have niche positions in closed habitats, as expected by the interaction between selective pressure and habitat distribution at large scale. We further found a positive correlation between climate and habitat niche breadths suggesting a two-way interaction driven by species' local adaptation between climate and habitat niches. Our results suggest that predicting species' responses to concurring climatic and habitat changes requires the integration of the multidimensionality of the ecological niche.

INTRODUCTION

Biogeography and community ecology are increasingly integrated into a common framework whereby local processes influencing community dynamics are recognized to interact with larger scale processes [1]. It is now widely accepted that large scale distributional range patterns are related to local abundances [2,3], and that this relationship is itself influenced by niche characteristics [4,5]. Current global changes affect species' distributions at various scales, from reshaping local community compositions due to habitat modifications [6] to shifting range limits of species tracking climate warming [7]. However, predicting distributional responses to such multifaceted and multiscale changes is still challenged by the multidimensionality of the ecological niche. Understanding how the various axes of ecological niches, and particularly those which relate directly to global changes, interact to shape species' occurrence at various spatial scales, is therefore a fruitful perspective in ecology and conservation biology.

Many studies focusing on the response of species to global changes have used climatic and habitat niches as independent additive factors [e.g. 7]. Additionally, most distribution models have exclusively used coarse habitat descriptors, considering local habitat as a secondary fine grained filter [8]. However, because both climate and habitat are related, their changes should concurrently drive shifts in species' distributions [9]. While incorporating both coarse and fine grained variables in range models is expected to improve their predictive power [10], a comprehensive framework recognizing the interactions between habitat and climatic niches is missing [but see 1].

A quantitative projection of the niche defined by a species' niche position and breadth along easily measurable ecological gradients provides direct information on the range of conditions that the species tolerates [e.g. 11]. Niche position can then be regarded as a coarse-grained measure of the type of resource use, determined by species' evolutionary history and long-term adaptative pressures [12,13], while niche breadth corresponds to the range of resource use and is more likely to vary regionally [14]. Niche breadth and position influence species' ranges at different scales [5]: position sets the coarse space where a species can occur according to the large-scale distribution of resources [4], while breadth is a fine filter that determines species' ability to cope with the local structure of resources and biotic interactions [15]. Making general inference about how species with differing habitat niches segregate along climatic gradients should therefore be a promising step towards a more comprehensive incorporation of niche parameters into the assessment of species' distributional responses to global changes.

In the perspective of identifying relationships between habitat and climatic niche that could improve our understanding of species' responses to concurrent local and large-scale environmental changes, we tested predictions on the relationship between habitat and climatic niche positions and breadths on 74 European bird species. Birds are particularly suitable for such cross-niche analysis as they rely on well identified habitat and climatic gradients, are well monitored at large spatial scale, and often exhibit responses to habitat gradients well correlated to those of other groups [16].

First, historical changes in habitat distributions have likely driven current links between birds climatic and habitat niches. The expansion of European forest following glaciations lead to major North-South vegetation belts [17]. Additionally, historical high levels of agriculture-

induced disturbances in Southern Europe result into more heterogeneous habitats than in the North, that is, essentially more open habitats [18]. Consequently, we predicted that open habitat species occupy warmer climatic niches than forest species.

Second, two competing predictions can be made on the links between climatic and habitat niche breadths. On the one hand, an evolutionary trade-off between the ability of species to exploit a range of resources and their ability to use each one should select species with either narrow niches in few abundant resources or species with large niche breadths in various limiting resources [e.g. 19]. Accordingly, negative or no relationship is expected between habitat and climatic niche breadths. Alternatively, the niche breadth hypothesis suggests that species tolerant to a resource tend to be tolerant to many others, which should result in positive correlation between niche breadth on climatic and habitat axes [4].

METHODS

Bird data

Data came from the French Breeding Bird Survey (FBBS), a long-term monitoring scheme launched in 2001 in which volunteer ornithologists survey common breeding bird species through point counts all over France (Fig. 1) [20]. We excluded the first survey year, in which data were sparse and spatially clustered: hence, our survey period extends from 2002 to 2008 (1391 plots surveyed at least one year, 648 ± 96 SD plots per year). In the FBBS, 2×2 km square plots are randomly selected in a 10-km radius around a locality provided by the observer. In each plot, 10 point counts have to be spread in order to represent at best the diversity of occurring habitats. Observers provide each year a hierarchical description of the

point-level habitat, from which we derived a simplified habitat classification corresponding to an explicit gradient of habitat structure ranging from forest to farmland (Appendix S1). Points which could not be classified along this gradient due to insufficient description were excluded, resulting in an average of 2997 ± 847 points per year. No latitudinal trend appeared in the distribution of habitats at the FBBS scale (Appendix S1).

Observers surveyed each point twice a year, before and after May 8th, with a 4 to 6 weeks interval between visits. A visit consisted in a 5-minutes count during which all species heard or seen in a radius of 100 meters around the point, except flyovers, had to be identified and counted. Raptors and wetlands species were excluded from our data because they are not sampled adequately by this scheme, resulting in a final sample size of 74 species (Appendix S2). We averaged the counts across the two visits for each species, to avoid over-estimation of the true density due to the presence of transient birds or under-estimation because of non-singing birds at the first visit (late migrants) or the second (early singing species).

Habitat niche

We quantified species' habitat niche positions as their barycentre on the habitat structure gradient. To account for regional variations that frequently influence niche breadth [14], we calculated separate positions in each biogeographical zones of the FBBS area (Alpine, Atlantic, Continental, Mediterranean), and averaged them across years and zones. For a species i , a year j , and a zone z , the barycentre $G_{i,j,z}$ is calculated across the eight (k) habitat-level densities (as a species' density averaged within the FBBS points in habitat k) $d_{i,j,z,k}$ as:

$$G_{i,j,z} = \frac{\sum_{k=1}^K (habitat_k \times \overline{d_{i,j,z,k}})}{\sum_{k=1}^K \overline{d_{i,j,z,k}}}$$

The breadth of the realized habitat niche is reflected by the difference between species that spread across all or many possible habitat structures (generalists) and those restricted to few habitats (specialists) at large spatial scales. Therefore, the variance of the densities of a specialist species across a fixed number of habitat types should be lower than that of a generalist. Based on this assumption, we measured species' niche breadth through the coefficient of variation of a species' densities across our eight habitat classes [Species Specialization Index, SSI, 21]. For a species i , in a year j , and a zone z , the $SSI_{i,j,z}$ is calculated through mean habitat level (k , from 1 to 8) densities $d_{i,j,z,k}$ as:

$$SSI_{i,j,z} = -1 \times \frac{SD(d_{i,j,z,k})}{d_{i,j,z,k}}$$

Note that this measure is robust to several sources of heterogeneity, including variations in habitat composition and detectability [22]. The $\times -1$ coefficient made species with narrow niche breadths exhibit the lowest values. Similarly to habitat positions, breadths were averaged across years and zones.

Climatic niche

As for habitats, the climatic niche can be quantified in terms of climate position (the average climate experienced by a species over its current range) and climate specialization (the range of climates that a species tolerates). We computed climatic niche positions and breadths for the 74 species from $0.5 \times 0.5^\circ$ grids providing the mean March to July monthly temperatures (Wordclim database, <http://www.wordclim.org>) over species' Western Palaearctic distribution ranges provided by the digitalization of maps published by [23]. Climatic position corresponded to the average temperature experienced by a species over its range [24]; climatic breadth was the difference between the mean temperature of the 5% hottest and 5% coldest

grid cells of a species' presence [25]. Both climatic position and breadth were log-transformed to limit the effect of extreme values.

Statistical analyses

We related climatic position and breadth to respectively habitat position and breadth using generalized least square (GLS) regressions. We only introduced linear terms in the models as exploratory analyses did not suggest non-linearities in the relationships between niche parameters. We further included covariates to control analyses for species-specific traits likely to influence niche characteristics. At any scale, selection processes occur more strongly on species with long generation times, narrowing their niche breadths, while species with shorter generation times should have wider niches [26]. Migration strategy also correlates well with species' response to climate and habitat changes [27]. Age of first breeding (one or more years old, as the closest indicator to generation time available for all species in our sample) and migratory status (long or short distance migrant) were thus included in models for both niche positions and breadths based on data from [23]. Second, model parameters may be blurred because species that share long evolutionary histories are more likely to exhibit similar niches than evolutionary distant ones [28]. We therefore accounted for the phylogenetic relationships in our species set in the correlation matrix of the GLS, by assuming a Grafen correlation structure depending on a phylogenetic tree (see Appendix S2) derived from the classification proposed by Sibley & Ahlquist [29] updated by Möller [30] and computed with the ape package in R software [31]. Note that the estimated ρ parameter of the correlation structure matrix in GLS gives a measure of the influence of phylogenetic relatedness on the estimation of parameters, but its statistical properties do not allow making accurate inference on evolutionary causes of such patterns [32].

We compared the models including niche predictors to models with no explanatory variables or only life history traits through the percentage of explained deviance and Akaike's Information Criterion weights (AICw), which measure the relative amount of information provided by competing models [33].

RESULTS

Models for niche positions and breadths explained similar amounts of deviance (>10%, Tab. 1) and provided consistently more information than null models and models including life history traits only (Tab. 1). Cold climate species were related to more forested habitats than warm climate species, which preferred farmland habitats (Fig. 2A, slope of habitat position = $0.03 \pm 0.01\text{SE}$, $F_{1,74} = 8.9$, $p = 0.004$). Habitat and climatic niche breadths were positively related, so that climate specialists were also habitat specialists (Fig. 2B, slope of habitat breadth = 0.10 ± 0.04 , $F_{1,74} = 6.85$, $p < 0.01$). Eight species had wider climatic niche breadths than average (mean = $19.85^\circ\text{C} \pm 2.24$, mean of the remaining 66 species = 13.91 ± 1.61 , one-sided mean comparison test $t = -7.27$, $df = 7.90$, $p < 0.0001$; Fig. 2B), while their climatic positions and habitat positions and breadths were similar to those of the other species (Fig. 2). Six of these eight climatic generalists (*Streptopelia decaocto*, *Hirundo rustica*, *Delichon urbicum*, *Motacilla alba*, *Pica pica*, *Passer domesticus*) were species that are most closely related to human settlements among our species sample, while the two remaining (*Motacilla flava* and *Streptopelia turtur*) are favoured to some extent by agriculture [23]. Life history traits did not add information compared with the null model (Tab. 1), and Grafen's ρ were low (Tab. 1), indicating weak effects of phylogenetic relatedness between species ($\rho < 0.21$, Tab. 1).

DISCUSSION

We found consistent correlation patterns between habitat and climatic positions and specializations in common European passerines while controlling for phylogenetic relatedness or life history traits. Human-related species did not depart from this pattern, but had wider climatic niches than average. These results show that climatic and habitat niches, while influencing species' distributions at different scales, are coupled in a set of widespread sympatric species, independently from any latitudinal gradient in habitats.

Birds climatic positions may be to some extent low-noise surrogates of their habitat niche positions in temperate regions, as far as direct climatic physiological constraints remain non-limiting [5,34,35]. Species may have followed the northwards recolonization of forest during the last postglacial period through local adaptation until reaching the limits of their fundamental climatic niches [17] or other barriers to dispersal and local adaptation [36]. Instead, open-habitat species may have remained at warm climatic positions because of more heterogeneous habitats structures in low latitudes [18]. Note however that our study does not encompass a few boreal species which, as occurring above the latitudinal limits of tree range, have cold climatic and open habitat niches. The extent to which the biogeographical context and the scale of our study may mask more complex relationship between habitat and climatic niches depends on the number and abundance of such extreme species, but does not necessarily influence interpretations of the underlying processes.

Species with narrow climatic breadths may be restricted to the particular habitat structures that prevail within their thermal ranges because climatic constraints prevent local adaptation or dispersal at their range margins, and thus the encounter of new habitat conditions [37,38].

Instead, species whose colonization ability is not limited by climatic constraints can spread across wider areas and encounter on average a larger diversity of habitat. Such species are therefore more prone to species-level habitat generalism, either because of plastic habitat selection or local adaptation to differing habitats at differing climatic locations within the range [3]. Climatic generalists should rarely achieve narrow habitat niches because the adaptive value of specializing to a particular habitat structures may differ according to climate, either because of cogradient evolution [39] or climate-induced heterogeneity in the resources available in a particular habitat. Alternatively, the evolution of narrow habitat breadth may be a barrier to filling the entire climatic space available to a species [36], in which case such species' distribution would be more constrained by the climatic distribution of their optimum habitat rather than by climate itself. Intraspecific approaches could therefore help disentangling processes that drive covariance between niches, more variations in habitat position and breadth being expected in species for which climate is the major driving force at large scales.

Human-related species exhibit wider climatic niches than other species with similar habitat breadths. Urban areas may act as climatic refuges by offering warmer conditions and higher resource availability than non-urban habitats at similar latitudes, allowing species that tolerate urbanization to persist or expand into colder areas than non-urban species with similar climatic positions [40]. Hence, species able to exploit human-linked resources appear less climatically limited than others, supporting the hypothesis that climatic gradients in habitats are more influential than climate itself in shaping birds' range limits.

Many distribution models show that climatic variables predicting ranges better than habitat , however the underlying processes remain unclear [41] and are scale-dependent [8]. Our

results suggest that instead of being merely a fine-scale filter, habitat niche may influence climatic niche position. Because local adaptation, species interactions and dispersal are essential mechanisms of range limits setting [42], large-scale climatic conditions could be surrogates of local processes directly influencing selection and population dynamics [43]. Measuring the realized habitat and climatic niche is therefore an essential step in recognizing which predictors have direct effects on range limits, and which are more mediated by local parameters. Additionally, our results imply that climate change would only affect distributions if new climatically suitable areas also undergo habitat changes that match species' habitat niche position, contributing to the discrepancies between shifts in species' distributions and their climatic envelopes [24]. For this, a more extensive understanding of within-niche interactions integrating climatic and habitat niches will undoubtedly constitute a major step towards mechanistic range modelling.

ACKNOWLEDGEMENTS

We sincerely thank all the volunteers of the FBBS on which our data rely. VD received financial support from the Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (project FABIO and PHYBIO). JYB received financial support from the Region Centre (n°200800033784), I LV from Scales project (FP7-ENV-2008-1, no. 226852).

REFERENCES

1. Jetz W, Wilcove DS, Dobson AP (2007) Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds. *Plos Biology* 5: 1211-1219.
2. Johnson CN (1998) Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature* 394: 272-274.
3. Holt RD, Lawton JH, Gaston KJ, Blackburn TM (1997) On the relationship between range size and local abundance: Back to basics. *Oikos* 78: 183-190.
4. Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
5. Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology and Systematics* 40: 415-436.
6. Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
7. Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 637-669.
8. Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
9. Luoto M, Virkkala R, Heikkinen RK (2007) The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. *Global Ecology and Biogeography* 16: 34-42.
10. Pigot AL, Owens IPF, Orme CDL (2010) The environmental limits to geographic range expansion in birds. *Ecology Letters* 13: 705-715.
11. Doleddec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis: A new method. *Ecology* 81: 2914-2927.

12. Rannap R, Lohmus A, Briggs L (2009) Niche position, but not niche breadth, differs in two coexisting amphibians having contrasting trends in Europe. *Diversity and Distribution* 15: 692-700.
13. Peterson AT, Soberon J, Sanchez-Cordero V (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
14. Murphy HT, Lovett-Doust J (2007) Accounting for regional niche variation in habitat suitability models. *Oikos* 116: 99-110.
15. Devictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, et al. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47: 15-25.
16. Pereira HM, David Cooper H (2006) Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 123-129.
17. Hewitt GM (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
18. Sanderson EW, Jaiteh M, Levy MA, Redford KH, Wannebo AV, et al. (2002) The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52: 891-904.
19. Futuyma DJ, Moreno G (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 19: 207-233.
20. Jiguet F, Devictor V, Julliard R, Couvet D (in press) French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica*.
21. 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.
22. Barnagaud J, Devictor V, Jiguet F, Archaux F (in press) When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography*.

23. Cramp S, Simmons KEL, editors (1977) Handbook of the Birds of the Western Palearctic: Oxford University Press. 4898 p.
24. Devictor V, Julliard R, Couvet D, Jiguet F (2008) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 275: 2743-2748.
25. Jiguet F, Gregory R, Devictor V, Green RE, Vorisek P, et al. (2009) Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Global Change Biology* 16: 497-505.
26. Prinzing A (2003) Are generalists pressed for time? An interspecific test of the Time-Limited Disperser Model. *Ecology* 84: 1744-1755.
27. Julliard R, Jiguet F, Couvet D (2004) Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* 10: 148-154.
28. Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *American Naturalist* 160: 712-726.
29. Sibley CG, Ahlquist JE (1990) *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution.*; Press YU, editor. New Heaven. 1080 p.
30. Möller AP (2006) Sociality, age at first reproduction and senescence: comparative analyses of birds. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 682-689.
31. Paradis E (2006) *Analyses of Phylogenetics and Evolution with R*. New York Springer. 211 p.
32. Grafen A (1989) The phylogenetic regression. *Philosophical transaction of the Royal Society series B* 326: 119–157.
33. Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2nd edition. Heidelberg: Springer-Verlag. 490 p.

34. Harrington R, Woiwod I, Sparks T (1999) Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 146-150.
35. Thuiller W, Araujo MB, Lavorel S (2004) Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography* 31: 353-361.
36. Araujo MB, Pearson RG (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Oikos* 28: 693-695.
37. Holt RD, Keitt TH (2000) Alternative causes for range limits: a metapopulation perspective. *Ecology Letters* 3: 41-47.
38. Gaston KJ (2009) Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 276: 1395-1406.
39. Byars SG, Papst W, Hoffmann AA (2007) Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* 61: 2925-2941.
40. Zuckerberg B, Bonter DN, Hochachka WM, Koenig WD, DeGaetano AT, et al. (2011) Climatic constraints on wintering bird distributions are modified by urbanization and weather. *Journal of Animal Ecology* 80: 403-413.
41. Morin X, Lechowicz MJ (2008) Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology Letters* 4: 573-576.
42. Lavergne S, Mouquet N, Thuiller W, Ronce O (2010) Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 41: 321-350.
43. Gaston KJ, Blackburn T (2000) *Pattern and process in macroecology*. Oxford: Blackwell Publishing. 377 p.

FIGURE LEGENDS

Figure 1. The 1391 2×2km plots of the French Breeding Bird Survey monitored at least one year between 2002 and 2008.

Figure 2: Relationships between climatic and habitat niche positions (a) and breadth (b) in 74 European bird species. The habitat gradient varies from 1: forest to 8: openland. Du = *Delichon urbicum*; Hr = *Hirundo rustica*; Ma = *Motacilla alba*; Mf = *Motacilla flava*; Pd = *Passer domesticus*; Pp = *Pica pica*; Sd = *Streptopelia decaocto*; St = *Streptopelia turtur*. Plain lines are fitted from generalized least square regressions accounting for phylogenetic structure, generation time and migratory status.

TABLES

Table 1. Performances of generalized least square linear regressions relating climatic and habitat niche positions or breadths in 74 bird species.

niche parameters	position					breadth				
	ED	K	AIC	AICw	ρ	ED	K	AIC	AICw	ρ
intercept	0	2	-74.92	0.124	0.00	0	2	-57.43	0.24	0.20
intercept + LHT	2.8	4	-73.00	0.047	0.00	0.96	4	-54.14	0.05	0.21
intercept + LHT + niche	12	5	-78.72	0.829	0.04	10.4	5	-59.58	0.71	0.20

AIC: Akaike's Information Criterion; ED: explained deviance (in %); K: number of parameters; AICw: AIC weights. ρ measures the effect of phylogenetic relatedness on parameters in generalized least square regressions. Three models are compared: intercept only, life history traits (LHT), and LHT + habitat niche parameter (either position or specialization according to the response variable).

FIGURES

Figure 1

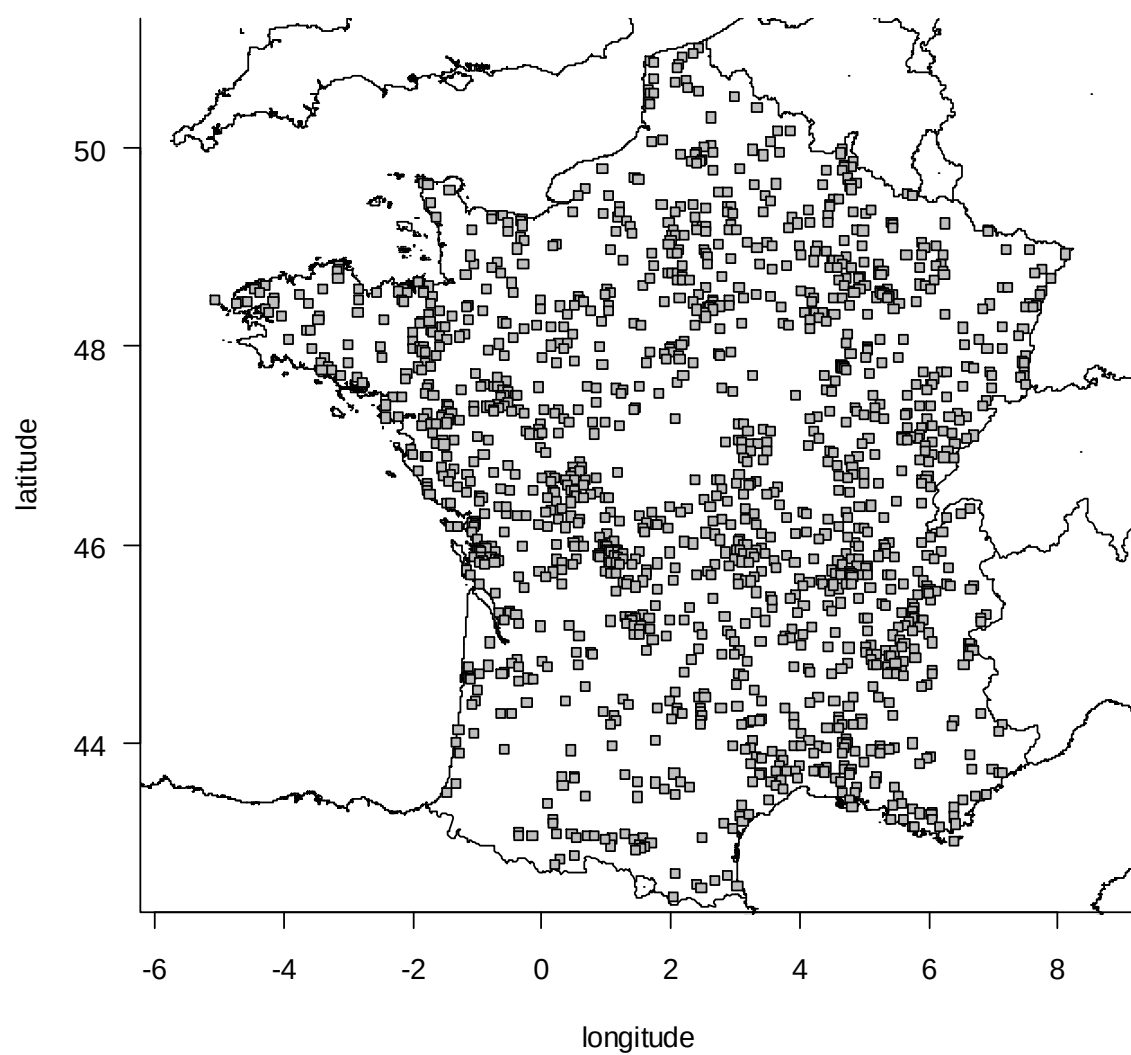
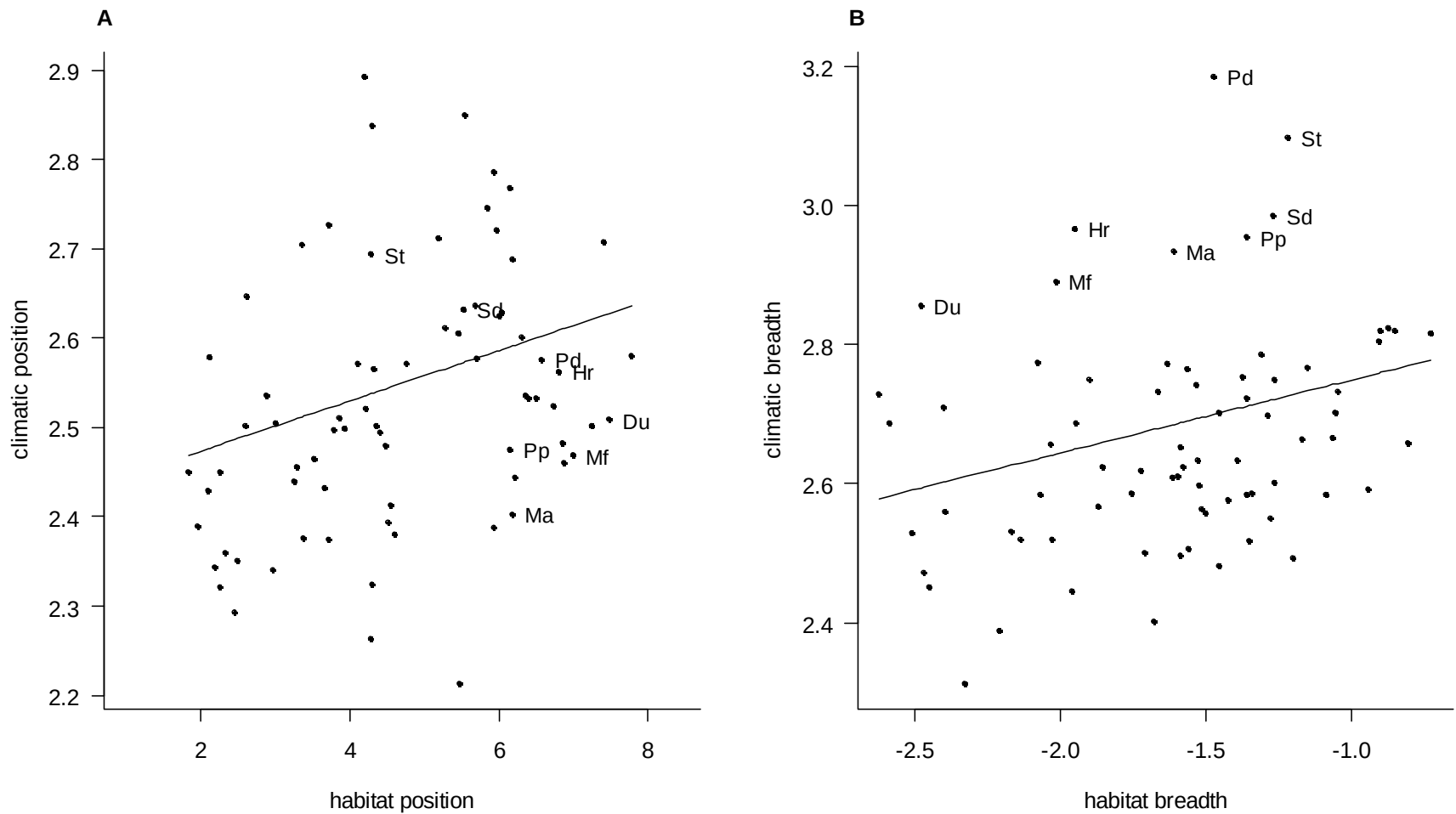


Figure 2



Appendix 1: Habitat classes used for the computation of niche parameters

(a) Original habitat coding system used by observers

Class	Sub-category 1	sub-category 2	sub-category 3
A. Forest (trees > 5m high)			
	1 deciduous	1 semi-natural or mixed ages	1 Oak
	2 conifer	2 even-aged plantation	2 Beech
	3 mixed (> 10% each)	3 uneven-aged plantation	3 Maple
		4 mature plantation (> 10m high)	4 Chestnut tree
		5 young plantation (5-10m)	5 other deciduous
		6 park (sparse trees with meadows)	6 Fir
		7 dense undergrowth	7 Spruce
		8 moderate undergrowth	8 Pine
		9 sparse undergrowth	9 Larch
		10 presence of deadwood	10 other conifer
		11 absence of deadwood	11 other species
B. Bushes (or young forest < 5m high)			
	1 regeneration forest	1 deciduous	1 mostly high (3-5 metres)
	2 chalky bushes	2 conifer	2 mostly small (1-3 metres)
	3 moorland	3 mixed (10% each)	3 dense undergrowth
	4 young coppice	4 marsh deciduous bushes	4 moderate undergrowth
	5 new plantation	5 marsh coniferous bushes	5 sparse undergrowth
	6 clear cut	6 marsh mixed bushes	6 fern
	7 others	7 evergreen leaves	7 pasture
		8 garrigue	
		9 scrubland	
C. grasslands, marshes and moorlands			
	1 dry calcareous grassland	1 edge with trees	1 non pastured
	2 herbaceous moorland	2 edge without trees	2 Pastured
	3 heather moorland	3 tree line without edge	3 hay
	4 natural wet grassland	4 other field limit (wall, ditch)	4 many ferns
	5 other dry grasslands	5 isolated trees (1 – 10)	
	6 flooded grassland /pastured marsh	6 no edge nor limit	
	7 reed bed	7 Mountain	

8 other open marshes	8 dyke
9 exploited salt marshes	
10 peat bog	
11 natural salt marshes	

D. cultivated areas

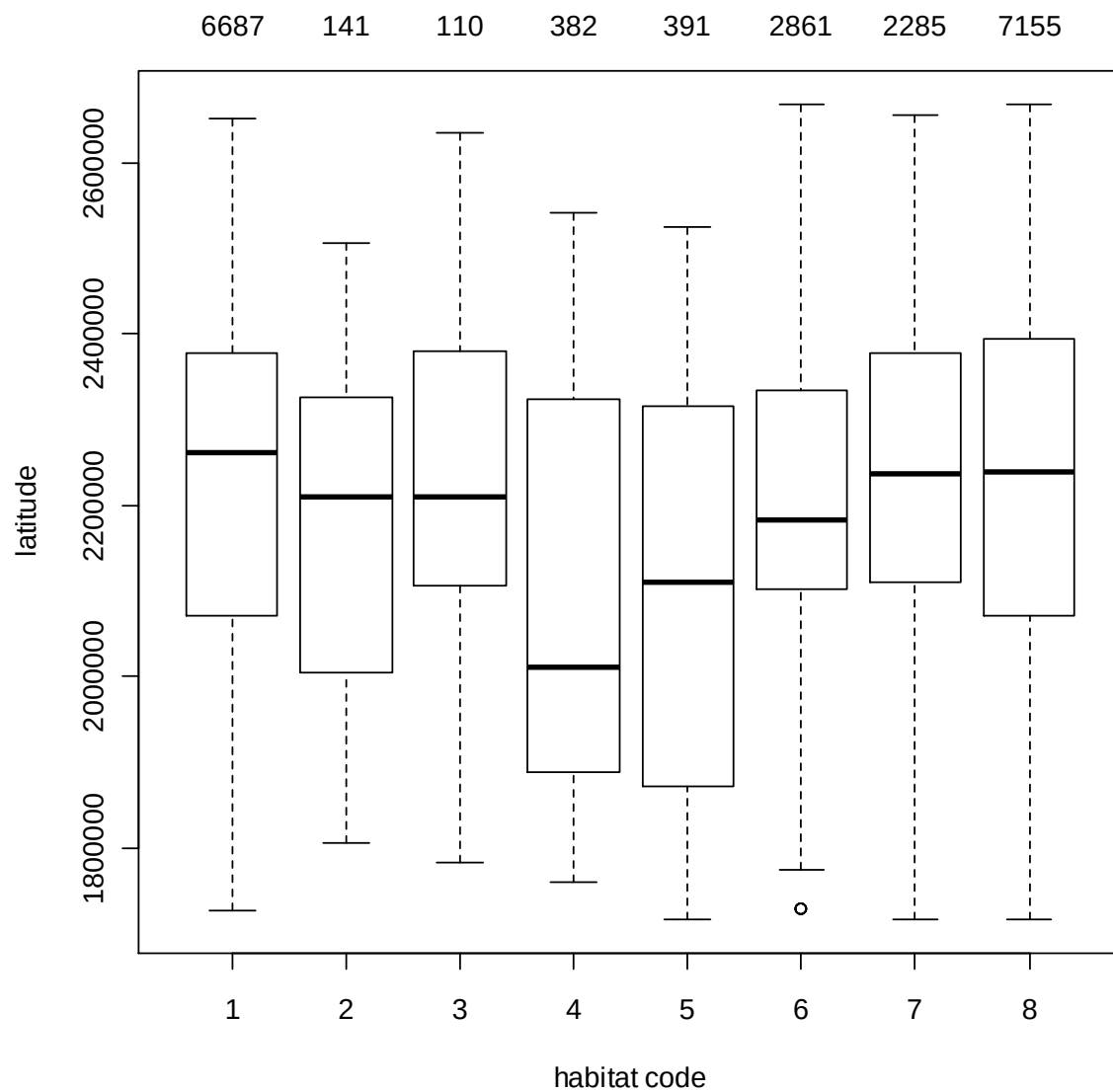
1 cultivated meadow	1 edge with trees	1 non pastured
2 non cultivated meadow	2 edge without trees	2 pastured
3 mixed meadows - crops	3 tree line without edge	3 cereals
4 large scale crops	4 other field limit (wall/ditch)	4 maize
5 grove / grapevine / truckers	5 isolated trees (1 – 10)	5 sunflowers
6 other crops	6 farmyard	6 rape
	7 no edge nor limit	7 root crops
		8 naked soil
		9 other crops
		10 rice fields

(b) correspondence between the coding system retained in our habitat structure gradient and the original coding system (a)

category	broad class	sub - category 1	sub - category 2	sub - category 3
1	A	1 - 3	1 - 4	1 - 11
2	A	1 - 3	6	1 - 11
3	A	1 - 3	5	1 - 11
4	B	1 - 7	1 - 9	1
5	B	1 - 7	1 - 9	2
6	C	1 - 11	1	1 - 4
	D	1 - 6	1	1 - 10
7	C	1 - 11	2 - 3	1 - 4
	D	1 - 6	2 - 3	1 - 10
8	C	1 - 11	4 - 8	1 - 10
	D	1 - 6	4 - 8	1 - 10

B: Latitudinal distribution of habitat classes in the FBBS data

Figure 1. Latitudinal distribution of habitat classes used in the computation of habitat specialization and position indices at the FBBS scale. Habitat classes refer to those described in Table (b), and latitude is given in Lambert II extended coordinates. The number of points per habitat class is given above each box. See the description of habitat classes in appendix 1A.



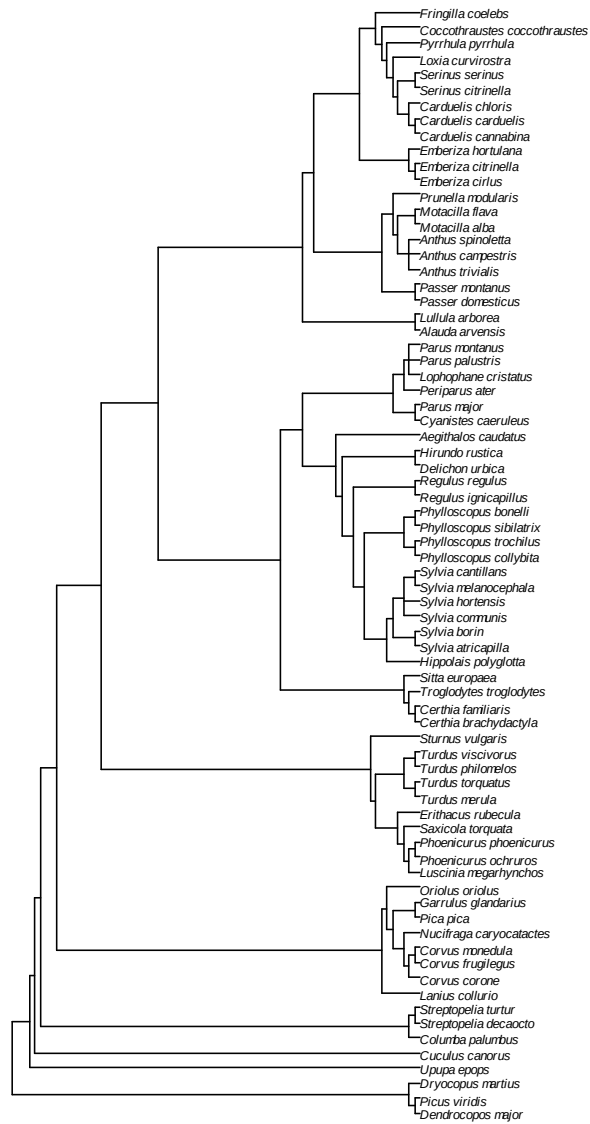
Appendix 2: species set and phylogenetic tree

A: List of the species included in our analyses and associated life history traits. Sedentary species are counfounded with short distance migrants. Age of first breeding is a two-level variable (1 = first breeding in first year, 2 = first breeding in second year or later)

full species	migratory status	age of first breeding
Aegithalos caudatus	short distance	1
Alauda arvensis	short distance	1
Anthus campestris	short distance	1
Anthus spinoletta	short distance	1
Anthus trivialis	long distance	1
Carduelis cannabina	short distance	1
Carduelis carduelis	short distance	1
Carduelis chloris	short distance	1
Certhia brachydactyla	short distance	1
Certhia familiaris	short distance	1
Coccothraustes coccothraustes	short distance	1
Columba palumbus	short distance	1
Corvus corone	short distance	2
Corvus frugilegus	short distance	2
Corvus monedula	short distance	2
Cuculus canorus	long distance	2
Cyanistes caeruleus	short distance	1
Delichon urbicum	long distance	1
Dendrocopos major	short distance	1
Dryocopus martius	short distance	1
Emberiza cirrus	short distance	1
Emberiza citrinella	short distance	1
Emberiza hortulana	long distance	1
Erithacus rubecula	short distance	1
Fringilla coelebs	short distance	1
Garrulus glandarius	short distance	2
Hippolais polyglotta	long distance	1
Hirundo rustica	long distance	1
Lanius collurio	long distance	1
Lophophane cristatus	short distance	1
Loxia curvirostra	short distance	1
Lullula arborea	short distance	1

<i>Luscinia megarhynchos</i>	long distance	1
<i>Motacilla alba</i>	short distance	1
<i>Motacilla flava</i>	long distance	1
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	short distance	2
<i>Oriolus oriolus</i>	long distance	2
<i>Parus major</i>	short distance	1
<i>Passer domesticus</i>	short distance	1
<i>Passer montanus</i>	short distance	1
<i>Periparus ater</i>	short distance	1
<i>Phoenicurus ochruros</i>	short distance	1
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	long distance	1
<i>Phylloscopus bonelli</i>	long distance	1
<i>Phylloscopus collybita</i>	long distance	1
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	long distance	1
<i>Phylloscopus trochilus</i>	long distance	1
<i>Pica pica</i>	short distance	2
<i>Picus viridis</i>	short distance	1
<i>Poecile montanus</i>	short distance	1
<i>Poecile palustris</i>	short distance	1
<i>Prunella modularis</i>	short distance	1
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	short distance	1
<i>Regulus ignicapillus</i>	short distance	1
<i>Regulus regulus</i>	short distance	1
<i>Saxicola torquata</i>	short distance	1
<i>Serinus citrinella</i>	short distance	1
<i>Serinus serinus</i>	short distance	1
<i>Sitta europaea</i>	short distance	1
<i>Streptopelia decaocto</i>	short distance	1
<i>Streptopelia turtur</i>	long distance	1
<i>Sturnus vulgaris</i>	short distance	1
<i>Sylvia atricapilla</i>	short distance	1
<i>Sylvia borin</i>	long distance	1
<i>Sylvia cantillans</i>	long distance	1
<i>Sylvia communis</i>	long distance	1
<i>Sylvia hortensis</i>	long distance	1
<i>Sylvia melanocephala</i>	short distance	1
<i>Troglodytes troglodytes</i>	short distance	1
<i>Turdus merula</i>	short distance	1
<i>Turdus philomelos</i>	short distance	1
<i>Turdus torquatus</i>	short distance	1
<i>Turdus viscivorus</i>	short distance	1
<i>Upupa epops</i>	long distance	1

1 **B: Phylogenetic tree of the 74 species listed in A.**



**Cross-scale effects of forest structure and composition on the average climatic niche in
bird communities**

Submitted as an Original Article

Authors

Barnagaud, Jean-Yves (1) corresponding author, e-mail: jean-yves.barnagaud@cemagref.fr

Barbaro, Luc (2)

Jiguet, Frédéric (3)

Barbet-Massin, M. (3)

Archaux, Frédéric (1)

Affiliations

(1) Cemagref, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson, France

(2) INRA, UMR1202 Biodiversity, Genes and Communities, 69 route d’Arcachon, F-33612
Cestas, France

(3) Muséum National d’Histoire Naturelle, UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, Centre de
Recherches sur la Biologie des Populations d’Oiseaux, CP 51, 55 rue Buffon, 75005 Paris,
France

Running headline

Habitat and climatic niche in bird communities

ABSTRACT

Aim. Accounting for the cross-effects of climate and habitat is required to understand and predict accurately species' distributions and temporal variations. While climate-mediated segregation of habitat niches at large spatial scales have been extensively explored, the influence of habitat on the fine-grained distribution of climatic niches is less clear. Here, we specifically tested whether interactions between forest structure and composition could drive the assemblage of bird species according to their climatic niches at coarse and fine spatial resolutions.

Location. France

Methods. We investigated the relationships between the average thermal preference of terrestrial bird communities and forest amount, structure and composition through a predictive multimodel inference framework. For this, we performed a cross-scale analysis relying on 641 landscape-level breeding bird survey plots and 713 point count spread within six large forests, and associated with fine-grained remote sensing habitat data.

Results. The average thermal preference of bird communities decreased with the area of forest at the landscape level. The pattern was stronger in the southernmost part of the study area, in landscapes dominated by conifer forests. Consistently, the thermal preference of local-scale bird communities also decreased with distance to forest edge and proportion of conifers in stands, but increased with stand height. All relationships were transferable between regions or forests with high predictive values.

Main conclusions. The results were attributable to two main non-mutually exclusive processes. First, because microclimatic conditions are cooled and buffered by tree cover, forests are likely to provide more suitable conditions to cold-dwelling bird species than open habitats. Such species may also avoid the unstable and warm local climatic conditions that occur near edges, and therefore favour forest interiors. However, the response of community climatic preference to forest composition and local vegetation structure can not be solely explained by direct effects of microclimate. Instead, we propose that covariances between habitat and climatic niches driven by the biogeographical histories of birds' trophic and habitat resources may better account for our results. We further discuss the possible implications of such habitat-mediated structuring of community thermal preferences in our understanding of climate-driven distributional changes.

Keywords

biogeographic distributions, bird communities, climate, cross-scale analysis, ecological niche, habitat, multimodel inference

INTRODUCTION

Communities are structured by the simultaneous influence of biotic and abiotic gradients, hierarchically structured across spatial or temporal scales (Allen & Starr, 1982; Gaston, 2000; Mc Gill *et al.*, 2006). At the coarsest scales, these filters are mainly related to heterogeneities in the rate of energy input and level of resource availability per spatial unit (Rueda *et al.*, 2010; Jonsson *et al.*, 2011). Albeit relationships between energy and climate are often not straightforward (Clarke & Gaston, 2006), standard climatic descriptors (e.g. temperature, surface air pressures, hygrometry) are widely used as proxies to model the influence of the distribution of energy on large-scale patterns of species assemblages and distributions (Hawkins *et al.*, 2003). However, while climatic variables predict well regional species pools, they perform poorly at more local scales (Baselga & Araújo, 2010), revealing complex interactions between the coarse and fine grained processes of community assembly (Keddy, 1992). Accordingly, the relative roles of habitat and climatic filters as drivers of species' geographic ranges have long been debated (Grinnell, 1914; Macarthur, 1972; Holt, 2003; Sexton *et al.*, 2009), and are at the front of climate-change related biodiversity issues (Pearson & Dawson, 2003; Parmesan, 2006; Araújo & Luoto, 2007). Existing evidence tend to invoke their scale-based partitioning, with large-scale climate patterns determining the broad limits of species' ranges, while habitats and biotic interactions are considered fine-grained filters that shape the local distribution patterns (Root, 1988; Luoto *et al.*, 2007; Pigot *et al.*, 2010). Such local processes include in particular local (micro)climatic features, habitat, nutrient or prey availability, and biotic interactions (Pearson & Dawson, 2003; Lavergne *et al.*, 2010). Among them, habitat composition was shown to significantly improve the predictive power of distribution models both within regional and local landscapes (Luoto *et al.*, 2007).

Yet, the view that habitats only influence species distributions at the finest scales has been recently challenged (Jetz *et al.*, 2007; Beale *et al.*, 2008), and the contribution of habitat heterogeneity to the shaping of large scale diversity patterns is increasingly recognized (Tews *et al.*, 2004; Mc Innes *et al.*, 2009). Symmetrically, arguing that climate is merely a coarse-grained filter of distributions would clearly be oversimplistic. It is indeed likely that species segregate according to their climatic niches at local scales; first because they belong to the same regional pool of species whose distributions are shaped by similar climatic tolerances at large scales (Currie, 1991), second because direct climatic constraints, either (physiological) or indirect (resource-mediated), may influence species' co occurrence at local scales through a so-called "metabolic niche" (Anderson & Jetz, 2005).

The segregation of habitat-niche based community descriptors according to gradients of landscape structure and composition has been quite extensively studied (Devictor *et al.*, 2008b; Clavero & Brotons, 2010). Yet, echoing species-distribution models, the fine-scale distribution of communities in terms of their component species' climatic niches across habitat gradients remains a matter of prospect. Habitat-mediated segregation of climatic community traits at local scales is particularly likely in most temperate areas, where spatial climatic gradients have driven vegetation belts through biogeographical history (Huntley, 1990; Olson *et al.*, 2001). Concurring changes in the distribution of major vegetation belts and in the latitudinal position of species' climatic optima in post glacial periods may have led to covariations between climatic and habitat niches (Hewitt, 1999), which might also express at finer-grained resolutions. Direct microclimatic factors may also generate such covariations, such as for instance, the local segregation of generalist and specialist desert lizards along gradients of vegetation cover according to their thermoregulatory abilities (Attum *et al.*, 2006). Understanding interactions between drivers of community assembly at different spatial

scales could therefore become a forefront issue both for biogeographers and conservationists who focus on processes that sustain biodiversity responses to global changes beyond the species scale. Habitat-mediated processes may indeed influence projected changes in the distribution of biological diversity under climate change scenarios (Huntley *et al.*, 2007), but they are still hardly explored in this context.

Illustrating this, recent works by Devictor & al. (2008a) or Godet & al (in press) revealed increases in the average thermal preference of bird communities in relationship with the rise of temperatures over last decades. Yet, they could not disentangle the relative contribution of direct and resource-mediated climatic effects in shaping these trends. In particular, the contribution of habitat-level effects to an observed delay between changes in the climatic composition of bird communities and temperature increases was not investigated (Devictor *et al.*, 2008a). However, the average thermal preference of species within a community may remain stable (or change less than expected from trends in climatic parameters) either if cold microclimatic conditions are maintained (or increase less) in particular habitats within an overall warming matrix, or if the composition and availability of resources within an habitat mitigate the effects of changing climatic conditions (Brockerhoff *et al.*, 2008). This is particularly likely to occur within gradients of forest amount and composition, as variations of tree cover are known to generate variations of local climatic conditions (Morecroft *et al.*, 1998; Aussenac, 2000).

In this respect, our analysis questioned the influence of forest habitat distribution on the climatic composition of bird communities, both at the scales of landscape mosaics (within 4km²-landscapes, hereafter referred to as "macroscale") and local habitats (at the scale of a 100m-radius point count, hereafter "local scale"). We specifically formulated three

151 predictions relying on known effects of forest structure and composition on local climate,
152 with the expectancy that macroscale patterns should primarily be sustained by local-habitat
153 level community assembly drivers:

154
155 (i) Forest communities should on average consist in colder-climate species than the
156 regional pool, because local climate is cooler and more buffered within forests
157 than in open habitats (Morecroft *et al.*, 1998);

158
159 (ii) At a local scale, decreasing gradients in local temperatures from open habitats to
160 forest centres, and from low-stage vegetation stands to high, mature ones, should
161 similarly structure community-level climatic preferences (Van Wilgenburg *et al.*,
162 2001; Asbjornsen *et al.*, 2004);

163
164 (iii) Deciduous-related communities should include, both at the macroscale and local
165 scale, higher proportions of cold-dwelling species than conifer-related ones
166 because microclimatic influences are weaker in coniferous forests than in
167 deciduous ones (Porté *et al.*, 2004; Renaud & Rebetez, 2008).

168
169 We tested these predictions through a predictive multimodel inference approach based on two
170 complementary data sets, the large-scale French Breeding Bird Survey (FBBS), and a fine-
171 grain resolution point count scheme built on six large forests of western France. By such, we
172 relied on a cross-scale framework based on independent, yet comparable data sets, which
173 allowed benefiting from both the large span of citizen science survey and fine grain of
174 classical standardized monitoring (Snall *et al.*, 2011).

MATERIAL AND METHODS

Study areas and habitat sampling

Macroscale level

Macroscale analyses were based on the FBBS, a large-scale survey covering a wide range of latitudes (ranging from 42.6° to 50.7°) and landscapes across France. The FBBS provides bird counts through a standardized protocol relying on skilled volunteer observers (Jiguet *et al.*, in press). In this scheme, a 2×2km square plot is randomly selected within 10km from a locality provided by an observer, to achieve the most unbiased representation possible of landscapes occurring in France. The observer then spreads 10 point counts representative of the diversity of habitats occurring within the plot. We extracted habitat data for each plot from the CORINE-Landcover data base, which provides remote sensing information on land use at a 25-ha resolution all over France (Bossard *et al.*, 2000). Macroscale analyses were therefore restricted to the year 2006, corresponding to the latest available CORINE land use layers. Using ArcInfo 9.3, we computed the area of each FBBS plot covered by respectively deciduous forest, coniferous forest, and mixed forest, expressed in proportion of total plot area (4km²).

Bioclimatic constraints can make difficult disentangling the effects of habitat and climatic gradients on the structure of bird communities. In particular, bird and tree assemblages may covary because of the direct effects of altitudinal climatic variations. However, the FBBS coverage was too sparse in mountainous areas to build an altitudinal gradient. Second, concurring direct effects of local climate on both vegetation and birds may also arise in warm

and dry areas. We therefore excluded the Alpine and Mediterranean regions (as defined in the CORINE-Landcover data base) from our macroscale analyses. The remaining two regions (Atlantic and Continental) hosted 88% of the FBBS data surveyed in 2006 (641 of 726 plots, see Fig.1a for a map of the plots used in the analyses), with forest cover ranging from 0 to 100% (mean =29.08%±31.22SD).

Local level

We tested local scale predictions with a high resolution regional data set based on 814 point counts spread between six adjacent forests located in the Atlantic bioclimatic region (Fig.1b). The six forests were dominated by Oaks (*Quercus spp*) although other deciduous tree species were locally present (*Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*) (see Appendix 1 for further descriptive elements). The proportion of coniferous species (mostly planted *Pinus sylvestris*, *Pseudotsuga menziesii* and *Picea abies*) varied between forests but did not exceed 30%. Points were settled on systematic grids with rectangular meshes (500×250m), and surveyed by a single observer. Each forest was monitored a single year between 2004 and 2008, but no difference in the species pool between forests indicated any strong effect of geographic location or annual differences.

We derived fine-grained data on local stand composition and structure within a 100m radius around each point count from remote sensing layers provided by the Office National des Forêts (French National Forest Agency), updated and corrected through photo-interpretation using ArcInfo 9.3 and aerial photographs (supplemented by some field verifications when necessary). We obtained four quantitative continuous variables on the total length of linear elements (roads + edges between stands differing in composition and/or structure, whether or

not materialized by a trail), distance from the forest edge and percentage of mixing in the dominant tree strata (from 0%: pines only to 100%: oak only). We finally extracted the dominant vegetation structure as a five-levels factor variable (open ground: 0-1m, low vegetation: 1-2m, medium-low: 3-8m, medium-high: 8-16m and mature stands: >16m), and the spatial diversity of these structures computed through the Shannon-Wiener index (Mc Garigal *et al.*, 2002; Botequilha Leitaó *et al.*, 2006) . Points outside the limits of forests, near ponds or where stand composition or structure could not be confidently assessed through photo-interpretation were removed, resulting in a final set of 713 points.

Bird sampling

The sampling methodology was similar in both data sets. Points were surveyed through 5-minutes counts in which all birds seen or heard in a radius of 100 meters were recorded, except flyovers. All counts had to be performed between 1 and 4 hours after sunrise to limit daily variations in singing rates. Two surveys were performed each year, within an interval of four to six weeks around May 8th, to monitor both early singers and late migrants. In our analyses, the maximum number of individuals between the two visits was used as an estimate of the abundance of each species in each point. For the FBBS data, point-level abundances were further summed within plots, hence providing an index of species' densities at the scale of 4 km² landscapes. Raptors and waders were excluded as they are inadequately detected through the FBBS protocol.

Climatic indices

Bird species' climatic preference were quantified as the average temperature experienced by a species over its Western-Palaeartic range (Species Thermal Index, STI, Devictor *et al.*, 2008a). Species' geographic distribution digitalized from Cramp & Simmons (1977) were associated to 0.5×0.5° temperature grids (from the Wordclim database, <http://www.wordclim.org>); the STI was subsequently computed as the average temperature encountered by a given species across the grid cells included in its range during the breeding season. Hence, the STI is a measure of species' average thermal distribution, which has already been shown to respond strongly to climatic variations and is associated to species' population trends (Jiguet *et al.*, 2007; Devictor *et al.*, 2008a; Jiguet *et al.*, 2009). Being computed at the scale of species' continental range, it is the most direct measure of species' fundamental climatic niche available without experimental data.

To avoid a potential effect of seasonal climatic variations, we assigned a single STI value to each species, averaged from seasonal STI computations based on respectively March-July, March-August, April-July and April-August mean temperatures. Because our focus was on community-level climatic characteristics, we derived a Community Thermal Index (CTI, Devictor *et al.*, 2008a), as the average STI of species occurring on a FBBS plot (landscape scale analyses) or point count (local scale analyses), weighted by species' abundances. High CTI values therefore reflected communities dominated by warm-climate species.

Data analyses

Landscape scale

We first aimed at testing whether forested landscapes favoured bird assemblages dominated by cold-climate species. We performed a generalized least square regressions (GLS), relating CTI to the proportions of deciduous (DF), coniferous (CF) and mixed forests (MF) (equation 1). We also added a linear latitude effect (L), and interaction terms between proportions of forest and latitude. The model was thus formulated as:

$$CTI_i = \alpha_{DF} \times DF_i + \alpha_{CF} \times CF_i + \alpha_{MF} \times MF_i + \beta \times L_i + \gamma_{DF} \times (DF_i : L_i) + \gamma_{CF} \times (CF_i : L_i) + \gamma_{MF} \times (MF_i : L_i) + \theta + \varepsilon \quad (1)$$

Where i referred to plot i , θ , α , β and γ are model coefficients, and ε an error term normally distributed. All predictors were scaled (mean = 0, SD = 1) to improve the interpretability of model results, and especially allow the interpretation of single terms in the presence of interactions (Schielzeth, 2010).

Similarities between neighbouring plots or points may violate the assumption of independence in the residuals of regressions (Dormann *et al.*, 2007), and potentially blur the estimates of model coefficients and tests. We thus accounted for spatial autocorrelation by applying a Gaussian spatial correlation structure to all models, based on an additive function of plot or point (depending on the analysis) latitude and longitude. Note that exploratory results with spherical and exponential correlation structures did not differ markedly from those obtained with the Gaussian structure.

We ran all possible models nested within the model (1) and selected the best model as the one with the lowest Akaike's Information Criterion (AIC). When several models fell within 2 AIC units from the best one, we computed average model parameters weighted by the AIC weights of the models (AICw, Burnham & Anderson, 2002). We considered that a predictor had a non-negligible effect on the CTI if the confidence interval around its averaged coefficient did not include 0. By proceeding with this model averaging approach, our analyses accounted not only for uncertainty around the estimation of model parameters, but also for that arising from the model selection procedure.

We fitted and selected separate models for the Atlantic and Continental regions, and predicted CTI in each region with the model derived from each other. If several models were retained, the predictions were weighted according to the AICw and averaged across models. We also performed self-predictions for each region as an indirect measure of model fit, as standard measures of explained deviance or R-squared are not accurate for GLS. We compared predicted and observed CTI with Pearson's correlation tests and Wald's tests with H_0 a slope value of 1 (Zar, 2009).

Local scale

Our second step was to test the influence of local forest characteristics on point-level CTI, using the six high resolution point grids. We built a maximum model structure including the total length of linear elements within a 100m radius around point j (L), the distance between point j and the nearest forest edge (E), the diversity of structures within 100m (DS), the tree mixing level in the highest tree stage (ML) and the dominant vegetation structure (DOM, four levels k) as predictors:

$$CTI_j = \alpha \times L_j + \beta \times E_j + \gamma \times DS_j + \delta \times ML_j + \lambda_k \times DOM_{k,j} + \theta + \varepsilon \quad (2)$$

We used similar model selection and predictive approaches as for the landscape-scale analysis, fitting separate models to each of the six forests and predicting CTI in each of the five remaining ones. There were, therefore, six prediction sets per forest (one self prediction set and five cross-forest predictions).

RESULTS

Macroscale

The macroscale CTI computations were built on a total regional pool of 100 species (listed in Appendix 2), which represented 90% of the total FBBS data for 2006. The Atlantic region held 93 species instead of 95 for the Continental. Accordingly, the averaged CTI (across 4km² plots) were similar between the Atlantic (11.97±0.33SD) and Continental (11.88±0.38SD) regions.

The CTI decreased as the proportion of forests increased in the landscapes in both the Atlantic and Continental regions (Tab. 1, Fig. 2). No latitudinal trend appeared in the proportion of forest in the FBBS plots, ensuring that the effects of forests on the CTI was not merely a confounding effect of higher proportions of forests in Northern landscapes (Fig. 3). In the Continental area, this effect was lower in mixed forests than in coniferous forests, while deciduous forests were intermediate (Fig. 2a). Instead, no difference between forest compositions appeared in the Atlantic region (Fig. 2b). CTI were expectedly higher in lower

latitudes (Fig. 2). The effect of coniferous forests on the CTI decreased with latitude in both the Continental (Fig. 2a, average estimate = 0.05 ± 0.02) and Atlantic (Fig. 2b, average estimate = 0.02 ± 0.01) regions. Contrastingly, the effect of deciduous forests appeared only in the Atlantic region (Fig. 2b, average estimate = 0.04 ± 0.01). Although retained in all best performing models, the interaction between latitude and proportion of mixed forest was negligible in both regions (Tab. 1, Fig. 2). The predictive powers of models based on both regions were high (Tab. 2), strongly supporting the relationship between high forest cover and low CTIs, even though the cross-region predictions based on the Continental model departed from a 1-1 slope.

Local scale

The total regional pool of the local-scale analysis included 48 species, which were all represented in the species set of the FBBS analysis. The climatic composition of this species pool was close to that of the FBBS pool (mean STI = $12.02 \pm 1.26SD$). Point-level CTIs were similar between forests and close to the FBBS average ($CTI_{Belleme} = 11.89 \pm 0.32SD$, $CTI_{Bourse} = 12.12 \pm 0.28SD$, $CTI_{Moulins} = 12.08 \pm 0.25SD$, $CTI_{Perche} = 12.05 \pm 0.28SD$, $CTI_{Reno-Valdieu} = 11.90 \pm 0.27SD$, $CTI_{Saint-Evroult} = 12.07 \pm 0.22SD$). Relationships between CTI and local habitat variables were consistent across forests (Tab. 3, Fig. 4). All the local habitat variables participated to average models (Tab. 3), but had unequal effects on the climatic composition of communities. The CTI decreased with distance from forest edge (Fig. 4a), but did not respond to the cumulated length of linear elements (Fig. 4b), nor to the diversity of vegetation structures (Fig. 4c). Stands with high proportions of deciduous trees hosted warmer-dwelling bird communities than those dominated by conifers (Fig. 4d). Finally, contrary to our predictions, communities were increasingly dominated by warm climate species as stand

structure heightened (Fig. 4e). Whatever the forest, models had high predictive values (Pearson's $R^2 > 0.35$), and all but three relationships between predicted and observed values were close to 1-1 slopes (Tab.4).

DISCUSSION

While it is generally acknowledged that species distributions are driven by climate at large spatial scales and by habitat at local scales (e.g. Poff, 1997; Gaston & Blackburn, 2000; Pigot *et al.*, 2010; Rueda *et al.*, 2010), our results show in turn that habitat features at local and landscape scales can drive the average thermal composition of bird communities. Forested landscapes hosted communities with consistently lower CTI than non-forested ones, and this effect was reflected at the intra-forest level, as the CTI decreased with increasing distance to forest edge. Interestingly however, the pattern was inverted at the very local habitat scale, as young stands within forests hosted communities with lower CTI than mature stands. Overall, the influence of forests in the landscape on the thermal composition of bird communities should not be merely considered as an epiphenomenon as its magnitude, estimated from the model coefficients, was comparable to that of latitude in each region (albeit somewhat lower in the Atlantic region).

The microclimatic hypothesis

Lower CTI in forest-dominated landscapes and far from forest edges sustain the prediction of a cooling microclimatic effect of forests: low CTI may simply occur in habitats where air temperatures are low and relatively stable, particularly in Southern regions where cold-climate species approach their lower latitudinal limit (Hampe & Petit, 2005). The decreasing

gradient in CTI values with distance from forest edges may result from both direct microclimatic factors and the proportional increase of forest-restricted resources while moving away from edges, hence favouring forest-interior specialists (Ries *et al.*, 2004; Denyer *et al.*, 2006; Fayt, 2006). Consistently with this interpretation, species or individual-level energetic models (Porter *et al.*, 2000) and observations of climate-sensitive species show that individuals may use differently forest and non-forest habitats on the basis of seasonal or daily movements, particularly to escape high or low temperatures (Shreeve, 1984; Dennis & Sparks, 2006).

While habitat-driven microclimatic variations may account for the coarse influence of forests on the CTI, they can not be invoked as the unique primary driver for most of the observed relationships. Indeed, despite direct cooling and buffering effects of forests have been experimentally demonstrated (Carlson & Groot, 1997; Aussenac, 2000), their low stability across geographical location, forest composition, strata and time (Chen *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2010) make them unlikely to be the leading process behind patterns consistent over large spatial extents and across scales. Additionally, two main results conflict with a purely microclimatic hypothesis.

The biogeographic hypothesis

The first conflicting result lies in the fact that lower CTI consistently occurred in coniferous forests at the macroscale and in conifer-dominated stands within forests, that is, where local temperatures are expected to be higher (Porté *et al.*, 2004). Conversely, at the macroscale, the CTI of conifer forest communities departed more from the average at southernmost latitudes. Such patterns can better be explained by historical covariations between the regional climate

and the distribution of habitats than by microclimatic effects as initially predicted. While large extents of coniferous forests have historically been restricted to colder areas of western and southern Europe (with the exception of Mediterranean Pines) until the human-mediated introduction of coniferous species in the lowlands (Rubiales *et al.*, 2008; Kullman & Oberg, 2009), deciduous forests have remained widespread, and open habitats mainly restricted to the warmest areas (except in boreal areas, which host an avifauna well differentiated from that of our data set, Huntley, 1990; Olson *et al.*, 2001). Concurring, deciduous-related bird species have remained widespread across Europe, while conifer specialists are in majority Northern or alpine species (Cramp & Simmons, 1977), either because they adapted to the dominant coniferous vegetation occurring within their cold climatic optima, or because they followed the northward expansion of their optimum habitat resources during post-glacial periods (Hewitt, 1999). As a result, European conifer-dwelling birds tend to have a more northerly distribution than deciduous-dwelling birds at the scale of their western Palearctic range (Cramp & Simmons, 1977). The introduction of planted conifer tree species (particularly *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster* and *Picea abies*) in the plains of western and southern Europe (still ongoing, Food and Agriculture Organization (FAO), 2011) may have lately allowed some conifer-dependent cold-climate bird species to settle in warmer areas than predicted by the historical restriction of major coniferous belts to high altitudes and latitudes.

The second somewhat unexpected result, that lowest CTI occurred in low-stage stands within forests, challenges a strictly microclimate-based hypothesis. Instead, the occurrence of a forested matrix seems to favour the settlement of cold-climate shrub-dwelling species (such as e.g. *Phylloscopus trochilus*, STI = 8.9°C, *Emberiza citrinella*, STI = 10.2°C). A large-scale cooling effect of forest evapo-transpiration processes could contribute to provide such species suitable climatic conditions, but such a direct driver is heterogeneously supported by

comparisons between forest and non-forest climatic conditions (Chen *et al.*, 1999).
Alternatively, low-stage forest stands may offer analogous habitat conditions to those that
dominate at the lower thermal limit of forest ranges, allowing the persistence of associated
bird species far from their optimum climatic conditions. This interpretation is supported by
results showing that the fragmentation of early-successional silvicultural stages within planted
forests is detrimental to species-rich assemblages of open habitat birds including both species
of southern (*Lullula arborea*, *Sylvia undata*, *Hippolais polyglotta*) or northern biogeographic
origin (*Locustella naevia*, *Phylloscopus trochilus*, *Emberiza citrinella*) (Paquet *et al.*, 2006;
Barbaro & Van Halder, 2009).

Forest-mediated mitigation of climate change effects on species distributions

Our results suggest that species' incapacity to track the northward shift of isotherms might not
be the unique explanation for the lagged response of CTI to climate warming within the
FBBS area (Devictor *et al.*, 2008a). Forest cover, including introduced plantation species on
formerly cultivated lands, may mitigate the effects of temperature increases on bird
communities due to its direct influence on local climate (Denyer *et al.*, 2006), as well as
through increased forest connectivity allowing forest species to disperse northwards easier in
less fragmented landscapes (see Honnay *et al.*, 2002 for plants). More probably, the
persistence of a particular habitat and its associated trophic resources could maintain some
disequilibrium between the CTI of a bird community and the average local temperature as
long as climatic conditions remain within species' range of physiological tolerance (i.e., their
fundamental climatic niche). If such habitat-mediated mitigation occurs, farmland
communities should respond more strongly than shrub-related and forest ones to climate
change, in line with trends observed at the species level (Julliard *et al.*, 2004; Jiguet *et al.*,

2007; Gregory *et al.*, 2009). Hence, although lagged responses of bird communities to warming climate are obviously not only a matter of habitat-mediated resilience and their assessment strongly scale-dependent, the persistence of large amounts of forested landscapes (and the general increase in forest cover in Europe, FAO, 2011) could contribute to buffer or delay local extinction processes due to the warming of climate, and the associated turnover in community composition.

Limitations on the use of climatic indices

The limitations of our climatic indices are inherent to most species-distribution models. The most critical is probably that the STI assumes equilibrium between species' distributions and climatic niches, which may be altered by barriers to dispersal and local adaptation unrelated to climate (Araùjo & Pearson, 2005). Niche disequilibrium may underestimate species' thermal range but should not affect the STI in a systematic direction, so that the relative positions of species on the gradient of STI values is unlikely to be altered. Second, the STI (and CTI) only reflects an average position along a thermal axis of the climatic niche, while climate change does also drive changes in humidity, frequency of extreme climatic events and other parameters that may impact community composition. Further investigation will be required to deepen the multifaceted relationships between climate and habitat that may influence the distribution of the climatic characteristics of communities, and therefore their future large-scale responses to climate warming.

Conclusion

Relating a climatic-niche based community descriptor to landscape and habitat compositions revealed that forests host higher proportions of cool-dwelling species than other habitats. While further investigation is needed to refine the processes underlying this pattern, it supports the idea that the dynamics of species' southern range limits may be also constrained by habitat availability (and its historical or current climatic shaping) and not only by climatic tolerance (Hampe & Petit, 2005) . Beyond their implications for the debate on the drivers of species' range limits, such processes suggest that forest may contribute to delay cold climate species response to the northwards shift of their climatic ranges, but only if forest connectivity is long-term maintained (Honnay *et al.*, 2002). Our results therefore plaid for considering resource-mediated mitigation of climate change effects in long term conservation planning that aim at limiting extinctions at lower edge of species' distributions.

ACKNOWLEDGEMENTS

We sincerely thank the hundreds of volunteers involved in the FBBS program (STOC-EPS) whose field effort is at the root of this work. We are grateful to Christian Thiébaud for his commitment in the field collection of the forest point count data set. Hilaire Martin and Anne Villemey performed most of the GIS processing. Vincent Boulanger provided insightful comments on an earlier draft of this manuscript. This work was partly supported by grant No. 200800033784 from the Region Centre.

REFERENCES

- Allen, T.F.H. & Starr, T.B. (1982) *Hierarchy: Perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Anderson, K.J. & Jetz, W. (2005) The broad-scale ecology of energy expenditure of endotherms. *Ecology Letters*, **8**, 310-318
- Araújo, M.B. & Luoto, M. (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 743-753
- Araújo, M.B. & Pearson, R.G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, **28**, 693-695
- Asbjornsen, H., Ashton, M.S., Vogt, D.J. & Palacios, S. (2004) Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico. . *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **103**, 481-495
- Attum, O., Eason, P., Cobbs, G. & Baha El Din, S.M. (2006) Response of a desert lizard community to habitat degradation: Do ideas about habitat specialists/generalists hold? *Biological Conservation*, **133**, 52-62
- Aussenac, G. (2000) Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annales of Forest Science*, **57**, 287-301
- Barbaro, L. & Van Halder, I. (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, **32**, 321-333
- Baselga, A. & Araújo, M.B. (2010) Do community-level models describe community variation effectively? *Journal of Biogeography*, **37**, 1842-1850

548 Beale, C.M., Lennon, J.J. & Gimona, A. (2008) Opening the climate envelope reveals no
549 macroscale associations with climate in European birds. *Proceedings of the National*
550 *Academy of Science*, **105**, 14908-14912

551 Bossard, M., Feranec, J. & Othael, J. (2000) CORINE Land Cover technical guide—
552 Addendum 2000. Technical report 40 available at <http://www.Eea.Eu.Int>. In.
553 European Environment Agency

554 Botequilha Leitao, A., Miller, J., Ahern, J. & Mcgarigal, K. (2006) *Measuring landscapes: A*
555 *planner's handbook*. Island Press.

556 Brockhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P. & Sayer, J. (2008) Plantation forests
557 and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, **17**, 925-
558 951

559 Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: A*
560 *practical information-theoretic approach. 2nd edition*. Springer-Verlag, Heidelberg.

561 Carlson, D. & Groot, A. (1997) Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings
562 in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **87**, 313-239

563 Chen, J.Q., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brososke, K.D., Mroz, G.D.,
564 Brookshire, B.L. & Franklin, J.F. (1999) Microclimate in forest ecosystem and
565 landscape ecology - variations in local climate can be used to monitor and compare the
566 effects of different management regimes. *Bioscience*, **49**, 288-297

567 Clarke, A. & Gaston, K.J. (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal*
568 *Society B-Biological Sciences*, **273**, 2257-2266

569 Clavero, M. & Brotons, L. (2010) Functional homogenization of bird communities along
570 habitat gradients: Accounting for niche multidimensionality. *Global Ecology and*
571 *Biogeography*, **19**, 684-696

572 Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (1977) *Handbook of the birds of the Western Palearctic*.
573 Oxford University Press.

574 Currie, D.J. (1991) Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *The*
575 *American Naturalist*, **137**, 27-49

576 Dennis, R.L.H. & Sparks, T.H. (2006) When is a habitat not a habitat? Dramatic resource use
577 changes under differing weather conditions for the butterfly *plebejus argus*. .
578 *Biological Conservation*, **129**, 291-301

579 Denyer, K., Burns, B. & Ogden, J. (2006) Buffering of native forest edge microclimate by
580 adjoining tree plantations. *Austral Ecology*, **31**, 478-489

581 Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. (2008a) Birds are tracking climate warming,
582 but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*,
583 **275**, 2743-2748

584 Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008b) Distribution of specialist and generalist species
585 along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **117**, 507-514

586 Dormann, C.F., Mcpherson, J.M., Araùjo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies,
587 R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R.,
588 Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. & Wilson, R. (2007) Methods to account for
589 spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review.
590 *Ecography*, **30**, 609-628

591 FAO (2011) *State of the world's forests*, Rome.

592 Fayt, P. (2006) Reproductive decisions of boreal Three-toed Woodpecker (*Picoides*
593 *tridactylus*) in a warming world: From local responses to global population dynamics.
594 *Annales Zoologici Fennici*, **43**, 118-130

595 Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220-227

596 Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell
597 Science, Oxford.

598 Godet, L., Jaffré, M. & Devictor, V. Waders in winter: Long-term changes of migratory bird
599 assemblages facing climate change. *Biology Letters*, in press

600 Gregory, R.D., Willis, S.G., Jiguet, F., Vorisek, P., Klvanova, A., Van Strien, A., Huntley, B.,
601 Collingham, Y.C., Couvet, D. & Green, R.E. (2009) An indicator of the impact of
602 climatic change on European bird populations. *PLOS Biology*, **4**, e4678

603 Grinnell, J. (1914) Barriers to distribution as regards birds and mammals. *The American*
604 *Naturalist*, **48**, 248-254

605 Hampe, A. & Petit, R.J. (2005) Conserving biodiversity under climate change: The rear edge
606 matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467

607 Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr,
608 J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J. (2003)
609 Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**,
610 3105-3117

611 Hewitt, G.M. (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the*
612 *Linnean Society*, **68**, 87-112

613 Holt, R.D. (2003) On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology*
614 *Research*, **5**, 159-178

615 Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2002)
616 Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest
617 plant species. *Ecology Letters*, **5**, 525-530

618 Huntley, B. (1990) European post-glacial forests: Compositional changes in response to
619 climatic change. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 507-518

620 Huntley, B., Green, R.E., Collingham, Y.C. & Willis, S.G. (2007) *A climatic atlas of*
621 *European breeding birds*. The RSPB and Lynx Edicions, Barcelona.

622 Jetz, W., Wilcove, D.S. & Dobson, A.P. (2007) Projected impacts of climate and land-use
623 change on the global diversity of birds. *Plos Biology*, **5**, 1211-1219

624 Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R. & Couvet, D. French citizens monitoring ordinary birds
625 provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica*, in press

626 Jiguet, F., Gadot, A.S., Julliard, R., Newson, S.E. & Couvet, D. (2007) Climate envelope, life
627 history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*,
628 **13**, 1672-1684

629 Jiguet, F., Gregory, R., Devictor, V., Green, R.E., Vorisek, P., Van Strien, A. & Couvet, D.
630 (2009) Population trends of European common birds are predicted by characteristics
631 of their climatic niche. *Global Change Biology*, **16**, 497-505

632 Jonsson, M., Englund, G. & Wardle, D.A. (2011) Direct and indirect effects of area, energy
633 and habitat heterogeneity on breeding bird communities. *Journal of Biogeography*, **38**,
634 1186-1196

635 Julliard, R., Jiguet, F. & Couvet, D. (2004) Common birds facing global changes: What
636 makes a species at risk? *Global Change Biology*, **10**, 148-154

637 Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: Two goals for predictive community
638 ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164

639 Kullman, L. & Oberg, L. (2009) Post-little ice age tree line rise and climate warming in the
640 swedish scandes: A landscape ecological perspective. . *Journal of Ecology*, **97**, 415-
641 429

642 Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W. & Ronce, O. (2010) Biodiversity and climate change:
643 integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual*
644 *Review of Ecology Evolution and Systematics*, **41**, 321-350

645 Luoto, M., Virkkala, R. & Heikkinen, R.K. (2007) The role of land cover in bioclimatic
646 models depends on spatial resolution. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 34-42

647 Macarthur, R.H. (1972) *Geographical ecology: Patterns in the distributions of species*.
648 Harper and Row, New York.

649 Mc Garigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C. & Ene, E. (2002) Fragstats: Spatial pattern
650 analysis program for categorical maps. In. University of Massachusetts, Amherst

651 Mc Gill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community
652 ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178-185

653 Mc Innes, L., Purvis, A. & Orme, C.L.D. (2009) Where do species' geographic ranges stop
654 and why? Landscape impermeability and the afrotropical avifauna. *Proceedings of the*
655 *Royal Society - series B*, **276**, 3063-3070

656 Morecroft, M.D., Taylor, M.E. & Oliver, H.R. (1998) Air and soil microclimates of deciduous
657 woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology*, **90**, 141-
658 156

659 Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N.,
660 Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J.,
661 Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. &
662 Kassem, K.R. (2001) Terrestrial ecoregions of the worlds: A new map of life on earth.
663 *Bioscience*, **51**, 933-938

664 Paquet, J.Y., Vandevyvre, X., Delahaye, L. & Rondeux, J. (2006) Bird assemblages in a
665 mixed woodland-farmland landscape: The conservation value of silviculture-
666 dependant open areas in plantation forest. *Forest Ecology and Management*, **227**, 59-
667 70

668 Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual*
669 *Review of Ecology Evolution and Systematics*, **37**, 637-669

670 Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the
671 distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and*
672 *Biogeography*, **12**, 361-371

673 Pigot, A.L., Owens, I.P.F. & Orme, C.D.L. (2010) The environmental limits to geographic
674 range expansion in birds. *Ecology Letters*, **13**, 705-715

675 Poff, N.L. (1997) Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding
676 and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological*
677 *Society*, **16**, 391-409

678 Porté, A., Huard, F. & Dreyfus, P. (2004) Microclimate beneath pine plantation, semi-mature
679 pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest*
680 *Meteorology*, **126**, 175-182

681 Porter, W.P., Budarajus, S., Stewart, W.E. & Ramankutty, N. (2000) Calculating climate
682 effects on birds and mammals: Impacts on biodiversity, conservation, population
683 parameters, and global community structure. *American Zoologist*, **40**, 597-630

684 Renaud, V. & Rebetez, M. (2008) Comparison between open site and below canopy climatic
685 conditions in Switzerland during the exceptionally hot summer of 2003. *Agricultural*
686 *and Forest Meteorology*, **149**, 873-880

687 Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004) Ecological responses to habitat edges:
688 Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution*
689 *and Systematics*, **35**, 491-522

690 Root, T. (1988) Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology*, **69**, 330-
691 339

692 Rubiales, J.M., Garcia-Amorena, I., Garcia-Alvarez, S. & Gomez Manzaneque, F. (2008) The
693 late Holocene extinction of *Pinus sylvestris* in the western Cantabrian range (Spain).
694 *Journal of Biogeography*, **35**, 1840-1850

- Rueda, M., Rodriguez, M.A. & Hawkins, B.A. (2010) Towards a biogeographic regionalization of the European biota. *Journal of Biogeography*, **37**, 2067-2076
- Schiellzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 103-113
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. & Rice, K.J. (2009) Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **40**, 415-436
- Shreeve, T.G. (1984) Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the Speckled Wood Butterfly (*Pararge aegeria*). *Oikos*, **42**, 371-377
- Snall, T., Kindvall, O., Nilsson, J. & Part, T. (2011) Evaluating citizen-based presence data for bird monitoring. *Biological Conservation*, **144**, 804-810
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity / diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, **31**, 79-92
- Van Wilgenburg, S.L., Mazerolle, D.F. & Hobson, K.A. (2001) Patterns of arthropod abundance, vegetation and microclimate at boreal forest edge and interior in two landscapes: Implications for forest birds. *Écoscience*, **8**, 454-461
- Wright, T.E., Kasel, S., Tausz, M. & Bennett, L.T. (2010) Edge microclimate of temperate woodlands as affected by adjoining land use. *Agricultural and Forest Meteorology*, **150**, 1138-1146
- Zar, J.H. (2009) *Biostatistical analysis fifth edition*. Prentice Hall, London.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

APPENDIX S1. Descriptive elements for the six fine-grained point count data sets.

APPENDIX S2. List of the 100 bird species with mean density per region and forest

As a service to our authors and readers, this journal provides supporting information supplied by the authors. Such materials are peer-reviewed and may be re-organized for online delivery, but are not copy-edited or typeset. Technical support issues arising from supporting information (other than missing files) should be addressed to the authors.

BIOSKETCH

Jean-Yves Barnagaud is undertaking a PhD at the Cemagref, a French centre for environmental management research. His current work focuses on ecological-niche based approaches of species' and community dynamic responses to habitat and landscape gradients at various spatial and temporal scales.

CONTRIBUTIONS

JYB and FA conceived the idea, performed the analyses and wrote the paper, LB and FJ provided advice on analyses and contributed to the writing, MBM contributed to the writing.

FIGURE LEGENDS

Figure 1. (a) Map of the 641 FBBS plots surveyed in the Atlantic (light grey) and Continental (dark grey) regions in 2006. (b) Map of the 6 forests retained for the local analysis; their location within France is shown in the insert. Each black dot corresponds to one point count (N=713).

Figure 2. Averaged coefficients for models relating bird communities' thermal index to the proportion of forest in 2×2 landscapes. Error bars indicate the confidence intervals of the estimates. D: proportion of deciduous forest. CF: proportion of coniferous forest. MF: proportion of mixed wood forest. L: latitude. All single variables are scaled with mean = 0 and sd = 1, so that coefficients can be interpreted in the presence of interaction terms.

Figure 3. Latitudinal trend in proportion of forest cover in 2×2 plots (expressed in %) across each region of the FBBS. Pearson's coefficients of determination are indicated for each plot.

Figure 4. Averaged coefficients for models relating bird communities' thermal index to local forest features in 6 forests of western France. For stand heights, L = low, ML = medium low (reference level, set to 0), MH = medium high, H = high. Stand mixing increases with the proportion of deciduous trees.

TABLES

Table 1. Model selection for the landscape – scale analysis. The spatial unit is a square plot of 2×2km. The response variable is the Community Thermal Index (CTI). Explanatory variables are the percentage cover of deciduous forest (DF), the percentage cover of coniferous forest (CF), the percentage cover of mixed wood forest (MF), the latitude of the plot (L), and the interaction between latitude and % of each class of forest. Models retained for predictions are indicated in bold. The models with AIC weights (AICw) = 0 are discarded from this table for reading convenience (except the null model). Δ AIC is relative to the model with the lowest AIC.

region	model	k	AIC	A C	AICw
Continental	DF+MF+CF+L+CF:L	8	85.32	0	0.39
	DF+MF+CF+L+MF:L+CF:L	9	86.53	1.21	0.213
	DF+MF+CF+L+DF:L+CF:L	9	86.53	1.211	0.213
	DF+MF+CF+L+DF:L+MF:L+CF:L	10	87.54	2.223	0.128
	DF+MF+CF+L	7	90.93	5.615	0.024
	DF+MF+CF+L+MF:L+CF:L	8	91.72	6.405	0.016
	DF+MF+CF+L+DF:L	8	92.78	7.461	0.009
	DF+MF+CF+L+DF:L+MF:L	9	93.44	8.12	0.007
	null	3	227.4	142	0
Atlantic	DF+MF+CF+L+DF:L+CF:L	9	21.35	0	0.399
	DF+MF+CF+L+DF:L+MF:L+CF:L	10	21.95	0.602	0.296
	DF+MF+CF+DF:L	8	24.35	3.002	0.089
	DF+MF+CF+L+DF:L+MF:L	9	24.51	3.164	0.082
	DF+MF+CF+L+CF:L	8	25.54	4.186	0.049
	DF+MF+CF+L+MF:L+CF:L	9	25.79	4.441	0.043
	DF+MF+CF+L+MF:L	8	27.2	5.847	0.021
	DF+MF+CF+L	7	27.39	6.039	0.019
	null	3	188.5	167.2	0

Table 2. Performances of predictions for models relating Community Thermal Index (CTI) to forest cover and latitude in 2×2km landscapes. Rows correspond to the models on which predictions were built, columns to the forest on which data were predicted. R squared are from Pearson's correlations between observed and predicted values. The p-values are from Wald's test with H_0 : slope between predicted and observed values equals 1. P-values ≤ 0.05 are indicated in bold. N = 341 for the Atlantic region, N = 300 for the Continental region.

predicted from:	Atlantic		Continental	
modelled with:	Pearson's R ²	slope test	Pearson's R ²	slope test
Atlantic	0.41	0.75	0.28	0.1
Continental	0.23	>0.0001	0.48	0.5

Table 3. Model selection for the local – scale analysis. The response variable is the Community Thermal Index (CTI) of common bird assemblages. Explanatory variables are E (distance to forest edge), L (length of linear elements within 100m), DS (diversity of vegetation structures), ML (level of tree species mixing), DOM (dominant vegetation structure). Models retained for predictions are indicated in bold. The models with AIC weights (AICw) = 0 are discarded from this table for reading convenience (except the null model)

forest	terms	k	AIC	A C	AICw
Belleme	E+ML+DOM	9	-147.3	0	0.313
	ML+DOM	8	-146.2	1.067	0.184
	E+L+ML+DOM	10	-145.6	1.667	0.136
	E+DS+ML+DOM	10	-145.3	1.993	0.116
	L+ML+DOM	9	-144.9	2.377	0.095
	DS+ML+DOM	9	-144.3	2.992	0.07
	E+DS+L+ML+DOM	11	-143.6	3.65	0.05
	DS+L+ML+DOM	10	-142.9	4.375	0.035
	null	3	47.66	195	0
Bourse	E+DS+ML+DOM	10	-78.19	0	0.358
	E+ML+DOM	9	-78.09	0.093	0.342
	E+L+ML+DOM	10	-76.57	1.616	0.159
	E+DS+L+ML+DOM	11	-76.2	1.984	0.133
	ML+DOM	8	-68.87	9.315	0.003
	DS+ML+DOM	9	-68.25	9.932	0.002
	L+ML+DOM	9	-67.29	10.89	0.002
	DS+L+ML+DOM	10	-66.29	11.89	0.001
	null	3	134.5	212.7	0
Moulins	E+ML+DOM	9	-73.4	0	0.334
	E+DS+ML+DOM	10	-72.98	0.419	0.271
	E+L+ML+DOM	10	-72.88	0.529	0.257
	E+DS+L+ML+DOM	11	-71.56	1.844	0.133
	ML+DOM	8	-63.31	10.09	0.002
	L+ML+DOM	9	-62.38	11.03	0.001
	DS+ML+DOM	9	-62.14	11.26	0.001
	DS+L+ML+DOM	10	-60.66	12.75	0.001
	null	3	167.7	241.1	0
Perche	E+ML+DOM	9	-110.2	0	0.415
	E+DS+ML+DOM	10	-109.6	0.662	0.298
	E+L+ML+DOM	10	-108.5	1.734	0.174
	E+DS+L+ML+DOM	11	-107.6	2.657	0.11
	ML+DOM	8	-98.07	12.18	0.001
	null	3	141.2	251.5	0
Reno Valdieu	E+DS+ML+DOM	10	-92.68	0	0.408
	E+ML+DOM	9	-92.13	0.543	0.311
	E+DS+L+ML+DOM	11	-90.73	1.95	0.154
	E+L+ML+DOM	10	-90.35	2.327	0.127
	null	3	174.7	267.4	0
Saint Evroult	E+DS+ML+DOM	10	-70.12	0	0.447
	E+ML+DOM	9	-68.76	1.366	0.226
	E+DS+L+ML+DOM	11	-68.26	1.86	0.176
	E+L+ML+DOM	10	-67.93	2.189	0.15
	null	3	195	265.2	0

Table 4. Performances of predictions for models relating Community Thermal Index (CTI) of common bird assemblages to local forest features in six forests of western France. Rows correspond to the models on which predictions were built, columns to the forest on which data were predicted. R squared are from Pearson's correlations between observed and predicted values. The p-values are from Wald's test with H_0 : slope between predicted and observed values equals 1. P-values ≤ 0.05 are indicated in bold.

predicted from	Belleme		Bourse		Moulins		Perche		Reno Valdieu		Saint Evroult	
Modelled with	R-squared	Wald Test	R-squared	Wald Test	R-squared	Wald Test	R-squared	Wald Test	R-squared	Wald Test	R-squared	Wald Test
Belleme	0.397	0.64	0.391	0.87	0.405	0.42	0.417	0.25	0.403	0.41	0.437	0.06
Bourse	0.385	0.58	0.413	0.57	0.42	0.12	0.437	0.03	0.42	0.17	0.456	0.01
Moulins	0.388	0.89	0.411	0.87	0.422	0.41	0.437	0.2	0.42	0.54	0.458	0.05
Perche	0.385	0.72	0.412	0.51	0.42	0.73	0.438	0.35	0.42	0.9	0.455	0.17
Reno Valdieu	0.387	1	0.412	0.84	0.421	0.44	0.438	0.2	0.422	0.55	0.457	0.06
Saint Evroult	0.384	0.11	0.412	0.13	0.421	0.51	0.437	0.88	0.421	0.36	0.459	0.6

FIGURES

Figure 1 (a)

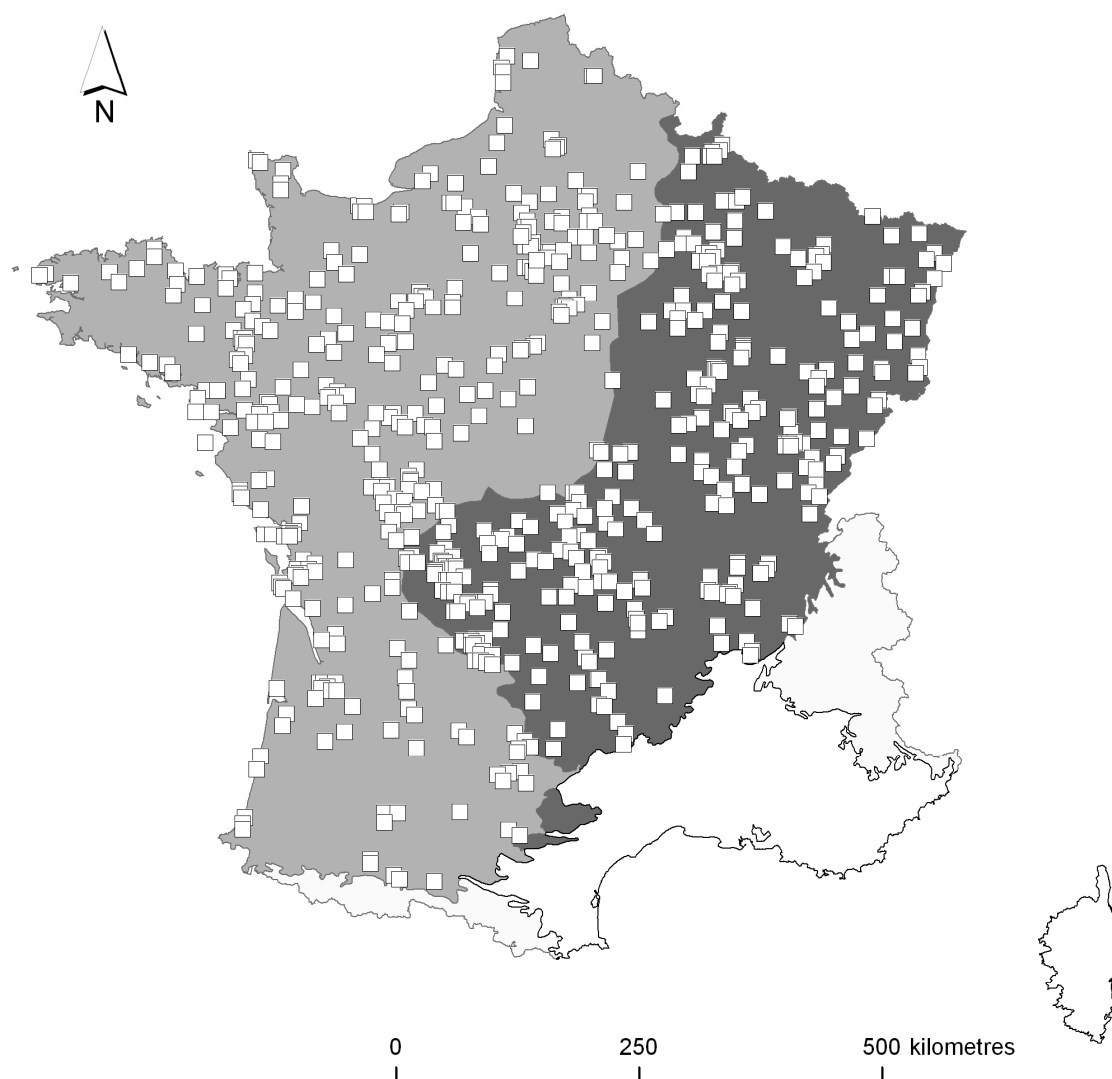


Figure 1 (b)

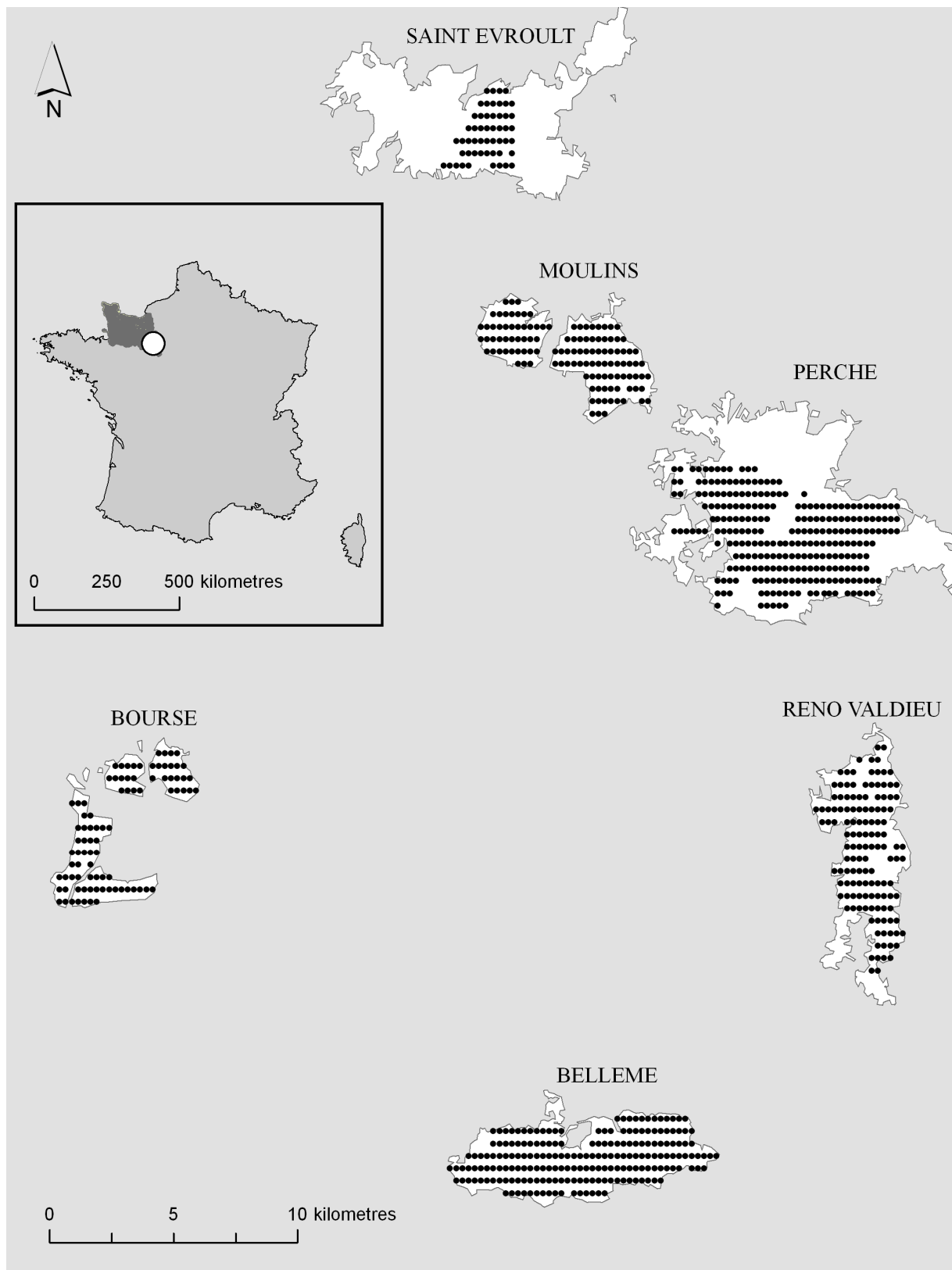


Figure 2

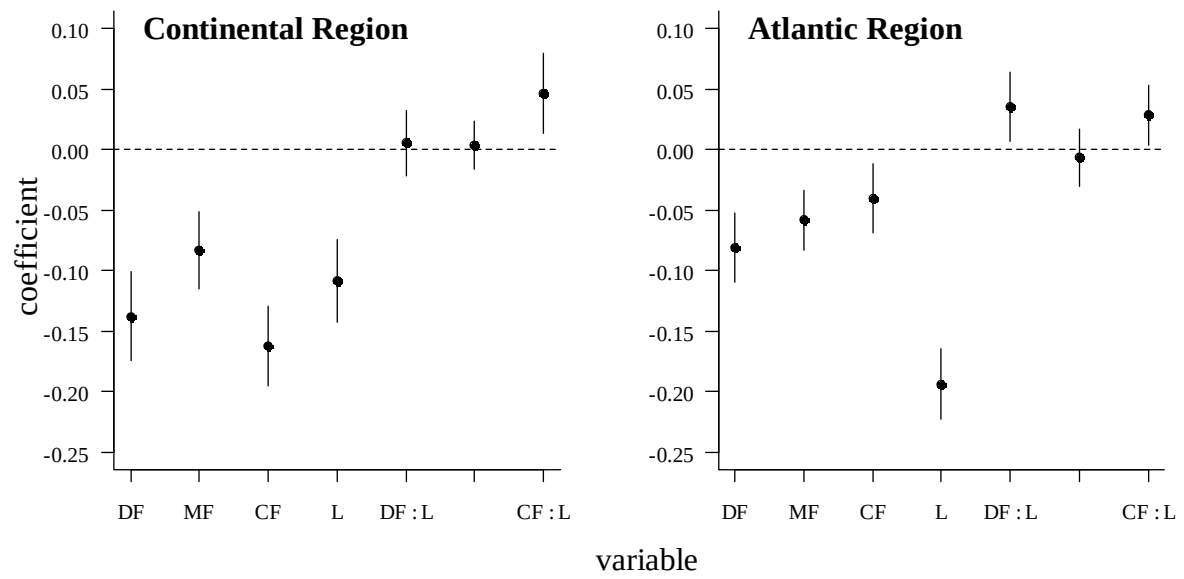


Figure 3

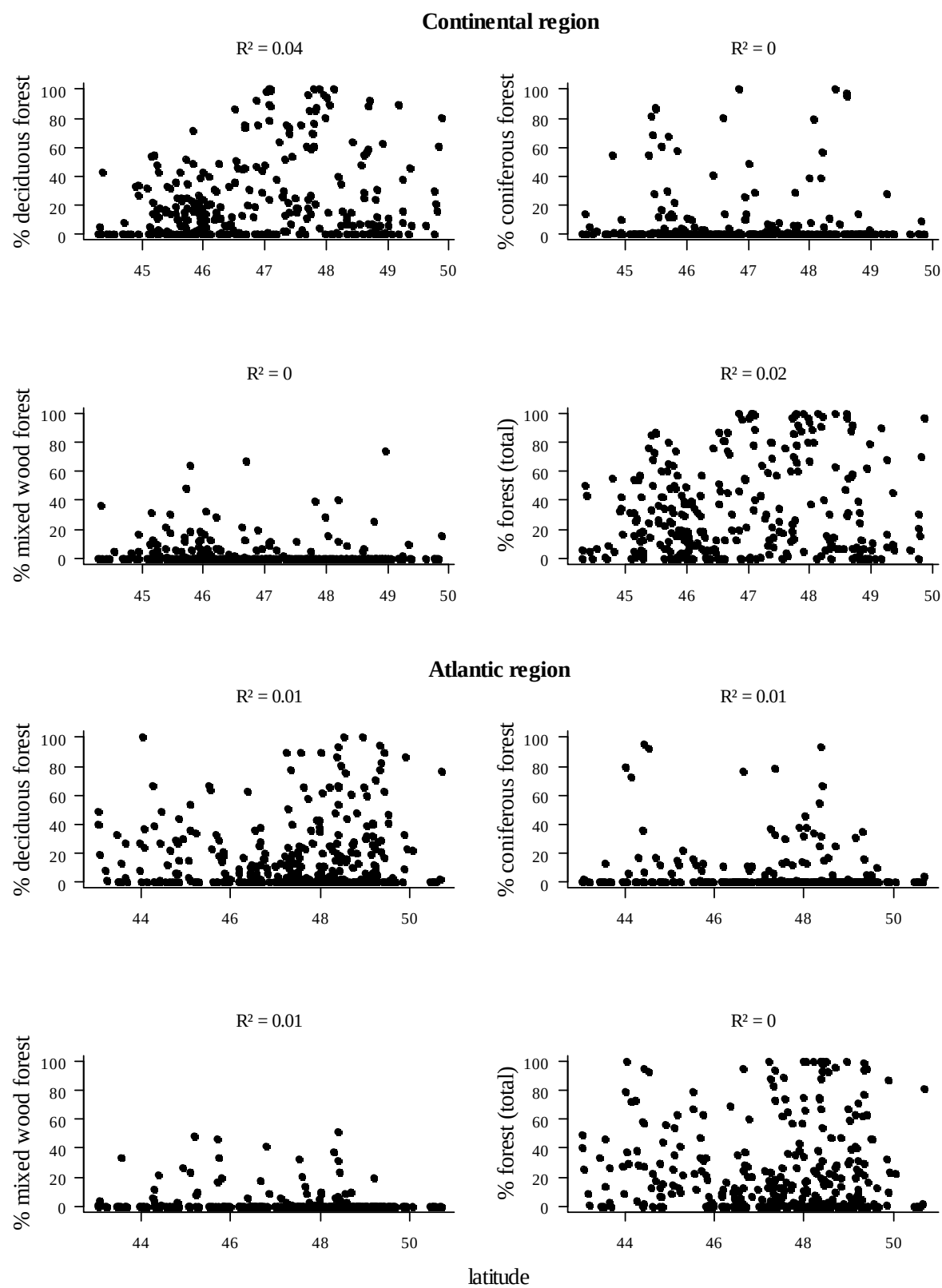
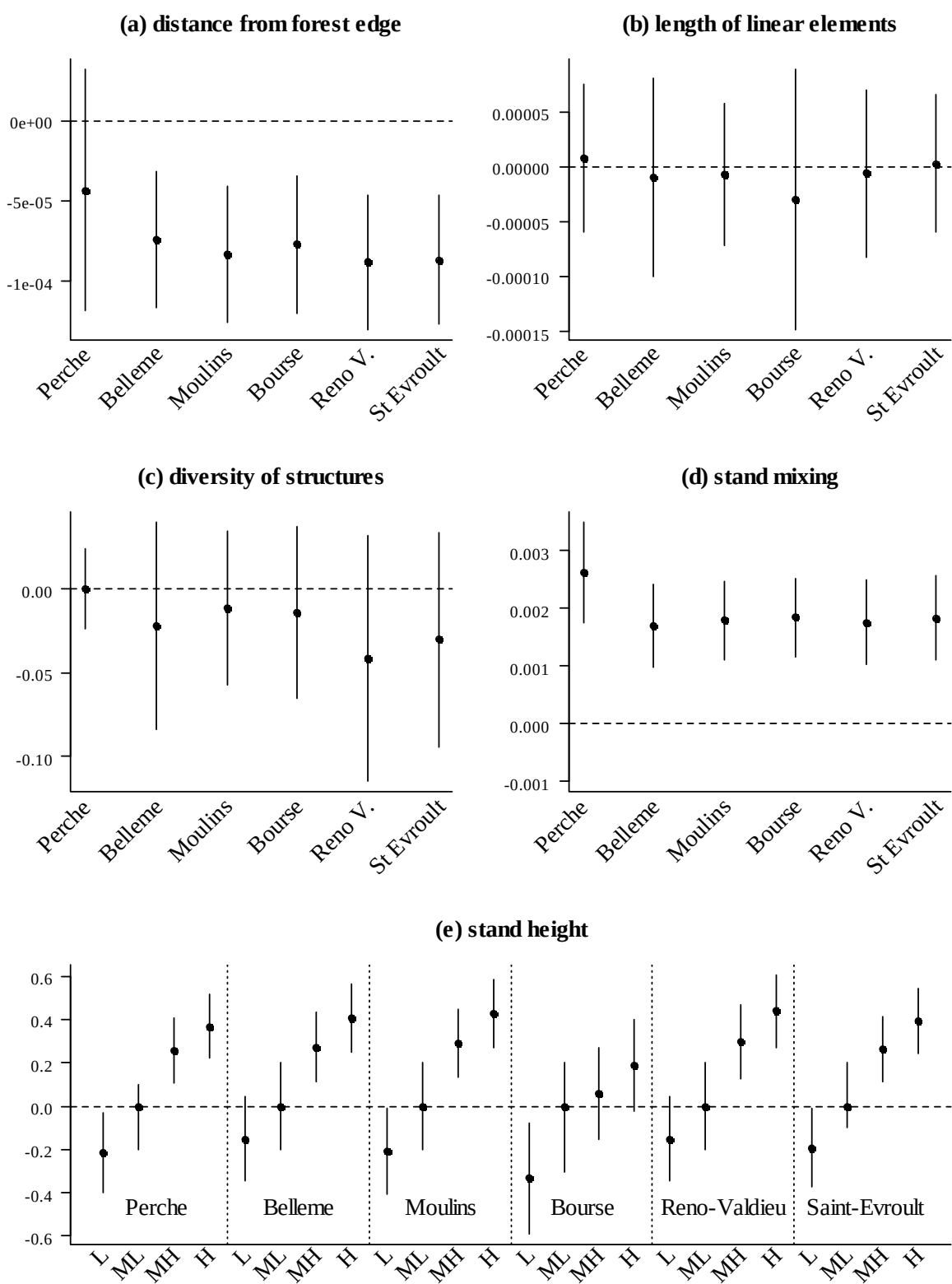


Figure 4



APPENDIX S1. Descriptive elements for the six fine-grained point count data sets.

forest	Belleme	Bourse	Moulins	Perche	Saint Evroult	Reno Valdieu
total surface (ha)	2593	1291	1691	4338	1159	2131
number of points	166	78	100	198	124	47
year of sampling	2005	2007	2006	2004	2007	2008
deciduous	93.1	97.5	96.4	75.6	68.2	90.4
composition coniferous	5.7	0	1.5	20.7	31	6.2
other	1.2	2.5	2.1	3.7	0.8	3.4

APPENDIX S2. List of the species included in our data, with mean density per 100 Ha for each of the data sets.

species	FBBS		fine resolution data					Saint Evrout
	Atlantic	Continental	Belleme	Bourse	Moulins	Perche	Reno	
Acrocephalus arundinaceus	0.220							
Acrocephalus schoenobaenus	0.315	0.167						
Acrocephalus scirpaceus	0.264	0.250						
Acrocephalus palustris	0.880	0.283						
Aegithalos caudatus	0.336	0.218	1.155		0.318	1.676	0.771	1.355
Alauda arvensis	1.194	0.853						
Anthus campestris	0.147	0.167						
Anthus pratensis	0.271	0.392						
Anthus trivialis	0.298	0.378	0.767	0.489	4.138	2.572	0.771	4.748
Burhinus oedicnemus	0.132	0.333						
Carduelis cannabina	0.312	0.342	0.192	0.816	0.955	1.676		
Carduelis carduelis	0.438	0.399						
Carduelis chloris	0.872	0.489						
Certhia brachydactyla	0.432	0.448	14.381	16.324	13.369	8.681	14.375	1.159
Certhia familiaris	0.954	0.300	4.413	1.632	3.515	1.768	3.855	1.355
Cettia cetti	0.579							
Cisticola juncidis	0.623							
Coccothraustes coccothraustes	0.271	0.283	2.493	0.489	0.955			
Columba livia	0.996	0.166						
Columba oenas	0.513	0.258	1.534	0.489	2.546	1.447	1.284	
Columba palumbus	2.117	1.142	9.971	2.449	6.366	14.959	7.958	4.748
Corvus corax		0.167						
Corvus corone	1.447	1.115	4.268	2.445	2.228	2.894	0.771	1.355
Corvus frugilegus	0.379	0.353						
Corvus monedula	0.123	0.268						
Coturnix coturnis	0.559	0.500						
Cuculus canorus	0.354	0.253	0.384		0.637	0.838	0.513	2.318
Cyanistes caeruleus	1.583	1.178	25.695	19.588	2.372	1.772	2.279	8.843
Delichon urbica	0.138	0.188						
Dendrocopos major	0.468	0.643	21.669	18.772	11.777	6.752	15.915	6.773
Dendrocopos medius	0.484	0.550	5.568	5.352	5.411	4.196	8.214	0.677
Dendrocopos minor	0.315	0.383	0.959		0.318	1.125	0.513	
Dryocopus martius	0.235	0.392	0.767		1.273	0.965	0.513	
Emberiza cia	0.733	0.183						
Emberiza cirrus	0.332	0.173						
Emberiza citrinella	0.479	0.784	0.192	0.489	4.138	2.894		2.792
Emberiza hortulana	0.440	0.833						
Emberiza schoeniclus	0.227	0.183						
Erithacus rubecula	1.625	1.243	67.353	88.964	73.530	75.880	78.874	89.398
Fringilla coelebs	3.359	3.265	1.673	11.614	98.394	81.186	96.520	81.277
Garrulus glandarius	0.473	0.840	6.520	2.449	1.592	3.858	5.941	12.868
Hippolais polyglotta	0.454	0.383						

Hirundo rustica	0.436	0.438						
Jynx torquilla	0.117	0.350						
Lanius collurio	0.337	0.217						
Lanius senator		0.333						
Locustella naevia	0.279	0.367				0.322		
Loxia curvirostra	0.147	0.500	0.384			1.286		
Lullula arborea	0.858	0.193						
Luscinia megarhynchos	0.749	0.830						
Luscinia svecica	0.126	0.833						
Merops apiaster		0.750						
Motacilla alba	0.224	0.268						
Motacilla cinerea	0.213	0.325						
Motacilla flava	0.191	0.157						
Muscicapa striata	0.196	0.258						
Oenanthe oenanthe	0.220	0.667						
Oriolus oriolus	0.187	0.318	1.342	2.449		0.322		
Parus cristatus	0.924	0.742	1.534		0.318	1.768	0.257	4.748
Parus major	1.933	2.238	39.693	28.974	28.648	19.774	26.954	25.584
Passer domesticus	3.693	2.713						
Passer montanus	0.396	0.229						
Periparus ater	0.117	0.255	0.192			5.948	0.257	8.843
Petronia petronia	0.440	0.833						
Phoenicurus ochruros	0.318	0.488						
Phoenicurus phoenicurus	0.954	0.153	4.219	5.713	5.930	4.514	1.284	6.953
Phylloscopus bonelli	0.174	0.667						
Phylloscopus collybita	1.377	1.133	21.928	22.445	23.555	31.349	32.344	23.739
Phylloscopus sibilatrix	0.594	0.128	1.738	4.898	2.535	24.275	16.429	24.381
Phylloscopus trochilus	0.696	0.128	3.643	1.224	8.594	16.398	3.842	7.450
Pica pica	0.574	0.383						
Picus canus					0.637	0.644	0.513	
Picus viridis	0.317	0.228	1.534	1.224	1.999	0.482	1.797	
Poecile montanus	0.733	0.283						
Poecile palustris	0.114	0.259	5.753	4.898	3.515	5.352	3.855	1.837
Prunella modularis	0.682	0.343	0.575	1.224	2.865	2.411	1.284	
Pyrrhula pyrrhula	0.543	0.883	1.534	0.489	0.318	1.676	0.257	1.355
Regulus ignicapillus	1.000	0.177	1.355	3.673	12.732	2.894	6.674	1.355
Regulus regulus	0.638	0.188	1.155	0.816	1.273	3.545	0.771	5.418
Saxicola rubetra	0.587	0.383						
Saxicola rubicola	0.224	0.283				0.168		
Serinus serinus	0.173	0.234						
Sitta europaea	0.461	0.578	45.254	45.763	37.879	18.892	37.735	14.222
Streptopelia decaocto	1.116	0.797						
Streptopelia turtur	0.516	0.368	0.384	0.489	1.592	3.215	1.269	4.635
Sturnus vulgaris	2.851	1.488	14.381	15.574	16.874	4.346	7.715	0.677
Sylvia atricapilla	2.422	3.767	3.685	21.629	27.563	24.436	29.264	3.476
Sylvia borin	0.199	0.275	0.192	2.449	0.637	4.662	0.257	1.355
Sylvia cantillans	0.220	0.583						
Sylvia communis	0.535	0.360		0.489	0.318	1.768		

Sylvia currucea	0.513	0.317						
Sylvia hortulana		0.833						
Sylvia melanocephala								
Sylvia undata	0.880							
Troglodytes								
troglodytes	2.865	1.252	36.496	44.890	46.155	31.349	46.976	42.668
Turdus merula	2.960	2.643	13.998	8.162	12.958	12.724	7.958	8.843
Turdus philomelos	0.820	0.793	6.520	2.857	8.594	5.627	5.134	9.482
Turdus pilaris		0.342						
Turdus torquatus		0.167						
Turdus viscivorus	0.139	0.233	0.575	0.816	1.592	0.965	1.269	0.677
Upupa epops	0.125	0.113						

RESEARCH
PAPER



When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization

Jean Yves Barnagaud^{1*}, Vincent Devictor², Frédéric Jiguet³ and Frédéric Archaux¹

¹Cemagref, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson, France, ²Institut des Sciences de l'Evolution, UMR CNRS-UMR 5554, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier, France, ³Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, CP 51, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France

ABSTRACT

Aim Species specialization is often considered as a stable species characteristic over the short term. However, this assumption has hardly been tested, even though it may impair our ability to track the impoverishment of biodiversity induced by the rapid replacement of specialists by generalists. We tested whether species specialization in birds varied over a short period of time, and assessed whether variations in species specialization influence community-level metrics of biotic homogenization.

Location France.

Methods We studied the variations in specialization to habitat closure of 94 bird species over the period 2002–08, accounting for species variations in mean density, habitat preference and migratory status. We then quantified the temporal changes in a community specialization index, which measures functional homogenization.

Results Specialization decreased over time for 35 species (37%), while 46 (49%) showed non-significant negative trends and 13 (14%) had null or non-significant positive trends. The more a species was specialized at the beginning of the study, the more it generalized. We additionally found that changes in the specialization level were density dependent: 34 species (36%) became more generalist in years of higher densities while only one became more specialized. At the community level, accounting for this inter-annual variability in species specialization accentuated the trend in the functional homogenization of bird communities.

Main conclusions Habitat specialization is a labile ecological trait, which may change in the short term following habitat degradation, density dependence and source–sink dynamics. Accounting for short-term temporal variations in observed habitat specialization of species can increase our understanding of the effects of global changes on species strategies and community dynamics.

Keywords

Bird communities, functional homogenization, global changes, habitat gradient, specialization, temporal variations.

*Correspondence: J. Y. Barnagaud, Cemagref, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson, France.
E-mail: jean-yves.barnagaud@cemagref.fr

INTRODUCTION

Specialization can be quantified by measuring the narrowness of a species' use of a particular gradient of resource or habitat (Devictor *et al.*, 2010). Indeed, the ecological niche theory predicts that specialists should tolerate a narrower array of resource levels than generalists, and are thus expected to be less able to cope with environmental changes that affect the avail-

ability of the resources (Levins, 1968). In the current context of unpredictable and rapid global changes, habitat specialists should be more negatively affected than generalists (Colles *et al.*, 2009), resulting in a world-wide homogenization of communities. This has been empirically supported for a variety of taxonomic groups including insects (Brouat *et al.*, 2004), fishes (Wellenreuther *et al.*, 2007) and birds (Devictor *et al.*, 2008a,b).

Alternatively, species may also adapt to environmental modifications by changing their own level of specialization. Most of the studies addressing the issue of niche changes have investigated how shifts in one or more axes of the niche may lead to local adaptations or speciations at evolutionary time-scales (Futuyma & Moreno, 1988; Colles *et al.*, 2009). This approach reflects the effect of gradual, long-lasting changes in the resource gradients which favour differential resource exploitation among co-occurring subpopulations of the same species. Less attention has been paid to niche stability in the short term, say a few years or decades (Devictor *et al.*, 2010). Such small time periods are usually considered to be too short to allow environment-based microevolutionary selection, although some examples of rapid evolution do exist (Pulido & Berthold, 2004). Therefore, specialization has most often been deemed as a fixed attribute of species or individuals in the short term (Thompson, 1998; Bolnick *et al.*, 2003; Holt, 2009). However, whether specialization is fixed or labile over short periods of time is still unclear. It is sensible to assume that no or only very slight short-term shifts occur in the fundamental niche characteristics of species, as they should mostly be driven by natural selection. The costs linked to microevolution or plasticity should also keep the realized niche stable over the short term (Dall & Cuthill, 1997). However, changes in realized niche breadth irrespective of variations of the fundamental niche could also be influenced by factors that vary substantially over short periods of time, such as climatic conditions, competition or predation. While assessments of changes of in the fundamental habitat specialization of species are blurred by various confounding factors, changes in a species' realized specialization can easily be quantified from field surveys (Devictor *et al.*, 2010).

Regional population sizes influence local population dynamics (Gaston & Blackburn, 2000), and conversely, local population processes partly determine abundances at larger spatial scales (Freckleton *et al.*, 2005). The scaling between local and regional population sizes depends on interactions between population growth rate, intra-specific competition and density dependence (Maurer & Taper, 2002), which are in turn influenced by species-specific characteristics such as life span, migration strategy, reproductive success or specialization (Saether & Engen, 2002). For a given increase in regional population size, generalist species should consistently increase locally across their range as they are able to thrive in a broad range of habitats; similarly, density dependence and source–sink population processes should influence the carrying capacity of a population in optimal habitats, and in turn determine abundance in suboptimal habitats (Pulliam, 1988, 2000; Dunning *et al.*, 1992; Maurer & Taper, 2002). In such situations, the apparent specialization may decrease or increase without necessarily being accompanied by a change in the species' fundamental niche (Taylor, 1961). Hence, investigating temporal shifts in the realized specialization of species may provide interesting insights into the strength of density dependence and into a species' plasticity to rapid environmental changes.

Beyond the changes in specialization at the species level, changes in species niche breadth are also likely to affect inter-

specific interactions, and consequently the structure and dynamics of species assemblages (Hughes, 2000; Moullot *et al.*, 2007; Devictor *et al.*, 2010). In this respect, community-level specialization indices can be useful: in accounting for the relative abundance of a specific trait (e.g. specialization), such functional descriptors are more meaningful than classical metrics (e.g. species richness; McGill *et al.*, 2006). Ideally, these metrics should be designed to account for both long- and short-term variations in their underlying processes. For instance, the rapid homogenization of bird communities, due to a decrease in the abundance of specialists coupled with an increase in generalists, reflects the dynamics of winners and losers in the face of global changes (Devictor *et al.*, 2008a). However, the differential population trends between generalists and specialists could be compensated for (or increased) by an overall trend of the species to become more specialist (or generalist) over time.

We explored the short-term temporal variations (2002–08) of realized habitat specialization in birds. Birds are well suited for such an analysis due to their rapid response to changes in their environment (e.g. Crick, 2004, climate; Devictor *et al.*, 2008a, landscape). As they exhibit various strategies, and because the availability of food and nesting sites varies considerably among habitats, measuring birds' habitat specialization is an effective way to summarize many dimensions of their ecological niches. As common birds are known to segregate along a gradient of vegetation structure (Berg, 1997, 2002), we chose to build our specialization index over a gradient of habitat openness ranging from open fields to closed mature forest. We addressed three questions within this framework: (1) is specialization to habitat openness a fixed trait in the short term, (2) are any existing short-term variations in specialization density dependent at a large spatial scale, and (3) do short-term variations in the degree of specialization (if any) contribute to the current biotic homogenization of bird communities? Our results suggest that the on-going biotic homogenization in bird communities, which results from more favourable population trends for generalist species, is being accentuated by a generalization of individual species themselves.

MATERIALS AND METHODS

Bird data

Data collection

We used data from the French Breeding Bird Survey (FBBS), a standardized monitoring programme in which volunteers count breeding birds at fixed sites, year after year (Julliard & Jiguet, 2002). We restricted our study to the period 2002–08 for which the sampling effort was substantial and widely distributed at the national level (Fig. 1; for the number of points per year see Table 1 in Appendix S1 in Supporting Information). Most of the points had a relatively short lifetime (mean $\pm$ SD = 3.55 ± 1.99 years).

In this survey, a 2×2 km plot was randomly selected within a radius of 10 km from a locality provided by each observer. In

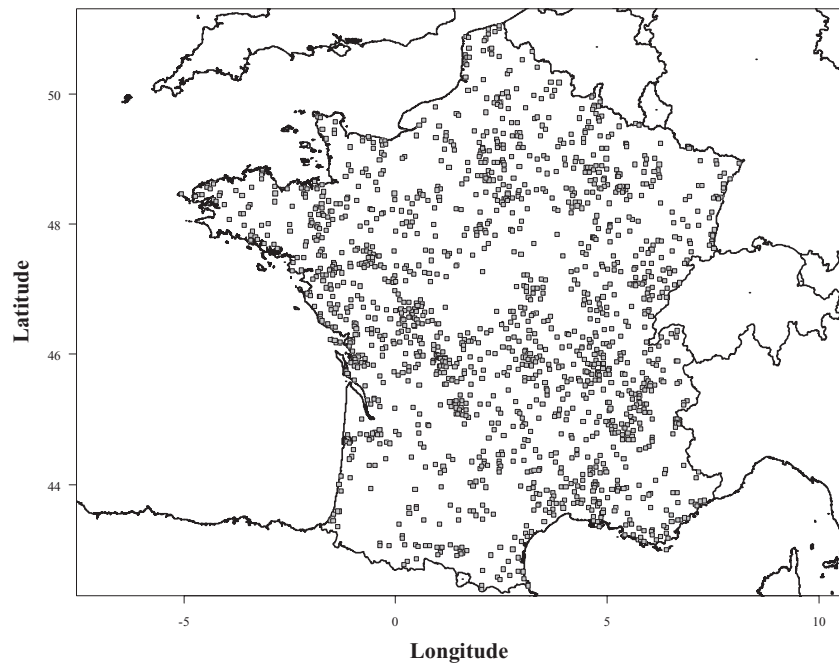


Figure 1 Map of the 2×2 km French Breeding Bird Survey plots surveyed at least once during the period 2002–08 and which provided data for at least 1 of the 94 species considered in our study. Each plot contains 10 point counts distributed homogeneously across available habitats.

Table 1 Model selection results (models including either year, Y_n , or density, D_n). All tested models are presented; the ΔAIC is calculated with respect to the best model, indicated in bold characters. K is the number of estimated parameters in each model. All models also include nested taxonomic random effects (genus/family/order).

Model	Expression	K	AIC	ΔAIC
S	sp	94	588.6	196.7
Y1	yr	2	1128.8	736.8
Y2	sp+yr	95	450.8	58.8
Y3	sp+yr+(sp:yr)	188	455.4	63.4
Y4	sp+yr+(yr:SSI02)	96	413.8	21.8
Y5	sp+yr+(yr:SSI02)+(yr:hab)	97	398.0	6.1
Y6	sp+yr+(yr:SSI02)+(yr:hab)+(yr:mig)	98	392.0	0.0
Y7	sp+yr+(yr:SSI02)+(yr:hab)+(yr:hab:SSI02)+(yr:mig)	99	392.2	0.2
D1	log(de)	2	620.0	238.6
D2	sp+log(de)	95	390.1	8.7
D3	sp+log(de)+(sp:log(de))	188	406.5	25.1
D4	sp+log(de)+(log(de):SSI02)	96	384.6	3.2
D5	sp+log(de)+(log(de):SSI02)+(log(de):hab)	97	381.4	0.0
D6	sp+log(de)+(log(de):SSI02)+(log(de):hab)+(log(de):mig)	98	383.4	2.0
D7	sp+log(de)+(log(de):SSI02)+(log(de):hab)+(log(de):hab:SSI02)+(log(de):mig)	99	385.3	3.9

AIC, Akaike Information Criterion; sp., species (factor); yr, years (continuous); SSI, Species Specialization Index; SSI02, SSI of year 2002 (continuous); hab, habitat (factor, either 'closed' or 'open'); mig, migratory status (factor, either 'short distance' or 'long distance'); de, density (continuous).

each plot, the observer distributed 10 count points in order to best represent the diversity of occurring habitats. Counts were performed twice a year at an interval of 4 to 6 weeks, before and after 8 May, allowing sampling of early singing species as well as late migrants, and to cover a wide variety of habitats. Each visit consisted of a 5-min point count, carried out between 1 and 4 h after sunrise, in which all birds detected (either seen or heard, excluding those flying over) within a 100-m radius of the observer were recorded. We excluded raptors and most wetland birds for which our habitat gradient was not relevant, and

because they are not well sampled by this survey design. Plots from alpine areas were excluded as their number was limited in all years, leading to temporal heterogeneity in their distribution. The influence of altitude on habitat openness may also result in confusing habitat specialization and the dependence of species on mountain climatic conditions.

For each species recorded, in each of the 7 years ($n = 94$ species; Appendix S2), we retained the mean density of individuals over the two annual visits at each point. Using the mean rather than the maximum density limits the effect of transient

birds that sing temporarily but do not breed. As the sedentary species considered are most likely to still be singing at the time of the second visit this calculation should not underestimate their occurrence.

Habitat gradient

Observers provided a classification of the habitat within 100 m around each point, according to a hierarchical description adapted from Crick (1992). The first level corresponds to a division into four categories (farmland, natural, urban and other types of habitats) completed by a simple characterization of the main vegetation structure and composition. We excluded points in wetlands and bare rock areas, which do not correspond to the explored gradient, but kept points in urban forests. We focused on a gradient between closed (dense mature forest) and open habitats (open agricultural lands) derived from this classification (see Appendix S3 for the detailed habitat classification). Classes 1 to 4 referred to mainly forested areas ordered by structure, from mature stands (class 1) to young forest stands of less than 3 m in height (class 4). Classes 5 to 8 corresponded to open areas, from agricultural landscapes with tree-planted edges (class 5) to open fields (class 8).

Volunteers were asked to describe their points each year; however, habitat description was missing in some years for 30% of the surveys. We thus controlled for potential bias linked to unreported or undetected habitat changes (see Appendix S1 for details and discussion on this issue).

Specialization indices

Species specialization index

We used the Species Specialization Index (SSI), which has been proposed as a robust specialization metric for birds (Devictor *et al.*, 2008b) and valuably used with the FBBS dataset (Julliard *et al.*, 2004, 2006; Devictor *et al.*, 2007, 2008b). This index assumes that the more abundant a species is in certain habitat classes with respect to the other classes, the more specialized it is. Thus, the SSI of a given species i at year j is the coefficient of variation of its densities across the k habitats considered ($k = 8$ in our case), following the approach of Julliard *et al.* (2006):

$$SSI_{i,j} = \frac{SD(d_{i,j,k})}{\bar{d}_{i,j,k}}, \text{ where SD refers to standard deviation.}$$

As our aim was to explore the temporal variations of the SSI at a large spatial scale, we based each species' annual SSI on the mean density $\bar{d}_{i,j,k}$ in each of the eight habitat classes k (Appendix S3b):

$$\bar{d}_{i,j,k} = \frac{\sum_{p=1}^{n_k} d_{i,j,k,p}}{n_k}$$

where $d_{i,j,k,p}$ is the density of species i , at year j , on point p which belongs to habitat class k ; and n_k is the number of points in class

k . Thus, potential variations in the number of points per class were accounted for in the calculation of the species-level indices; we also controlled for a potential bias on the SSI arising from small sample sizes (see Appendix S1d). The SSI values averaged by species over the 7 years ranged from 0.22 (blackbird) to 2.64 (great reed warbler) (mean = 1.27 ± 0.60 , $n = 94$ species).

Community specialization index

To assess the influence of temporal change in SSI when quantifying the homogenization of bird communities towards more generalist species, we calculated the Community Specialization Index (CSI; Julliard *et al.*, 2006) as the average SSI of all individual species occurring at a count point, weighted by the density of the species at that point:

$$CSI_{j,p} = \frac{\sum_{i=1}^{s_{j,p}} (d_{i,j,p} \times SSI_{i,j})}{\sum_{i=1}^{s_{j,p}} d_{i,j,p}}$$

where $SSI_{i,j}$ is the SSI of species i at year j , $d_{i,j,p}$ is the density of species i in year j at point p and $s_{j,p}$ is the number of species at point p in year j . We calculated the CSI for each point count and year, considering the SSI as either a fixed (using the SSI of the year 2002) or a time-varying attribute (using each yearly SSI).

Data analysis

Temporal trends in the SSI

As a first step, we calculated the trends in the SSI for each species over 7 years, using simple linear regressions with the annual SSI as a response and year or log(density) as explanatory variables. This allowed us to explore trends in each species' specialization separately.

The second step was to build a multi-species model structure, with the SSI of species i in year j as a response variable. Because we needed to quantify the inter-specific variations of the specialization, we included species, as a fixed effect in each model. Species closely related in phylogeny could vary similarly in their specialization, violating the independence assumption. Hence, we accounted for the possible clustering of specialization across species by adding order, family and genus as nested random effects on the intercept to all the models, following the taxonomic order proposed by Gill & Donsker (2010). A finer correction for phylogeny would have necessitated a completely resolved phylogenetic tree for all the species considered, which is not yet available.

The aim of this multi-species model was to describe: (1) the temporal variations of the SSI, and (2) to relate the SSI to species annual density. As there is only one measure of mean density per year and per species, adding both terms in a single model would not be relevant. Hence, we chose to build a model with a year effect (M_{Year}) and another with a density effect (M_{Density}). In the

density model, we used the species mean annual densities (log transformed), all habitats combined, to describe potential density dependence on temporal variations of specialization.

Additional terms in our two multi-species models were fixed linear terms at the species scale, and relevant interactions between them. Because we wanted to test whether the temporal changes in SSI were linked to an initial level of specialization of the species, we entered the SSI of the year 2002 (SSI_{02i}) as the 'baseline SSI level'. We also included in both models the species' migratory strategy ('mig_i') with two levels according to the EBCC's classification (<http://www.ebcc.info/index.php?ID=125>, Gregory *et al.*, 2005), 'short-distance migrant' and 'long-distance migrant'. Indeed, as the climatic conditions adversely affecting short-distance and long-distance migrants differ (Forchhammer *et al.*, 2002), temporal trends in breeding densities may differ according to migration strategy, affecting in turn temporal changes in the SSI. We defined each species' habitat preference ('habitat_{i,j}') according to the barycentre of densities across the eight habitat classes. The barycentre of species *i* at year *j*, $G_{i,j}$, was taken as its mean habitat, weighted by its densities in year *j* in each habitat of the gradient:

$$G_{i,j} = \frac{\sum_{k=1}^K (\text{hab}_k \times d_{i,j,k})}{\sum_{k=1}^K d_{i,j,k}}$$

where hab_k is the *k*th class of habitat (from 1 to 8), and $d_{i,j,k}$ is the mean density of species *i* during year *j* in habitat class *k*. We classified species with a habitat barycentre under 5 (i.e. from mature forest to young stand) as 'closed habitat species' and others as 'open habitat species'. Habitat 5 was included in 'closed habitat' as it consists of young forest stands with few open spaces, and located in a forested matrix. To complete the two main models, we introduced interactions between $X_{i,j}$ (being either the year or density effect) and habitat, $X_{i,j}$ and migratory status (mig_i), $X_{i,j}$ and SSI_{02i} , and, $X_{i,j}$, SSI_{02i} and habitat. The maximum model structure was thus:

$$SSI_{i,j} = \text{species}_i + X_{i,j} + (\text{habitat}_{i,j} : X_{i,j}) + (SSI_{02i} : X_{i,j}) + (\text{mig}_i : X_{i,j}) + (X_{i,j} : \text{habitat}_{i,j} : SSI_{02i}).$$

We constructed all the relevant submodels nested in the M_{Year} and M_{Density} model structures (listed in Table 1). We fitted the models using the maximum likelihood estimator rather than restricted likelihood because fixed effect structures varied between candidate models (Wood, 2006).

The relevance of R^2 for mixed models is still being debated (Orelien & Edwards, 2008), hence we used an information criterion approach to compare candidate models. We selected the model with the lowest Akaike Information Criterion (AIC) among each set, a selection method which penalizes the likelihood of models with large numbers of parameters (Burnham & Anderson, 2002). Finally, we tested for the dependency of our final model on the SSI of year 2002. Indeed, stochastic fluctuations of densities across habitat could make species appear more

specialized than they are by chance only, leading to a spurious negative trend in specialization over the period. Details of the methods and results regarding this bias are provided in Appendix S4.

Temporal trends in densities

We tested whether a temporal trend in density existed among our sample of 94 species, and whether the level of specialization depended on this trend, by building one additional model ('trend model'), with log(density) as the response variable, and year, SSI_{02i} , and year $\times SSI_{02i}$ as explanatory variables, and species as a random effect.

Temporal trends in the CSI

We looked at the temporal variability of the CSI through a generalized linear mixed model with CSI (calculated at each count point) as the response variable, year as a fixed factor, and 2×2 km plot (see Data Collection in the Bird Data section) as a random effect on the intercept of the model to account for the non-independence of points.

To assess whether and how the observed temporal variation in the CSI was linked to the dynamics of specialists and generalists (Devictor *et al.*, 2008b), and/or to the variation of the individual species' specialization, we conducted a two-step analysis:

1. We calculated the trend in CSI based on the SSI of 2002 (CSI_{02}).
2. We then calculated the trend in CSI based on yearly SSI values (seven values of SSI for each species, CSI_y).

The CSI_{02} assumes a temporally fixed specialization level for each of the 94 species. Hence, it only accounts for temporal changes in species composition at the point level, which corresponds to an assessment of the winners–losers dynamics proposed as a major consequence of biotic homogenization. On the other side, CSI_y also considers within-species variations of specialization: it does not only reflect differential dynamics between species with different specialization levels but also the influence of the yearly changes in each species' specialization. If community specialization varied only with respect to changes in community composition, temporal trends in CSI_y and CSI_{02} should be similar (i.e. no effect of variations in species specialization). Conversely, differential trends between both indices would mean that community specialization is not driven only by species dynamics, but also by changes in species specialization.

Finally, as the study plots are clustered to some extent (Fig. 1), one could also expect a spatial dependency between trends in the specialization of communities at neighbouring points, which may affect the overall trend over the study area. Therefore, we accounted for potential large-scale spatial gradients in each CSI model by adding plots coordinates (i.e. of the centre point in the 2×2 km plots) as a smoother control covariate $s(X,Y)$, which allows for nonlinear spatial gradients. Hence, the model structure for the CSI was:

$$CSI_{j,p} = \text{year}_j + s(X,Y) + (1|\text{plot}_p).$$

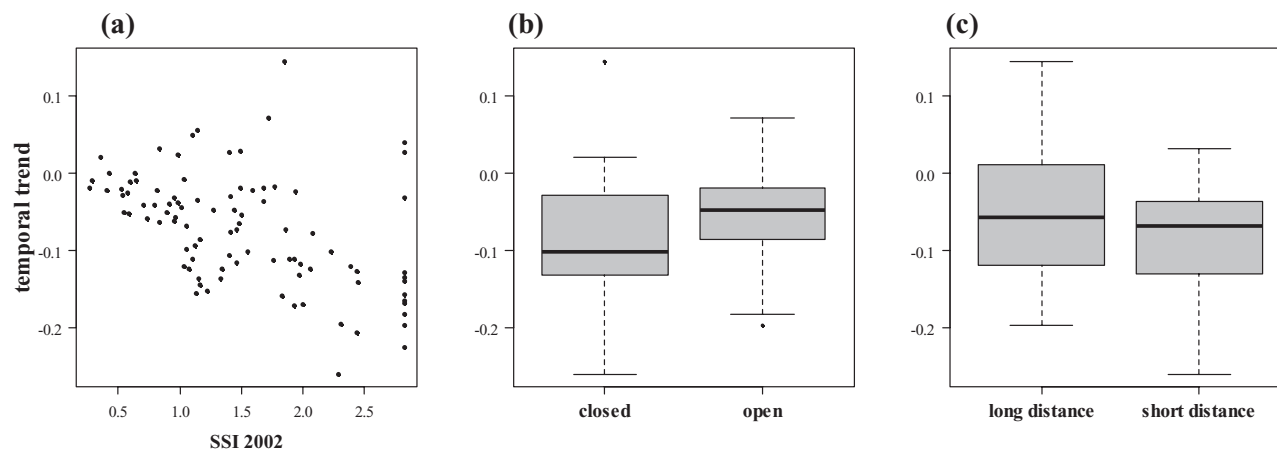


Figure 2 Impact of specialization in year 2002 (a), preferred habitat ('open' or 'closed', b), and migratory status ('long distance' or 'short distance', c) on the temporal trend of specialization of 94 species. For boxplots, the broad line, lower and upper bounds of each box correspond, respectively, to the median, 25% and 75% quartiles. Whiskers extend to the value distant to at most $1.5 \times$ the interquartile distance from the median. Black dots are values exceeding this distance.

Additionally, we visually examined the spatial autocorrelation in the residuals of our CSI models using the function 'correlogram' of the R package 'spatial' (Venables & Ripley, 2002). As no strong pattern of autocorrelation appeared in the residuals of our models (Appendix S5), we did not add any further spatial term to our models.

Analyses were conducted using the nlme (Pinheiro *et al.*, 2009), lme4 (Bates & Sarkar, 2008) and mgcv (Wood, 2006) packages of R 2.8.1 (R Development Core Team, 2008).

RESULTS

The slope of year effects for species-specific trends of the SSI over the period 2002–08 ranged from -0.26 (Hawfinch) to 0.15 (Orphean Warbler) (mean $\pm$ SD = -0.07 ± 0.07) (detailed results in Appendix S6a). The across-species mean slope was not affected by the variability in the values of SSI_{02i} , suggesting that intra-annual stochastic variability of the SSI did not bias the trends (Appendix S4). Only 13 species showed null or non-significant positive trends in SSI, while 35 species showed significant ($P \leq 0.05$, $n = 27$) or near significant ($P \leq 0.1$, $n = 8$) negative trends. The 46 remaining species had non-significant negative trends.

The selected model for the trend in species SSI (Table 1) did not show any effect of year (estimate of year effect = 0.012 ± 0.017 , $t = 0.699$, $P = 0.49$). However, our model retained a negative interaction between years and SSI_{02i} (estimate = -0.055 ± 0.008 , $t = -6.73$, $P < 0.001$, Fig. 2a), suggesting that the SSI of more specialized species decreased more than that of generalists during the period (Fig. 3a). Random fluctuations of the SSI_{02i} did not affect this interaction (Appendix S4). The trend in SSI values also depended on the habitat category: species in open areas tended to generalize less rapidly than those preferring closed habitats [interaction year $\times$ category, estimate (habitat open) = 0.0416 ± 0.012 , $t = 3.432$, $P < 0.001$, Fig. 2b]. Short-

distance migrants generalized faster than long-distance migrants [interaction year $\times$ migratory status, estimate (short-distance migrants) = -0.0328 ± 0.012 , $t = -2.628$, $P < 0.01$, Fig. 2c].

The most specialized species in 2002 were also the least abundant (trend model, SSI_{02i} effect confidence interval = $[-2.671, -2.281]$). There was a significant positive trend in densities across years (trend model, year effect confidence interval = $[0.034, 0.196]$), weakly dependent on the initial specialization level ($SSI_{02i} \times$ year interaction confidence interval = $[0.0003, 0.0976]$); yet, a detailed analysis revealed that the significance of this interaction was exclusively due to the trend of a single rare and localized species (the Ortolan Bunting). Simple linear regressions showed that the SSI of 34 species (36%) were negatively related to $\log(\text{density})$ variations; 46 species had a negative but non-significant trend ($P > 0.1$) and only 14 species showed a positive relationship between $\log(\text{density})$ and SSI, one of which was significant (see Appendix S6b). Nineteen out of 94 species (20%) showed an opposite trend between years and density; 10 had a positive density effect and a negative year effect, 9 the contrary. In our M_{Density} model, yearly variations in SSI were negatively correlated to yearly variations in species mean density (Table 1, Fig. 3b; estimate of $\log(\text{density})$ effect = -0.16 ± 0.05 , $t = -3.025$, $P < 0.01$), with a significant variation among species (species $\times$ density, $F_{1,561} = 6.436$, $P < 0.05$).

When the SSI was fixed, the CSI_{02} significantly decreased over 2002–08 (mixed effect linear model, year effect interval = -0.005 ± 0.001 , Fig. 4a). This effect was about 10 times stronger when the SSI was considered to be a variable trait (CSI_y , year effect interval = -0.048 ± 0.001 , Fig. 4b).

DISCUSSION

We showed a significant decrease in habitat specialization between 2002 and 2008 for 35 species out of 94. Despite high

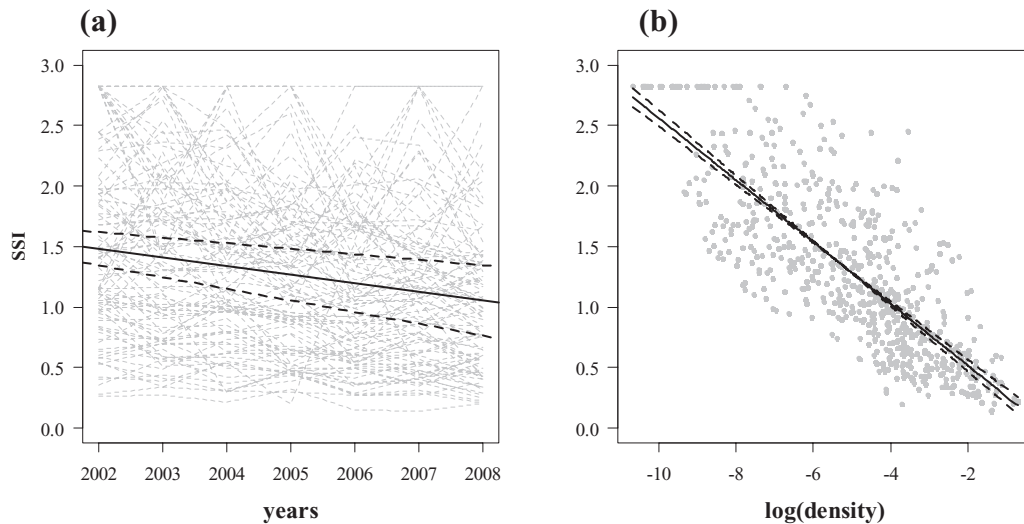


Figure 3 (a) Temporal trend in the Species Specialization Index (SSI) and (b) variation of the SSI respective to log-transformed density. Grey lines in (a) represent the variations of species SSI across the period. Each point in (b) corresponds to a species in a given year. Plain black lines and associated dashed black lines are the estimates of the linear models $SSI = f(\text{years})$ (a) and $SSI = f(\log(\text{density}))$ (b) ± 1.96 SE.

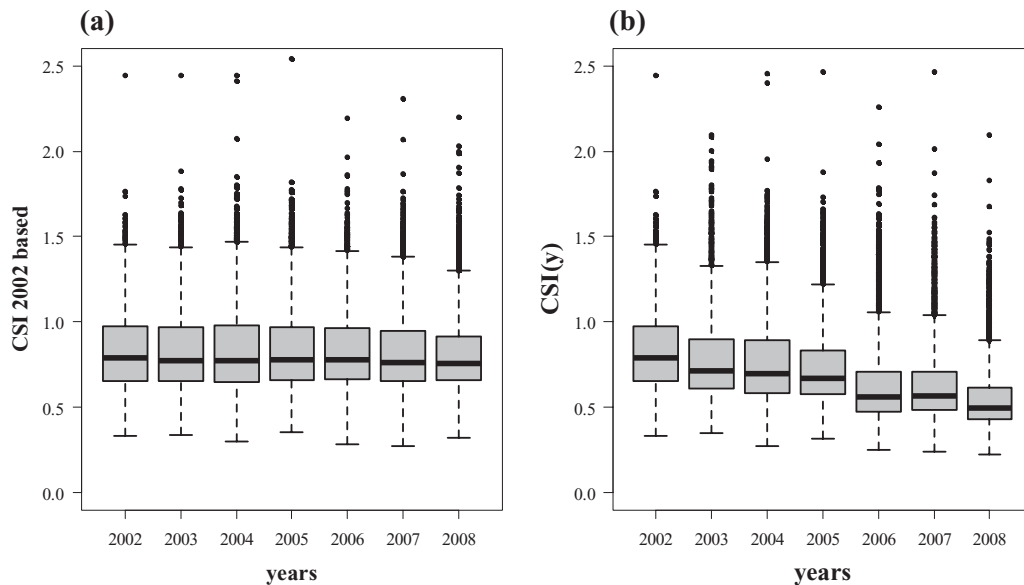


Figure 4 Temporal change in the Community Specialization Index (CSI) over the study period. In (a), the CSI is the mean specialization of species comprising the point level communities, weighted by species density, using the species specialization index for the year 2002 for all years, and thus only reflects variation in the composition of communities (CSI₀₂ in the main text). In (b), the CSI is based on a specialization index recalculated each year for each species (CSI_y in the main text). It reflects not only changes in community composition, but also within species changes in specialization. The broad line, lower and upper bounds of each box correspond, respectively, to the median, 25% and 75% quartiles. Whiskers extend to the value distant to at most $1.5 \times$ the interquartile distance from the median. Black dots are values exceeding this distance.

between-species variability, the initially most specialized species (in 2002) generalized most in the following years, and this trend was not due to random variations in the SSI of each species (Appendix S4). We also found a weak but general increase in bird densities over this period. Specialization was related to density: generalist species displayed more abundant local popu-

lations than specialists. Species occurring at higher densities also tended to be more generalist over time. Note, however, that although correlated to density, our specialization index cannot be simply reduced to a nonlinear transformation of density. Indeed, two species with equal mean densities may have different standard deviations of densities across habitats.

Bird communities progressively became less specialized over time due to contrasted trends between specialist and generalist species (CSI₀₂ model) and to a simultaneous decrease in the specialization level of many specialized species (CSI₇ model). Trends in the observed CSI at the point level could be affected by the increased efficiency of observers at points that they had previously surveyed (Kendall *et al.*, 1996); however, Jiguet (2009) showed that this effect only occurred between the first and second years. Moreover, to influence our conclusions, such a bias should be directed towards specialist species, which are most often rarer and less well known by volunteers. Hence, the consistent negative trend in CSI across 7 years is unlikely to be the result of this learning effect. Our results were neither biased by yearly variations in sample size or spatial distribution, nor by variations in species detectability (Appendix S5a, detectability, and S5b, number of points). We also ruled out potential bias due to undetected or unreported local habitat changes (Appendix S1c).

The tendency to generalize over a short time-scale (2002–08) more probably results from consistent change in species specialization rather than from environmental fluctuations. Habitat quality may have gradually changed over time at a landscape scale beyond any qualitative local habitat change. For instance, populations may be affected by increasing fragmentation of a given habitat without any change in the habitat itself. If the habitat of a given point and its surroundings is degraded, bird densities should decline in this point, forcing the SSI of the most specialized species to decline. In the meantime, habitat degradation could allow more generalized species to exploit habitats from which they were previously excluded, due to the relaxation of inter-specific competition with more specialized species. Therefore, our results document the temporal variations of realized specialization (Devictor *et al.*, 2010), and highlight the importance of accounting for the major sources of abundance variations when measuring specialization with field data.

Our results support the hypothesis that generalists tend to be more abundant and widely distributed than specialists (Brown, 1984; Gaston & Spicer, 2001). Additionally, we provide a seldom-addressed temporal dimension and an intra-specific approach to the link between specialization and density. Two questions remain to be explored in this respect: (1) how adaptive is the emigration of individuals in apparently non-optimal habitats, and (2) whether changes in the realized niche correspond to a plastic or a microevolutionary response of the species. If breeding performance is density dependent, the mean individual reproductive success in optimal habitats decreases as breeding density increases. Hence, the growth rate decreases as intra-specific competition rises, lowering the carrying capacity of the community up to a threshold above which breeding in suboptimal habitats (i.e. where densities are lower) becomes advantageous, leading to a decline in the across-habitat variance (Hanski, 1982; Dhondt *et al.*, 1994; Maurer & Taper, 2002). Behavioural responses could also occur if, for instance, species become less selective when occurring at high densities (Elkin & Reid, 2010). If optimal habitats remain unsaturated, or if carrying capacities vary with the exploitation of new habitats, the

threshold may never be reached (Hanski, 1982) and specialization may not vary or can even increase. This source–sink dynamic process may contribute to explaining our results: the 14 species which exhibited a null or slightly positive density effect on the SSI may not have reached such a threshold, while the 34 others may have overtaken this threshold and 46 may be nearing it. In this respect, accounting for data on reproductive success could add mechanistic support to our findings.

Interestingly, the SSI changed significantly more for specialists over time, supporting the idea that generalists exhibit fewer temporal variations in their apparent specialization level than specialists do, as they experience fewer among-habitat differences in breeding performance. Emigration of individuals in sink habitats may still be advantageous if they can recolonize source habitats when conditions become more favourable (e.g. if intra-specific competition in source habitats decreases). Such a mechanism could enhance species persistence in the landscape by maintaining more potential breeders.

Most species increased in density in suboptimal habitats, bringing into question the importance of intra-specific competition in the process of generalization. Additionally, 20% of the species exhibited opposite year and density effects, suggesting that density may not be the only driver of the changes in specialization. Indeed, although our best model retained a density effect, patterns of generalization may not be solely driven by changes in density. Migratory status and habitat preference were also retained, showing that variations in particular life-history traits (not necessarily linked to density) may play a significant role in species realized niche enlargement even over a short time period. Climate and landscape are among the most influential large-scale parameters influencing population processes or ecological niche (Stenseth *et al.*, 2002; Jackson *et al.*, 2009) and their long-term changes play a significant role in the homogenization of bird communities (Julliard *et al.*, 2004; Jiguet *et al.*, 2006, 2007). The effect of the migratory status could also reflect the fact that most migratory species are actually more specialized than sedentary species and thus generalize more rapidly, in accordance with the SSI₀₂ × year interaction. However, the same effect could appear if, under the effect of climate change, sedentary species advanced their phenology more in their preferred habitat than in others. In this case, the apparent generalization would only mirror a reduced detectability of sedentary species by the FBBS survey, which operates at roughly fixed dates. Yet, we believe this bias is unlikely as the trends in the SSI were close between short-distance and long-distance migrants. Further, given the phenology of our particular set of sedentary species, this bias would imply a phenology shift in preferred habitats exceeding 1–2 weeks in only 7 years.

The apparent niche changes related to species density may instead reflect either the accumulation of non-breeders in their optimum habitats or the definitive exclusion of the least competitive individuals from the source habitats, in high-density periods. Our results are based on a time lag which may not exceed four generations for most species (Cramp & Simmons, 1977); thus, although microevolution can occur rapidly in the

context of rapid environmental changes (Colles *et al.*, 2009), it seems more likely that the observed variations of specialization were related to plasticity. In the present study, we established a correlation – not a causal link – between yearly SSI and yearly species mean density; hence it cannot be decided whether the observed niche extension over such a short-term lag is a consequence or a cause of a density increase. Future comparison between breeding performances in various habitats in periods of low and high densities may help to disentangle adaptation from plasticity in the interaction between change in niche breadth and density.

Using a fixed specialization index per species (averaged over 2001–04), Devictor *et al.* (2008a) showed from FBBS data that the CSI decreased in a context of landscape degradation, due to the simultaneous negative trend of specialists and positive trend of generalists. Our results using SSI₀₂ as a reference are consistent with this pattern, even though the specialization index, sampling period and set of species were slightly different. Nevertheless, using a temporally variable SSI accentuated by a factor of 10 the negative temporal trend of the CSI previously observed using a fixed index. We found similar results using a CSI based on the presence–absence of species (i.e. without weighting by densities), showing that changes in community specialization are due to true changes in community composition and not only to variations in relative abundance (results not shown). Hence, the homogenization of bird communities due to more positive trends in generalists than in specialists is amplified by a negative trend in species-level specialization itself. Biotic homogenization in bird communities in France is therefore probably even stronger than reported by Devictor *et al.* (2008a).

Overall, our results raise questions about the causes, consequences and speed of short-term changes in species niche breadth. Addressing these issues could help us to assess the maximum acceptable scale and level of ecosystem change that permit it to maintain its functioning (Jackson *et al.*, 2009). Hence, taking short-term temporal variations of species specialization to various resources into account would be a significant improvement in a conservation perspective.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank all the volunteers who participated in the national breeding bird survey (STOC EPS). Luc Barbaro, Yves Bas and Thierry Boulonier provided improvements at various stages of the analyses. Vicky Moore improved the quality of the English. We also thank three anonymous referees for their comments on an earlier version of this manuscript. This work was partly supported by a grant from the Region Centre no. 200800033784.

REFERENCES

- Bates, D. & Sarkar, D. (2008) *lme4: linear mixed-effects models using S4 classes*. R Package, version 0.999375-28. <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>.
- Berg, Å. (1997) Diversity and abundance of birds in relation to forest fragmentation, habitat quality and heterogeneity. *Bird Study*, **44**, 355–366.
- Berg, Å. (2002) Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland–forest mosaic landscapes. *Bird Study*, **49**, 153–165.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulse, C.D. & Forister, M.L. (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, **161**, 1–28.
- 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. *Molecular Ecology*, **13**, 1815–1826.
- Brown, J.H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, **124**, 255–279.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edn, Springer-Verlag, Heidelberg.
- Colles, A., Liow, L.H. & Prinzing, A. (2009) Are specialists at risk under environmental change? Neoeological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters*, **12**, 849–863.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (1977) *Handbook of the birds of the Western Palearctic*, p. 4898. Oxford University Press, Oxford.
- Crick, H.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.
- Crick, H.Q.P. (2004) The impact of climate change on birds. *Ibis*, **146**, 48–56.
- Dall, S.R.X. & Cuthill, J.C. (1997) The information costs of generalism. *Oikos*, **80**, 197–202.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A. & Jiguet, F. (2007) Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*, **21**, 741–751.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A. & Couvet, D. (2008a) Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 252–261.
- Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008b) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **117**, 507–514.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 15–25.
- Dhondt, A.A., Kempenaers, B. & Adriansen, F. (1994) Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 643–648.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**, 169–175.
- Elkin, C.M. & Reid, M.L. (2010) Shifts in breeding habitat selection behaviour in response to population density. *Oikos*, **119**, 1070–1080.

- Forchhammer, M.C., Post, E. & Stenseth, N.C. (2002) North Atlantic oscillation timing of long- and short-distance migration. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 1002–1014.
- Freckleton, R.P., Gill, J.A., Noble, D. & Watkinson, A.R. (2005) Large-scale population dynamics, abundance–occupancy relationships and the scaling from local to regional population size. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 353–364.
- Futuyma, D.J. & Moreno, G. (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **19**, 207–233.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K.J. & Spicer, J.I. (2001) The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda). *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 179–188.
- Gill, F. & Donsker, D. (2010) *IOC world bird names*, version 2.4. Available at: <http://www.worldbirdnames.org/> (accessed April 2010).
- Gregory, R.D., Van Strien, A., Vorisek, P., Gmelig-Meyling, A.W., Noble, D.G., Foppen, R.P.B. & Gibbons, D.W. (2005) Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **360**, 269–288.
- Hanski, I. (1982) On patterns of temporal and spatial variation in animal populations. *Annales Zoologici Fennici*, **19**, 21–37.
- Holt, R.D. (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **106**, 19659–19665.
- Hughes, J.B. (2000) The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. *Oecologia*, **123**, 375–383.
- Jackson, S.T., Betancourt, J.L., Booth, R.K. & Gray, S.T. (2009) Ecology and the ratchet of events: climate variability, niche dimensions and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **106**, 19685–19692.
- Jiguet, F. (2009) Method learning caused a first time observer effect in a newly started breeding bird survey. *Bird Study*, **56**, 253–258.
- Jiguet, F., Julliard, R., Thomas, C.D., Dehorter, O., Newson, S.E. & Couvet, D. (2006) Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology Letters*, **9**, 1321–1330.
- Jiguet, F., Gadot, A.S., Julliard, R., Newson, S.E. & Couvet, D. (2007) Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*, **13**, 1672–1684.
- 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) Evidence for the impact of global warming on the long-term population dynamics of common birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, S490–S492.
- 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.
- Kendall, W.L., Peterjohn, B.G. & Sauer, J.R. (1996) First-time observer effects in the North American Breeding Bird Survey. *The Auk*, **113**, 823–829.
- Levins, R. (1968) *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178–185.
- Maurer, B.A. & Taper, M.L. (2002) Connecting geographical distributions with population processes. *Ecology Letters*, **5**, 223–231.
- Moullot, D., Mason, N.W.H. & Wilson, J.B. (2007) Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia*, **152**, 729–737.
- Orelien, J.G. & Edwards, L. (2008) Fixed-effect variable selection in linear mixed models using R2 statistics. *Computational Statistics and Data Analysis*, **52**, 1896–1907.
- Pinheiro, J., Bates, D., Debroy, S., Sarkar, D. & Core, R. (2009) *nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. R Package, version 3.1-93. <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme>
- Pulido, F. & Berthold, P. (2004) Microevolutionary response to climatic change. *Advances in Ecological Research*, **35**, 151–183.
- Pulliam, H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, **132**, 652–661.
- Pulliam, H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349–361.
- R Development Core Team (2008) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Saether, B.-E. & Engen, S. (2002) Pattern of variation in avian population growth rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **357**, 1185–1195.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292–1296.
- Taylor, L.R. (1961) Aggregation, variance and the mean. *Nature*, **189**, 732–735.
- Thompson, J.N. (1998) Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 329–332.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern applied statistics with S*, 4th edn. Springer, New York.
- Wellenreuther, M., Barrett, P.T. & Clements, K.D. (2007) Ecological diversification in habitat use by subtidal triplefin fishes (Tripterygiidae). *Marine Ecology Progress Series*, **330**, 235–246.
- Wood, S.N. (2006) *Generalized additive models. An introduction with R*. Chapman and Hall/CRC, London.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1 Information on bias linked to detectability, variations in the number of point counts in our data, variation in local habitat and sample size.

Appendix S2 Full list of the species considered, with summary information on their species specialization index (SSI), density values, migratory status and habitat traits.

Appendix S3 Detailed habitat classification and gradient of habitat opening.

Appendix S4 Summaries of simple regressions species specialization index (SSI)–year after resampling of the SSI for the year 2002.

Appendix S5 Spatial correlograms for the residuals of the community specialization index (CSI) models.

Appendix S6 Summaries of simple regressions species specialization index (SSI)–year and SSI–log(density) for each species.

As a service to our authors and readers, this journal provides supporting information supplied by the authors. Such materials are peer-reviewed and may be reorganized for online delivery, but are not copy-edited or typeset. Technical support issues

arising from supporting information (other than missing files) should be addressed to the authors.

BIOSKETCH

Jean-Yves Barnagaud is undertaking a PhD at Cemagref, a French applied research centre for environmental management, on the impact of forest management on the ecology and conservation of bird communities at various spatial and temporal scales. His current projects encompass comparative methods to explore population and community dynamics along gradients of habitat structure and composition.

Editor: José Alexandre F. Diniz-Filho

Appendix S1: Sampling bias in Species Specialization Index (SSI) calculations: (a) detectability bias; (b) bias linked to point number variations; (c) bias linked to changes in local habitat (d) sensitivity of the SSI to sample size

(a) detectability bias

The observed density at a point count is an underestimate of the true density due to less-than-1 detection probabilities. FBBS counts are provided in 3 distance classes (0-25m, 25-100m, 100m and over), allowing the use of distance sampling, a density correction method based on the principle that detectability decreases with distance to the observer. Although the number of classes seems low to respect the assumptions of distance models, Newson et al. (2008) showed that using as few as 2 distances classes provided density estimates reliable enough to be considered as a useful compromise between perfectly distance-designed studies and non correction for detectability in a large scale program similar to the FBBS.

We selected a set of 10 common species covering the whole gradient of habitat specialization, and ran models in Distance software 6.0 (Thomas *et al.*, 2010), with habitat-specific detection functions, and 2 possible key functions (half normal and uniform) with and without one cosine adjustment, chosen through qAIC. The selected species were those that best matched the hypothesis of Distance modelling (Thomas et al, 2010), after visual exploration of Distance models applied to a wider set of species. Even though common species are likely to be more detectable, applying Distance models to rarer species may lead to inaccurate detection function, and hence to poor density estimates. Although the relation between corrected and raw SSI in rarer species may be weaker than that observed on these 10 species, it would thus not be meaningful.

We then correlated SSI calculated from Distance-estimated densities with those using the raw densities, over the period 2002-2008. Both were highly correlated ($0.80 < r^2 < 0.87$, $n = 7$ years, 10 species / year, Fig. SA1.1), hence we chose to keep raw SSI values rather than corrected ones in order to widen the sample of species available to analysis.

(b) bias linked to point number variations

One could expect the SSI or its links with the explanatory variables to depend on the number and spatial distribution of the points counted each year. Yearly sample size increased from 2002 to 2007 but then decreased in 2008 (Tab.SA1.1), yet temporal patterns in SSI did not show any particular discontinuity in 2008 compared to previous years, indicating that the variations in sampling effort among years had a limited influence, if any, on the results. In order to rule out this possible bias, we ran the models restricting the data to the points surveyed each of the 7 years. By doing so, we ensured that the proportions of habitat classes remained the same from one year to the other in our sample, preventing from a bias linked to point-level habitat changes rather than to real changes in SSI or CSI. Indeed, although the habitat descriptions at the point level were not systematically repeated each year, our habitat classes are wide enough to ensure that switches from one class to the other over the seven years remain exceptions (see (c) for further explanations on this source of bias). The selected models and the estimates of the effects were similar when using the restricted or the whole data sets; thus, we only present the results from the whole data set. This does not imply that the occurrence frequency of habitats across the study area did not change, but that the sample remained constant enough at the point count scale to prevent a habitat-based variability of our calculation of specialization indexes. Coarser grain shifts in habitat, at the landscape scale for

instance, are indeed occurring, but are not detected by a habitat description at a 100m radius around a point count, like in the FBBS, on which our SSI is based.

(c) Bias linked to local habitat changes

The proportion of points whose habitat class shifted between two consecutive years varied between 2.5 and 5% from year to year, all habitat classes confounded (mean $\pm$ sd = $4 \pm 0.01\%$), and was higher for intermediate habitats (mean = $7 \pm 2\%$) than for open field (mean = $3 \pm 1\%$) or mature forest ($1 \pm 0.3\%$).

The SSI is likely to be biased when the observer does not report temporal changes in habitat class at the point. This was the case for 29% of the surveys (i.e. a point, a given year), and thus the habitat description had to be copied from a previous year. Most of these points had a lower-than-average lifetime (1.07 ± 1.04 years; only 18% surveyed more than 2 years over the period), and 67% of them were located in extreme habitat classes (open field and mature forest) which are the most likely classes to remain stable at the level of a point count despite trends at the scale of the studied area.

We tested the temporal stability of the proportion of points in each habitat class using simple linear regressions, on the 71% of surveys with a complete habitat description. Temporal trends were significant only for open field and mature forest (Fig. SA1.2), in accordance with the increasing proportion of forested land and of mature forests in France (Inventaire Forestier National, 2009)

The species' densities were averaged over the number of points per habitat class, hence, trends in the relative proportions of each class, which are significant only for the 2 most extreme habitats (fig. SA1.2), were accounted for in analyses (with only a few percent of the points changing from one habitat class to another from year to year). Further, removing the points

for which the habitat description was missing at least one year did not change the main results (appendix S1b). Some of the points, in particular those in the middle of the habitat gradient, certainly experienced gradual changes hardly perceptible by the volunteers from year to year. However, 59% of points in the habitat classes likely to experience successional changes (classes 3 – 7) were surveyed at most three consecutive years, so the bias in our analyses due to a directional shift in habitat quality was probably limited.

(d) Sensitivity of the SSI to sample size

As the SSI is based on the variance of densities across habitat classes, it is likely biased by low sample sizes. Devictor et al. (2008) proposed a method to calculate this bias explicitly. A perfect generalist species should have a constant density over K habitat classes available in equal proportions, so that each class contains N/K individuals, N being the total number of counted individuals. For a perfect generalist species the SSI is thus 0, and N/K the mean estimated density. Assuming that the number of individuals recorded in each point follows a Poisson distribution for each habitat class, the expected SSI (0 + a bias linked to the non equal representation of habitat classes) equals the square root of N/K divided by N/K , which equals the square root of K/N . Thus, in practice, the bias in the SSI should decrease with increasing sampling effort. We calculated this bias for each species. The mean bias per species was much less variable than the mean raw SSI per species ($0.04 < \text{bias} < 1.50$; $0.22 < \text{SSI} < 2.64$, 7 years per species), and the corrected mean SSI values per species (mean SSI-bias) were highly correlated with the raw mean SSI ($r^2=0.81$, $t=13.09$, $p<0.0001$, $n=94$ species); thus, we chose to use the raw SSI values rather than a corrected one.

FIGURES

Figure SA1.1 Relationship between SSI calculated with raw count data and Distance-corrected density estimates, for each year of the study. The r^2 of Pearson's product-moment correlations between the two are indicated on the plots

Figure SA1.2 Temporal trends in the proportions of each habitat classes. The significance of the trend (year effect) is given in the legend boxes.

Figure SA1.1

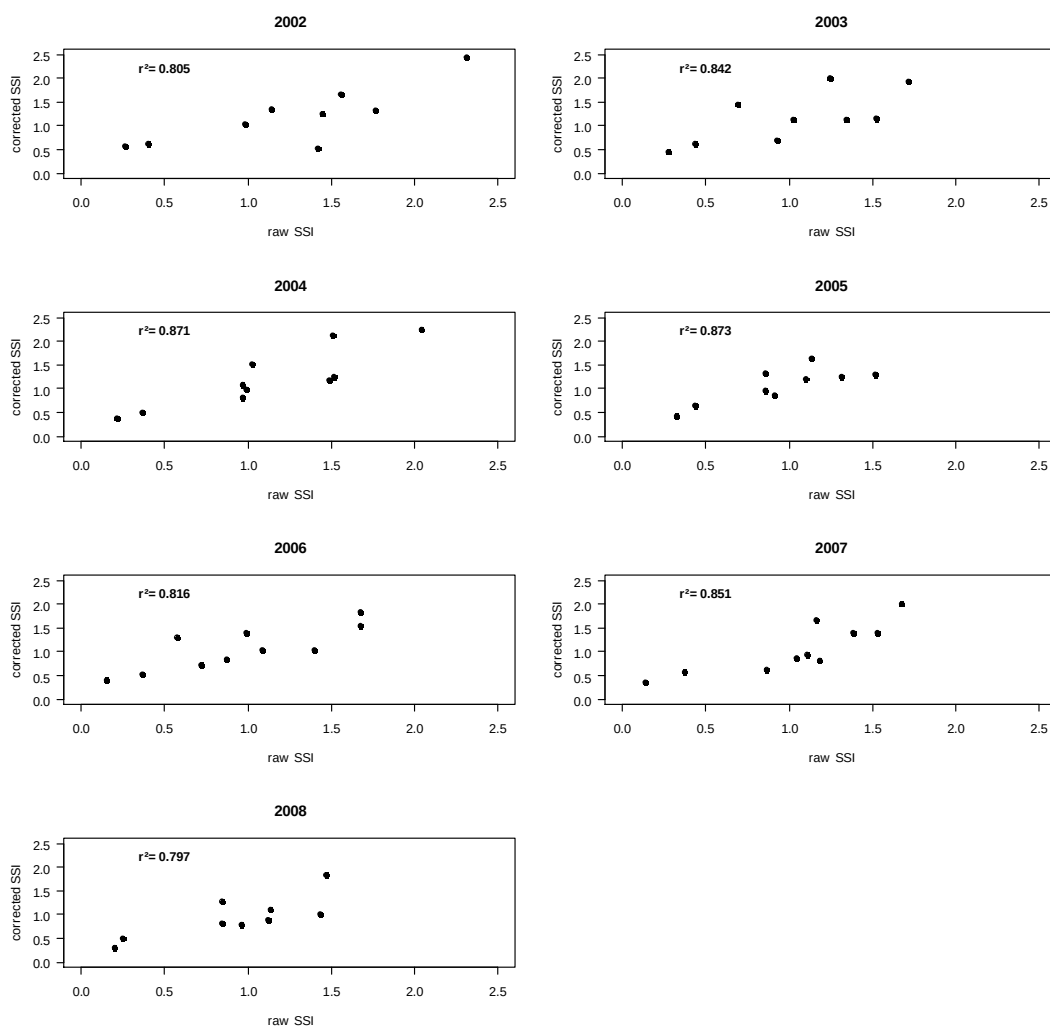


Figure SA1.2

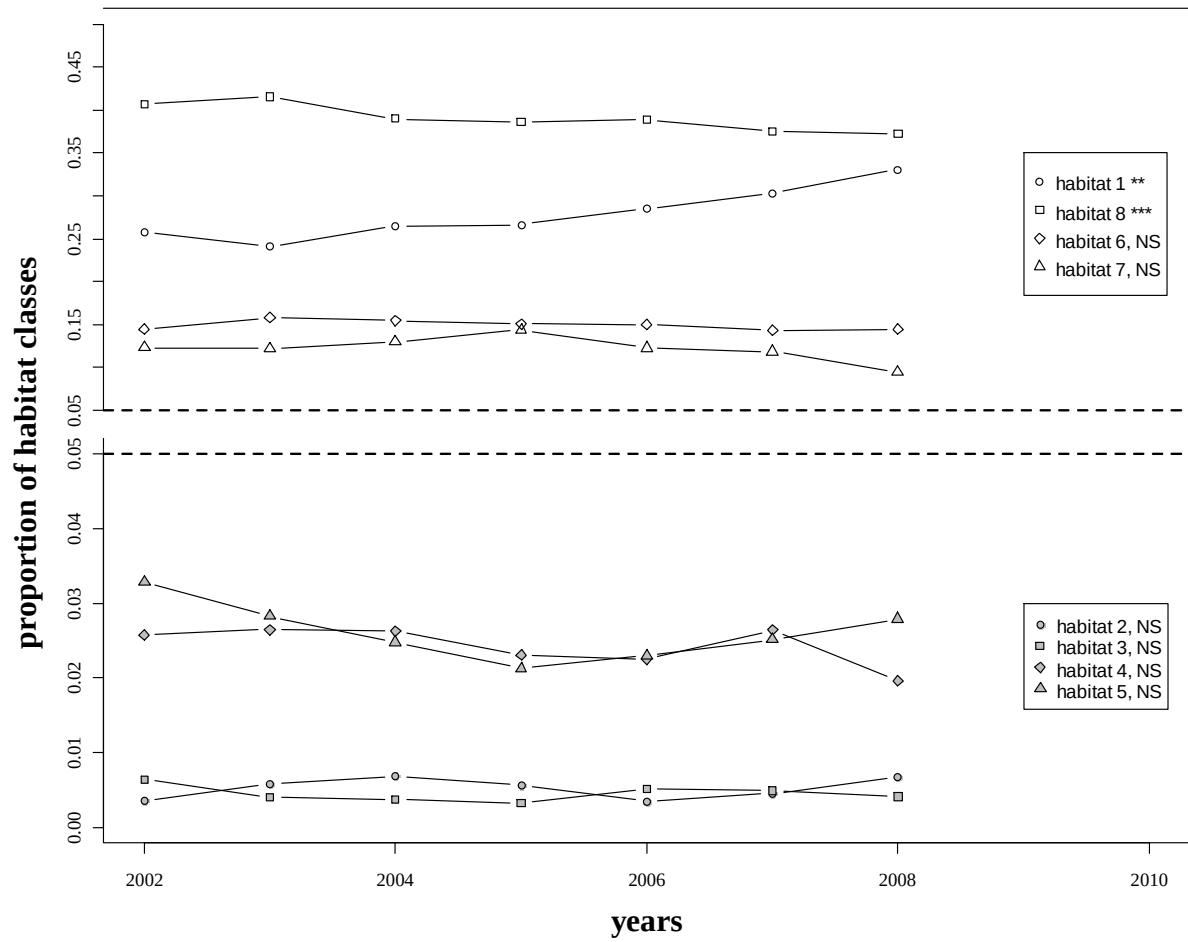


Table SA1.1 : yearly number of point counts that were used for the calculation of the Species Specialization Index (SSI) and Community Specialization Index (CSI). Numbers differ between the 2 indices as SSI calculation is based on the whole set of point counts available, whereas CSI is necessarily restricted to points where at least 1 out of the 37 species accounted for is present.

year	number of points	
	SSI	CSI
2002	4151	1319
2003	5623	1888
2004	6470	2301
2005	6830	2510
2006	6901	3082
2007	6945	3219
2008	5152	3661

REFERENCES

- Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **117**, 507-514.
- Inventaire Forestier National. (2009) La forêt française - Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005, 2006, 2007 et 2008. pp 136. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris.
- Newson, S. E., Evans, K. L., Noble, D. G., Greenwood, J. J. D. & Gaston, K. J. (2008) Use of distance sampling to improve estimates of national population sizes for common and widespread breeding birds in the UK. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1330-1338.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R. B., Marques, T. A. & Burnham, K. K. (2010) Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 5-14.

Appendix S2: Summary of species' main characteristics across the period, in alphabetical order: mean density across habitats for 2002 (birds per 100 ha), Species Specialization Index (SSI) of year 2002 as a reference, migratory status (short distance migrants include sedentary species), and habitat category (barycentre of densities across the gradient of habitats; open habitat barycentre > 5 or closed habitat, barycentre < 5)

species	density	SSI	migratory status	habitat category
Great Reed Warbler <i>Acrocephalus arundinaceus</i> (Linnaeus, 1758)	0.01	2.82843	long distance migrant	open
Marsh Warbler <i>Acrocephalus palustris</i> (Bechstein, 1798)	0.01	2.82843	long distance migrant	open
Sedge Warbler <i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (Linnaeus, 1758)	0.01	2.82843	long distance migrant	open
Eurasian Reed Warbler <i>Acrocephalus scirpaceus</i> (Hermann, 1804)	0.04	1.1465	long distance migrant	open
Eurasian long tailed Tit <i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758)	1.23	1.14389	short distance migrant	closed
Eurasian Skylark <i>Alauda arvensis</i> (Linnaeus, 1758)	6.63	1.44459	short distance migrant	open
Tawny Pipit <i>Anthus campestris</i> (Linnaeus, 1758)	0.02	2.44618	short distance migrant	open
Meadow Pipit <i>Anthus pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	0.04	1.67905	short distance migrant	open
Tree Pipit <i>Anthus trivialis</i> , (Linnaeus, 1758)	1.35	1.05731	long distance migrant	closed
Common Linnet <i>Carduelis cannabina</i> (Linnaeus, 1758)	1.92	0.98007	short distance migrant	open
European Goldfinch <i>Carduelis carduelis</i> (Linnaeus, 1758)	1.98	1.0551	short distance migrant	open
European Greenfinch <i>Carduelis chloris</i> (Linnaeus, 1758)	2.22	0.91704	short distance migrant	open
Short-toed Tree-creeper <i>Certhia barchydactyla</i> (Brehm, CL, 1820)	2.75	1.13052	short distance migrant	closed
Eurasian Creeper <i>Certhia familiaris</i> (Linnaeus, 1758)	0.06	2.82843	short distance migrant	closed
Hawfinch <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus, 1758)	0.17	2.29254	short distance migrant	closed
Rock Dove <i>Columba livia</i> (Gmelin, JF, 1789)	0.12	1.86222	short distance migrant	open
Stock Dove <i>Columba oenas</i> (Linnaeus, 1758)	0.06	1.97362	short distance migrant	closed
Common Wood Pigeon <i>Columba palumbus</i> (Linnaeus, 1758)	6.93	0.53711	short distance migrant	closed
Carrion Crow <i>Corvus corone</i> (Linnaeus, 1758)	13.32	1.12003	short distance migrant	closed
Rook <i>Corvus frugilegus</i> (Linnaeus, 1758)	1.63	1.40946	short distance migrant	open
Eurasian Jackdaw <i>Corvus monedula</i> (Linnaeus, 1758)	1.55	1.99817	short distance migrant	closed
Common Raven <i>Corvus corax</i> (Linnaeus, 1758)	0.01	2.82843	short distance migrant	closed

Common Cuckoo <i>Cuculus canorus</i> (Linnaeus, 1758)	4.54	0.4218	long distance migrant	closed
Blue Tit <i>Cyanistes caeruleus</i> (Linnaeus, 1758)	5.26	0.58519	short distance migrant	closed
House Martin <i>Delichon urbicum</i> (Linnaeus, 1758)	0.02	2.82843	long distance migrant	open
Great spotted Woodpecker <i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	1.67	1.07045	short distance migrant	closed
Middle spotted Woodpecker <i>Dendrocopos medius</i> (Linnaeus, 1758)	0.08	2.44438	short distance migrant	closed
Lesser spotted Woodpecker <i>Dendrocopos minor</i> (Linnaeus, 1758)	0.04	2.06529	short distance migrant	closed
Black Woodpecker <i>Dryocopus martius</i> (Linnaeus, 1758)	0.18	1.4055	short distance migrant	closed
Rock Bunting <i>Emberiza cia</i> (Linnaeus, 1766)	0.01	1.93811	short distance migrant	open
Cirl Bunting <i>Emberiza cirlus</i> (Linnaeus, 1766)	0.67	1.32932	short distance migrant	open
Yellowhammer <i>Emberiza citrinella</i> (Linnaeus, 1758)	3.01	1.01369	short distance migrant	open
Ortolan Bunting <i>Emberiza hortulana</i> (Linnaeus, 1758)	0	2.82843	long distance migrant	open
Reed Bunting <i>Emberiza schoeniclus</i> (Linnaeus, 1758)	0.05	1.72527	long distance migrant	open
European Robin <i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)	9.59	0.64708	short distance migrant	closed
Eurasian Chaffinch <i>Fringilla coelebs</i> (Linnaeus, 1758)	16.88	0.40293	short distance migrant	closed
European Jay <i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	2.46	0.83301	short distance migrant	closed
Melodious Warbler <i>Hippolais polyglotta</i> (Vieillot, 1817)	1.44	0.95016	long distance migrant	open
Barn Swallow <i>Hirundo rustica</i> (Linnaeus, 1758)	0.5	1.10655	long distance migrant	open
Eurasian Wryneck <i>Jynx torquilla</i> (Linnaeus, 1758)	0.13	1.49524	long distance migrant	open
Red-backed Shrike <i>Lanius collurio</i> (Linnaeus, 1758)	0.37	0.9628	long distance migrant	open
Southern grey Shrike <i>Lanius meridionalis</i> (Temminck, 1820)	0.01	2.82843	long distance migrant	open
Woodchat Shrike <i>Lanius senator</i> (Linnaeus, 1758)	0.02	1.40334	long distance migrant	open
Common Grasshopper Warbler <i>Locustella naevia</i> (Boddaert, 1783)	0.14	1.34088	long distance migrant	closed
Crested Tit <i>Lophophanes cristatus</i> (Linnaeus, 1758)	0.38	1.88893	short distance migrant	closed
Woodlark <i>Lullula arborea</i> (Linnaeus, 1758)	0.61	1.2184	short distance migrant	open
Common Nightingale <i>Luscinia megarhynchos</i> (Brehm, CL, 1831)	5.09	0.73101	long distance migrant	open
Bluethroat <i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus, 1758)	0.03	2.08114	long distance migrant	open
White Wagtail <i>Motacilla alba</i> (Linnaeus, 1758)	1.31	1.76264	short distance migrant	open
Grey Wagtail <i>Motacilla cinerea</i> (Trunstell, 1771)	0.01	2.82843	short distance migrant	open

Yellow Wagtail <i>Motacilla flava</i> (Linnaeus, 1758)	0.87	1.76844	long distance migrant	open
Spotted Flycatcher <i>Muscicapa striata</i> (Pallas, 1764)	0.09	2.23414	long distance migrant	closed
Northern Wheatear <i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus, 1758)	0.01	2.82843	long distance migrant	open
Eurasian Golden Oriole <i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758)	0.84	1.03186	long distance migrant	closed
Great Tit <i>Parus major</i> (Linnaeus, 1758)	7.2	0.54706	short distance migrant	closed
Coal Tit <i>Periparus ater</i> , (Linnaeus, 1758)	1.29	1.93315	short distance migrant	closed
Willow Tit <i>Poecile montanus</i> (Conrad, 1827)	0.33	2.39281	short distance migrant	closed
Marsh Tit <i>Poecile palustris</i> (Linnaeus, 1758)	0.36	1.93511	short distance migrant	closed
House Sparrow <i>Passer domesticus</i> (Linnaeus, 1758)	3.72	1.27233	short distance migrant	open
Eurasian Tree Sparrow <i>Passer montanus</i> (Linnaeus, 1758)	0.29	1.4791	short distance migrant	open
Rock Sparrow <i>Petronia petronia</i> (Linnaeus, 1766)	0	2.82843	short distance migrant	open
Black Redstart <i>Phoenicurus ochruros</i> (Gmelin, SG, 1774)	0.43	1.03744	short distance migrant	open
Common Redstart <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758)	0.18	1.15034	long distance migrant	closed
Bonelli's Warbler <i>Phylloscopus bonelli</i> (Vieillot, 1819)	0.5	1.46408	long distance migrant	closed
Common Chiffchaff <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	9.39	0.35686	long distance migrant	closed
Wood Warbler <i>Phylloscopus sibilatrix</i> (Bechstein, 1793)	0.39	2.30892	long distance migrant	closed
Willow Warbler <i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus, 1758)	0.45	1.83374	long distance migrant	closed
Grey-faced Woodpecker <i>Picus canus</i> (Gmelin, 1788)	0	2.82843	short distance migrant	closed
Common Magpie <i>Pica pica</i> (Linnaeus, 1758)	2.59	0.70743	short distance migrant	open
European Green Woodpecker <i>Picus viridis</i> (Linnaeus, 1758)	2.18	0.98611	short distance migrant	closed
Dunnock <i>Prunella modularis</i> (Linnaeus, 1758)	1.77	0.57772	short distance migrant	open
Eurasian Bullfinch <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758)	0.55	1.46612	short distance migrant	closed
Firecrest <i>Regulus ignicapilla</i> (Temminck, 1820)	0.8	1.1639	short distance migrant	closed
Goldcrest <i>Regulus regulus</i> (Linnaeus, 1758)	0.96	1.68005	short distance migrant	closed
Whinchat <i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus, 1758)	0.04	1.49324	long distance migrant	open
Common Stonechat <i>Saxicola rubicola</i> (Linnaeus, 1766)	1.74	0.83799	short distance migrant	open
European Serin <i>Serinus serinus</i> (Linnaeus, 1766)	0.85	0.8928	short distance migrant	closed
Common Nuthatch <i>Sitta europea</i> (Linnaeus, 1758)	1.56	1.55559	short distance migrant	closed

Eurasian Collared Dove <i>Streptopelia decaocto</i> (Frivaldszky 1838)	1.59	1.10109	short distance migrant	open
European Turtle Dove <i>Streptopelia turtur</i> (Linnaeus, 1758)	2.77	0.52529	long distance migrant	closed
Common Starling <i>Sturnus vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	10.83	1.41725	short distance migrant	open
Blackcap <i>Sylvia atricapilla</i> (Linnaeus, 1758)	15.12	0.28204	short distance migrant	closed
Garden Warbler <i>Sylvia borin</i> (Boddaert 1783)	1.18	0.59918	long distance migrant	closed
Subalpine Warbler <i>Sylvia cantillans</i> (Pallas, 1764)	0.37	1.97688	long distance migrant	closed
Common Whitethroat <i>Sylvia communis</i> (Latham, 1787)	2.96	0.95331	long distance migrant	open
Lesser Whitethroat <i>Sylvia curruca</i> (Linnaeus, 1758)	0.05	1.59034	long distance migrant	open
Western Orphean Warbler <i>Sylvia hortensis</i> (Gmelin, JF, 1789)	0.07	1.85321	long distance migrant	closed
Sardinian Warbler <i>Sylvia melanocephala</i> (Gmelin, JF, 1789)	1.09	2.44243	short distance migrant	closed
Winter Wren <i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus, 1758)	10.53	0.63491	short distance migrant	closed
Eurasian Blackbird <i>Turdus merula</i> (Linnaeus, 1758)	16.89	0.26313	short distance migrant	closed
Song Thrush <i>Turdus philomelos</i> (Brehm, CL, 1831)	4.97	0.79192	short distance migrant	closed
Fieldfare <i>Turdus pilaris</i> (Linnaeus, 1758)	0.12	1.5003	short distance migrant	open
Mistle Thrush <i>Turdus viscivorus</i> , (Linnaeus, 1758)	1.75	0.8164	short distance migrant	closed
Hoopoe <i>Upupa epops</i> (Linnaeus, 1758)	1.21	1.16183	long distance migrant	open

Appendix S3.

Habitat codes

(a) Original habitat coding system

Class	Sub-category 1	sub-category 2	sub-category 3
A. Forest (trees > 5m high)			
	1 deciduous	1 semi-natural or mixed ages	1 Oak
	2 conifer	2 even-aged plantation	2 Beech
	3 mixed (> 10% each)	3 uneven-aged plantation	3 Maple
		4 mature plantation (> 10m high)	4 Chestnut tree
		5 young plantation (5-10m)	5 other deciduous
		6 park (sparse trees with meadows)	6 Fir
		7 dense undergrowth	7 Spruce
		8 moderate undergrowth	8 Pine
		9 sparse undergrowth	9 Larch
		10 presence of deadwood	10 other conifer
		11 absence of deadwood	11 other species
B. Bushes (or young forest < 5m high)			
	1 regeneration forest	1 deciduous	1 mostly high (3-5 metres)
	2 chalky bushes	2 conifer	2 mostly small (1-3 metres)
	3 moorland	3 mixed (10% each)	3 dense undergrowth
	4 young coppice	4 marsh deciduous bushes	4 moderate undergrowth
	5 new plantation	5 marsh coniferous bushes	5 sparse undergrowth
	6 clear cut	6 marsh mixed bushes	6 fern
	7 others	7 evergreen leaves	7 pasture
		8 garrigue	
		9 scrubland	
C. grasslands, marshes and moorlands			
	1 dry calcareous grassland	1 edge with trees	1 non pastured
	2 herbaceous moorland	2 edge without trees	2 Pastured
	3 heather moorland	3 tree line without edge	3 hay
	4 natural wet grassland	4 other field limit (wall, ditch)	4 many ferns
	5 other dry grasslands	5 isolated trees (1 – 10)	
	6 flooded grassland /pastured marsh	6 no edge nor limit	
	7 reed bed	7 Mountain	
	8 other open marshes	8 dyke	
	9 exploited salt marshes		
	10 peat bog		

D. cultivated areas

1 cultivated meadow	1 edge with trees	1 non pastured
2 non cultivated meadow	2 edge without trees	2 pastured
3 mixed meadows - crops	3 tree line without edge	3 cereals
4 large scale crops	4 other field limit (wall/ditch)	4 maize
5 grove / grapevine / truckers	5 isolated trees (1 – 10)	5 sunflowers
6 other crops	6 farmyard	6 rape
	7 no edge nor limit	7 root crops
		8 naked soil
		9 other crops
		10 rice fields

(b) correspondence between the coding system retained in our study ("category") and the original coding system of Appendix S3.a

category	broad class	sub - category 1	sub - category 2	sub - category 3
1	A	1 - 3	1 - 4	1 - 11
2	A	1 - 3	6	1 - 11
3	A	1 - 3	5	1 - 11
4	B	1 - 7	1 - 9	1
5	B	1 - 7	1 - 9	2
6	C	1 - 11	1	1 - 4
	D	1 - 6	1	1 - 10
7	C	1 - 11	2 - 3	1 - 4
	D	1 - 6	2 - 3	1 - 10
8	C	1 - 11	4 - 8	1 - 10
	D	1 - 6	4 - 8	1 - 10

Appendix S4: Dependency to the SSI of year 2002

Methods

We aimed at testing the effect of the level of specialization at the beginning of the study period on the temporal trend of specialization. However, the initial specialization level of the species considered (SSI_{02}) could induce spurious variation in SSI in the following years. Indeed if many species occurred in one or few habitats in 2002, random fluctuations of their abundance would inevitably lead to a decrease in their SSI. Hence, we needed to ensure that the final model structure was not dependent on stochastic fluctuations of the distribution of densities across habitats which would make species appear more or less specialized than it should in the first year of the study by chance only. To do so, we randomly resampled 1000 times 80% of each species' presence points for the year 2002, re-calculated the mean densities and the SSI, and used the new values of SSI_{02} to re-build 1000 times the species-specific linear regressions between SSI and years, to check for the fluctuations of species' trends according to the random variability of the SSI of year 2002. This variability may also have impacted the (SSI_{02i} : year) interaction in our multi-species models; hence, we re-ran 1000 times the best M_{year} model using alternatively each resampled value of SSI_{02i} , and compared the observed and simulated estimates of the interaction term.

Results

The across-species mean slope was not impacted by the variability in the values of SSI_{02} (tab. S4.1, slopes of year effects using initial vs resampled SSI_{02} , $t = 0.49$, $df = 185.9$, $p = 0.62$), and the mean bias in the trends when resampling the SSI_{02} (calculated as: resampled slope –

initial slope / initial slope) was low (-0.09 ± 0.51), indicating that random fluctuations in the SSI of the first year of the study were unlikely to create the observed trends. The significance and sign of the interaction (year : SSI₀₂) in the multi-species model were maintained when using resampled SSI_{02i} (mean estimate across 1000 resamplings = -0.05 , sd = 0.002 , all 1000 estimates significant at $p < 0.0001$), indicating no effect of the random component of the species' specialization on the first year of the study. This test shows that the SSI values in 2002 are, at least up to 20% of plot removal, robust to change in the identity of the plot considered. Thus, the initial set of points unlikely drove the SSI the following years.

Table S4.1: Effect of random variations of the SSI of year 2002. We recalculated 1000 SSI in year 2002 for each species by resampling 1000 times 80 per cent of the point counts, and reran the single regressions between SSI and years. We present, for each species, the number of negative and positive slopes (either significant, S; or non significant, NS) among the 1000, the mean slope across the 1000 resamplings ("overall"), and the mean negative and positive slopes.

Table S4.1

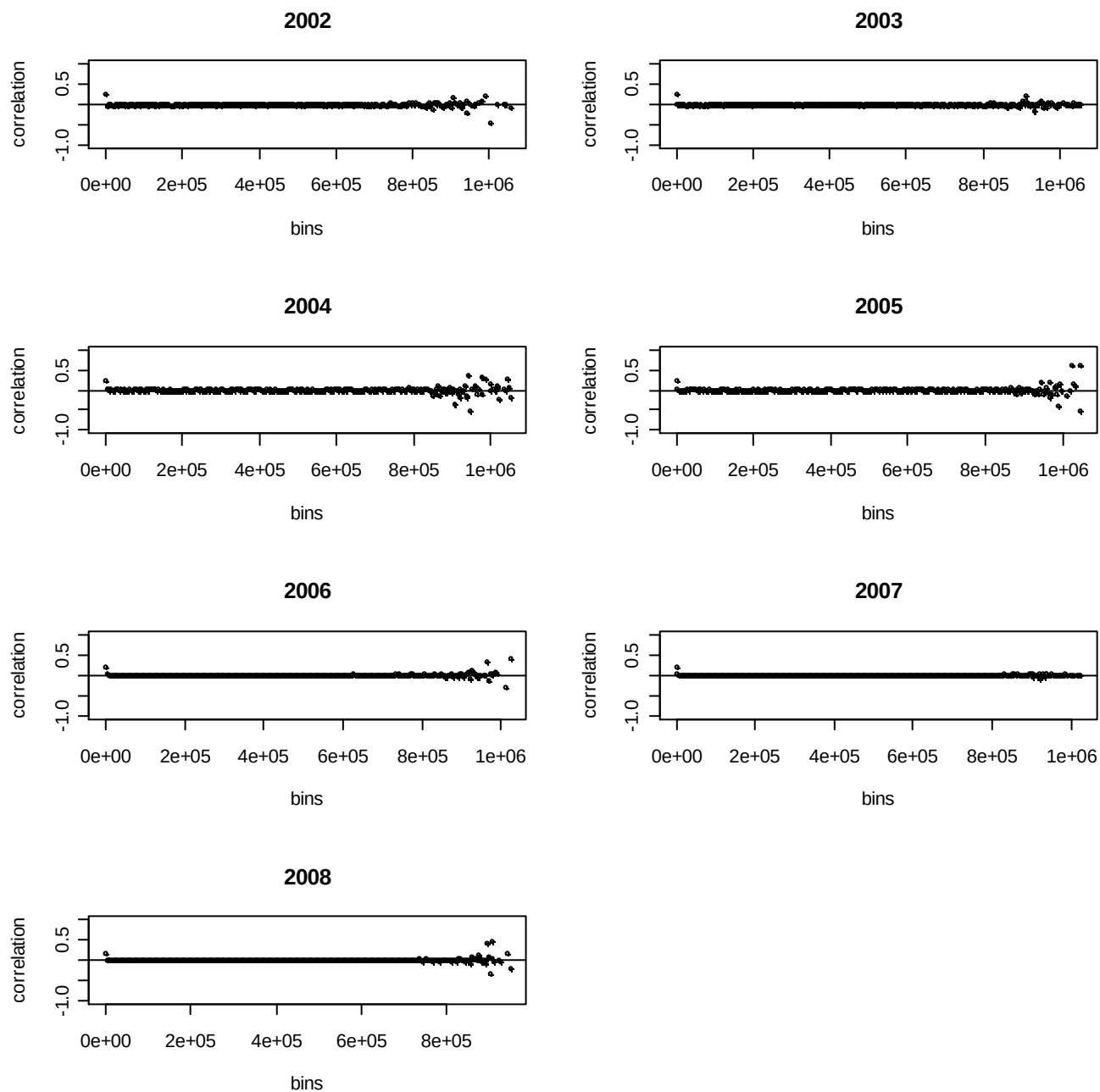
species	number of slopes				mean slopes across 1000 resamplings				
	negative		positive		overall	negative		positive	
	S	NS	S	NS		S	NS	S	NS
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0	1000	0	0	-0.14	NA	-0.14	NA	NA
<i>Acrocephalus palustris</i>	0	1000	0	0	-0.13	NA	-0.13	NA	NA
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	0	1000	0	0	-0.03	NA	-0.03	NA	NA
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0	36	0	964	0.04	NA	-0.02	NA	0.04
<i>Aegithalos caudatus</i>	0	977	0	23	-0.07	NA	-0.07	NA	0.01
<i>Alauda arvensis</i>	13	987	0	0	-0.04	-0.05	-0.04	NA	NA
<i>Anthus campestris</i>	0	1000	0	0	-0.14	NA	-0.14	NA	NA
<i>Anthus pratensis</i>	0	1000	0	0	-0.04	NA	-0.04	NA	NA
<i>Anthus trivialis</i>	0	1000	0	0	-0.11	NA	-0.11	NA	NA

Carduelis cannabina	0	802	0	198	-0.01	NA	-0.02	NA	0.01
Carduelis carduelis	320	680	0	0	-0.08	-0.09	-0.07	NA	NA
Carduelis chloris	0	1000	0	0	-0.04	NA	-0.04	NA	NA
Certhia barchydactyla	624	376	0	0	-0.15	-0.16	-0.13	NA	NA
Certhia familiaris	1000	0	0	0	-0.13	-0.13	NA	NA	NA
Coccothraustes coccothraustes	930	70	0	0	-0.25	-0.25	-0.23	NA	NA
Columba livia	0	1000	0	0	-0.09	NA	-0.09	NA	NA
Columba oenas	0	1000	0	0	-0.13	NA	-0.13	NA	NA
Columba palumbus	0	1000	0	0	-0.02	NA	-0.02	NA	NA
Corvus corone	942	58	0	0	-0.09	-0.09	-0.04	NA	NA
Corvus frugilegus	0	996	0	4	-0.03	NA	-0.03	NA	0
Corvus monedula	789	211	0	0	-0.17	-0.19	-0.1	NA	NA
Corvus corax	1000	0	0	0	-0.22	-0.22	NA	NA	NA
Cuculus canorus	0	923	0	77	-0.02	NA	-0.02	NA	0
Cyanistes caeruleus	9	991	0	0	-0.05	-0.08	-0.05	NA	NA
Delichon urbicum	0	1000	0	0	-0.2	NA	-0.2	NA	NA
Dendrocopos major	282	718	0	0	-0.11	-0.13	-0.1	NA	NA
Dendrocopos medius	0	1000	0	0	-0.12	NA	-0.12	NA	NA
Dendrocopos minor	0	1000	0	0	-0.12	NA	-0.12	NA	NA
Dryocopus martius	236	764	0	0	-0.12	-0.16	-0.11	NA	NA
Emberiza cia	0	1000	0	0	-0.03	NA	-0.03	NA	NA
Emberiza cirrus	1000	0	0	0	-0.14	-0.14	NA	NA	NA
Emberiza citrinella	0	1000	0	0	-0.04	NA	-0.04	NA	NA
Emberiza hortulana	0	1000	0	0	-0.18	NA	-0.18	NA	NA
Emberiza schoeniclus	0	3	0	997	0.07	NA	-0.05	NA	0.07
Erithacus rubecula	0	956	0	44	-0.02	NA	-0.02	NA	0
Fringilla coelebs	23	972	0	5	-0.01	-0.03	-0.01	NA	0
Garrulus glandarius	597	403	0	0	-0.06	-0.07	-0.04	NA	NA
Hippolais polyglotta	933	67	0	0	-0.09	-0.09	-0.13	NA	NA
Hirundo rustica	0	1	0	999	0.04	NA	0	NA	0.04
Jynx torquilla	0	1000	0	0	-0.06	NA	-0.06	NA	NA
Lanius collurio	13	987	0	0	-0.05	-0.1	-0.05	NA	NA
Lanius meridionalis	0	0	0	1000	0.03	NA	NA	NA	0.03
Lanius senator	0	361	0	639	0.01	NA	-0.02	NA	0.03
Locustella naevia	164	836	0	0	-0.17	-0.21	-0.16	NA	NA
Lophophanes cristatus	1000	0	0	0	-0.14	-0.14	NA	NA	NA
Lullula arborea	1000	0	0	0	-0.15	-0.15	NA	NA	NA
Luscinia megarhynchos	389	611	0	0	-0.06	-0.06	-0.06	NA	NA
Luscinia svecica	0	1000	0	0	-0.08	NA	-0.08	NA	NA
Motacilla alba	0	1000	0	0	-0.12	NA	-0.12	NA	NA
Motacilla cinerea	0	1000	0	0	-0.16	NA	-0.16	NA	NA
Motacilla flava	110	890	0	0	-0.01	-0.03	-0.01	NA	NA
Muscicapa striata	0	1000	0	0	-0.13	NA	-0.13	NA	NA
Oenanthe oenanthe	0	0	0	1000	0.04	NA	NA	NA	0.04
Oriolus oriolus	1000	0	0	0	-0.11	-0.11	NA	NA	NA
Parus major	681	319	0	0	-0.05	-0.05	-0.04	NA	NA
Periparus ater	59	941	0	0	-0.12	-0.16	-0.12	NA	NA
Poecile montanus	195	805	0	0	-0.15	-0.19	-0.14	NA	NA
Poecile palustris	0	1000	0	0	-0.11	NA	-0.11	NA	NA
Passer domesticus	2	998	0	0	-0.05	-0.06	-0.05	NA	NA
Passer montanus	167	833	0	0	-0.06	-0.08	-0.06	NA	NA
Petronia petronia	0	1000	0	0	-0.17	NA	-0.17	NA	NA
Phoenicurus ochruros	0	519	0	481	-0.01	NA	-0.02	NA	0.01
Phoenicurus phoenicurus	1000	0	0	0	-0.14	-0.14	NA	NA	NA

Phylloscopus bonelli	1000	0	0	0	-0.13	-0.13	NA	NA	NA
Phylloscopus collybita	0	120	0	880	0.01	NA	0	NA	0.01
Phylloscopus sibilatrix	277	723	0	0	-0.17	-0.19	-0.16	NA	NA
Phylloscopus trochilus	997	3	0	0	-0.19	-0.19	-0.08	NA	NA
Picus canus	0	1000	0	0	-0.16	NA	-0.16	NA	NA
Pica pica	238	762	0	0	-0.05	-0.06	-0.05	NA	NA
Picus viridis	0	968	0	32	-0.04	NA	-0.04	NA	0
Prunella modularis	272	728	0	0	-0.04	-0.05	-0.03	NA	NA
Pyrrhula pyrrhula	0	1000	0	0	-0.09	NA	-0.09	NA	NA
Regulus ignicapilla	3	997	0	0	-0.15	-0.21	-0.15	NA	NA
Regulus regulus	0	1000	0	0	-0.04	NA	-0.04	NA	NA
Saxicola rubetra	0	275	0	725	0.02	NA	-0.02	NA	0.03
Saxicola rubicola	0	7	0	993	0.04	NA	-0.01	NA	0.04
Serinus serinus	0	1000	0	0	-0.06	NA	-0.06	NA	NA
Sitta europea	1000	0	0	0	-0.1	-0.1	NA	NA	NA
Streptopelia decaocto	1000	0	0	0	-0.11	-0.11	NA	NA	NA
Streptopelia turtur	0	1000	0	0	-0.03	NA	-0.03	NA	NA
Sturnus vulgaris	1	991	0	8	-0.08	-0.04	-0.08	NA	0
Sylvia atricapilla	0	1000	0	0	-0.02	NA	-0.02	NA	NA
Sylvia borin	0	1000	0	0	-0.04	NA	-0.04	NA	NA
Sylvia cantillans	1000	0	0	0	-0.12	-0.12	NA	NA	NA
Sylvia communis	101	899	0	0	-0.04	-0.06	-0.03	NA	NA
Sylvia curruca	0	1000	0	0	-0.02	NA	-0.02	NA	NA
Sylvia hortensis	0	0	0	1000	0.14	NA	NA	NA	0.14
Sylvia melanocephala	1000	0	0	0	-0.21	-0.21	NA	NA	NA
Troglodytes troglodytes	0	197	0	803	0.01	NA	0	NA	0.01
Turdus merula	41	959	0	0	-0.02	-0.04	-0.02	NA	NA
Turdus philomelos	256	744	0	0	-0.02	-0.04	-0.02	NA	NA
Turdus pilaris	0	1000	0	0	-0.07	NA	-0.07	NA	NA
Turdus viscivorus	0	957	0	43	-0.03	NA	-0.04	NA	0
Upupa epops	976	24	0	0	-0.09	-0.09	-0.05	NA	NA

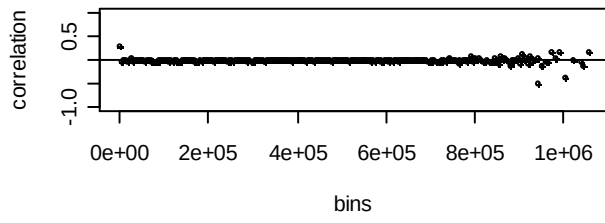
Appendix S5: spatial correlograms for the residuals of the CSI₀₂ (a) and CSI_y (b) models.

(a)

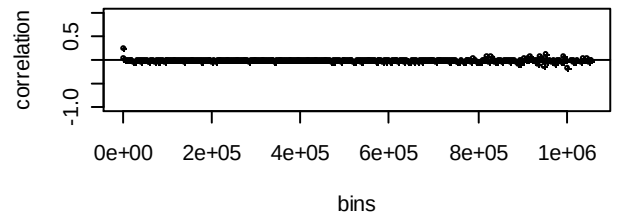


(b)

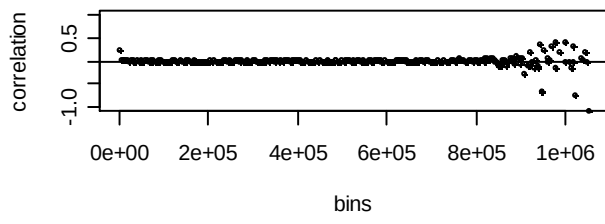
2002



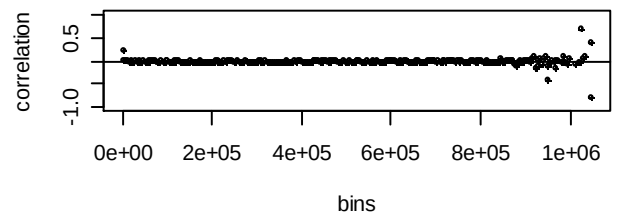
2003



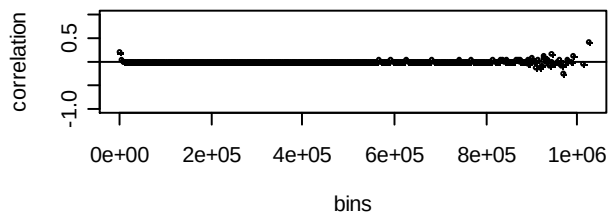
2004



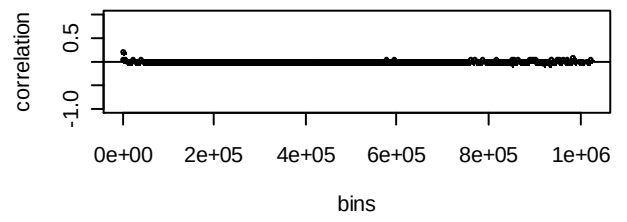
2005



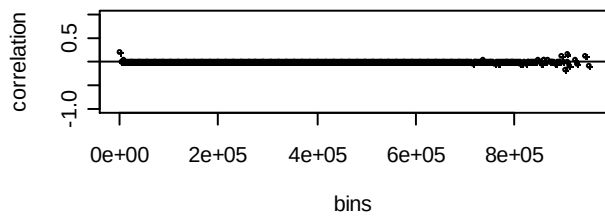
2006



2007



2008



Appendix S6: Summaries of simple regressions between the Species Specialization Index (SSI) and years (a) and log(density) (b) for each species. We provide the SSI value of the year 2002 as a reminder of the specialization level of each species at the beginning of the study period.

(a)

species	SSI 2002	Intercept				year effect				R ²
		estimate	SD	t	p-value	estimate	SD	t	p-value	
Acrocephalus arundinaceus	2.83	280.36	160.34	1.75	0.14	-0.14	0.08	-1.73	0.14	0.37
Acrocephalus palustris	2.83	259.4	235.81	1.1	0.32	-0.13	0.12	-1.09	0.32	0.19
Acrocephalus schoenobaenus	2.83	65.68	157.84	0.42	0.69	-0.03	0.08	-0.4	0.71	0.03
				-						
Acrocephalus scirpaceus	1.15	-111.96	196.39	0.57	0.59	0.06	0.1	0.58	0.59	0.06
Aegithalos caudatus	1.14	70.51	70.59	1	0.36	-0.03	0.04	-0.99	0.37	0.16
Alauda arvensis	1.44	96.21	37.48	2.57	0.05	-0.05	0.02	-2.53	0.05	0.56
Anthus campestris	2.45	284.41	243.3	1.17	0.3	-0.14	0.12	-1.16	0.3	0.21
Anthus pratensis	1.68	75.2	99.68	0.75	0.48	-0.04	0.05	-0.74	0.49	0.1
Anthus trivialis	1.06	195.12	107.52	1.81	0.13	-0.1	0.05	-1.81	0.13	0.4
				-						
Carduelis cannabina	0.98	-48.64	31.04	1.57	0.18	0.02	0.02	1.6	0.17	0.34
Carduelis carduelis	1.06	136.07	57.38	2.37	0.06	-0.07	0.03	-2.36	0.06	0.53
Carduelis chloris	0.92	79.4	47.48	1.67	0.16	-0.04	0.02	-1.66	0.16	0.35
Certhia barchydactyla	1.13	310.19	102.1	3.04	0.03	-0.15	0.05	-3.03	0.03	0.65
Certhia familiaris	2.83	270.95	68.1	3.98	0.01	-0.13	0.03	-3.95	0.01	0.76
Coccothraustes coccothraustes	2.29	521.03	166.83	3.12	0.03	-0.26	0.08	-3.11	0.03	0.66
Columba livia	1.86	147.98	163.01	0.91	0.41	-0.07	0.08	-0.9	0.41	0.14
Columba oenas	1.97	265.41	107.75	2.46	0.06	-0.13	0.05	-2.45	0.06	0.55
Columba palumbus	0.54	57.67	31.45	1.83	0.13	-0.03	0.02	-1.82	0.13	0.4
Corvus corone	1.12	188.44	65.12	2.89	0.03	-0.09	0.03	-2.89	0.03	0.62
Corvus frugilegus	1.41	59.67	80.93	0.74	0.49	-0.03	0.04	-0.72	0.5	0.09
Corvus monedula	2	339.53	132.65	2.56	0.05	-0.17	0.07	-2.55	0.05	0.56
Corvus corax	2.83	450.87	153.71	2.93	0.03	-0.22	0.08	-2.92	0.03	0.63
				-						
Cuculus canorus	0.42	-1.55	31.84	0.05	0.96	0	0.02	0.06	0.95	0
Cyanistes caeruleus	0.59	103.05	62.45	1.65	0.16	-0.05	0.03	-1.64	0.16	0.35
Delichon urbicum	2.83	395.97	170.25	2.33	0.07	-0.2	0.08	-2.31	0.07	0.52
Dendrocopos major	1.07	248.87	83.59	2.98	0.03	-0.12	0.04	-2.97	0.03	0.64
Dendrocopos medius	2.44	254.76	142.76	1.78	0.13	-0.13	0.07	-1.77	0.14	0.39
Dendrocopos minor	2.07	247.76	107.92	2.3	0.07	-0.12	0.05	-2.28	0.07	0.51
Dryocopus martius	1.41	213.31	116.4	1.83	0.13	-0.11	0.06	-1.82	0.13	0.4
Emberiza cia	1.94	49.84	191.23	0.26	0.8	-0.02	0.1	-0.25	0.81	0.01
Emberiza cirrus	1.33	273.55	81.14	3.37	0.02	-0.14	0.04	-3.36	0.02	0.69
Emberiza citrinella	1.01	88.49	52.51	1.69	0.15	-0.04	0.03	-1.67	0.16	0.36
Emberiza hortulana	2.83	365.87	219.91	1.66	0.16	-0.18	0.11	-1.65	0.16	0.35
				-						
Emberiza schoeniclus	1.73	-140.98	161.86	0.87	0.42	0.07	0.08	0.88	0.42	0.13
Erithacus rubecula	0.65	19.19	22.83	0.84	0.44	-0.01	0.01	-0.81	0.45	0.12
Fringilla coelebs	0.4	42.35	18.84	2.25	0.07	-0.02	0.01	-2.23	0.08	0.5
Garrulus glandarius	0.83	125.22	45.36	2.76	0.04	-0.06	0.02	-2.75	0.04	0.6
Hippolais polyglotta	0.95	124.53	47.01	2.65	0.05	-0.06	0.02	-2.63	0.05	0.58
				-						
Hirundo rustica	1.11	-100.03	53.62	1.87	0.12	0.05	0.03	1.89	0.12	0.42
Jynx torquilla	1.5	38.17	144.88	0.26	0.8	-0.02	0.07	-0.25	0.81	0.01
Lanius collurio	0.96	114.06	99.27	1.15	0.3	-0.06	0.05	-1.14	0.31	0.21
Lanius meridionalis	2.83	-51.49	193.27	-	0.8	0.03	0.1	0.28	0.79	0.02

				0.27						
				-						
Lanius senator	1.4	-52.89	140.21	0.38	0.72	0.03	0.07	0.39	0.71	0.03
Locustella naevia	1.34	247.28	167.82	1.47	0.2	-0.12	0.08	-1.47	0.2	0.3
Lophophanes cristatus	1.89	221.49	36.69	6.04	0	-0.11	0.02	-6	0	0.88
Lullula arborea	1.22	304.08	72.76	4.18	0.01	-0.15	0.04	-4.17	0.01	0.78
Luscinia megarhynchos	0.73	116.12	44.87	2.59	0.05	-0.06	0.02	-2.57	0.05	0.57
Luscinia svecica	2.08	157.34	146.17	1.08	0.33	-0.08	0.07	-1.06	0.34	0.18
Motacilla alba	1.76	224.65	115.72	1.94	0.11	-0.11	0.06	-1.93	0.11	0.43
Motacilla cinerea	2.83	330.01	166.55	1.98	0.1	-0.16	0.08	-1.97	0.11	0.44
Motacilla flava	1.77	36.87	18.05	2.04	0.1	-0.02	0.01	-1.95	0.11	0.43
Muscicapa striata	2.23	204.12	116.2	1.76	0.14	-0.1	0.06	-1.74	0.14	0.38
				-						
Oenanthe oenanthe	2.83	-79.21	173.13	0.46	0.67	0.04	0.09	0.47	0.66	0.04
Oriolus oriolus	1.03	240.95	29.2	8.25	0	-0.12	0.01	-8.23	0	0.93
Parus major	0.55	100.51	36.71	2.74	0.04	-0.05	0.02	-2.73	0.04	0.6
Periparus ater	1.93	224.29	99.5	2.25	0.07	-0.11	0.05	-2.24	0.08	0.5
Poecile montanus	1.94	342.47	134.6	2.54	0.05	-0.17	0.07	-2.53	0.05	0.56
Poecile palustris	2.39	243.73	188.05	1.3	0.25	-0.12	0.09	-1.29	0.25	0.25
Passer domesticus	1.27	96.51	52.03	1.85	0.12	-0.05	0.03	-1.83	0.13	0.4
Passer montanus	1.48	130.38	56.8	2.3	0.07	-0.06	0.03	-2.27	0.07	0.51
Petronia petronia	2.83	337.52	208.6	1.62	0.17	-0.17	0.1	-1.61	0.17	0.34
Phoenicurus ochruros	1.04	16.99	49.75	0.34	0.75	-0.01	0.02	-0.32	0.76	0.02
Phoenicurus phoenicurus	1.15	273.56	47.95	5.7	0	-0.14	0.02	-5.69	0	0.87
Phylloscopus bonelli	1.46	232.21	62.54	3.71	0.01	-0.12	0.03	-3.7	0.01	0.73
				-						
Phylloscopus collybita	0.36	-41.19	28.41	1.45	0.21	0.02	0.01	1.47	0.2	0.3
Phylloscopus sibilatrix	2.31	391.06	140.75	2.78	0.04	-0.19	0.07	-2.76	0.04	0.6
Phylloscopus trochilus	1.83	317.64	58.12	5.46	0	-0.16	0.03	-5.44	0	0.86
Picus canus	2.83	316.53	203.83	1.55	0.18	-0.16	0.1	-1.54	0.18	0.32
Pica pica	0.71	81.76	55.3	1.48	0.2	-0.04	0.03	-1.46	0.2	0.3
Picus viridis	0.99	77.17	186.8	0.41	0.7	-0.04	0.09	-0.41	0.7	0.03
Prunella modularis	0.58	51.79	36.86	1.41	0.22	-0.03	0.02	-1.39	0.22	0.28
Pyrrhula pyrrhula	1.47	146.73	74.09	1.98	0.1	-0.07	0.04	-1.96	0.11	0.44
Regulus ignicapilla	1.16	288.8	197.37	1.46	0.2	-0.14	0.1	-1.46	0.21	0.3
Regulus regulus	1.68	40.06	60.26	0.66	0.54	-0.02	0.03	-0.64	0.55	0.08
Saxicola rubetra	1.49	-55.22	138.56	-0.4	0.71	0.03	0.07	0.41	0.7	0.03
Saxicola rubicola	0.84	-63.92	49.04	-1.3	0.25	0.03	0.02	1.32	0.24	0.26
Serinus serinus	0.89	100.17	78.79	1.27	0.26	-0.05	0.04	-1.26	0.26	0.24
Sitta europea	1.56	202.93	57.68	3.52	0.02	-0.1	0.03	-3.5	0.02	0.71
Streptopelia decaocto	1.1	223.69	38.71	5.78	0	-0.11	0.02	-5.76	0	0.87
Streptopelia turtur	0.53	39.23	43.19	0.91	0.41	-0.02	0.02	-0.9	0.41	0.14
Sturnus vulgaris	1.42	150.98	62.24	2.43	0.06	-0.07	0.03	-2.41	0.06	0.54
Sylvia atricapilla	0.28	17.72	30.87	0.57	0.59	-0.01	0.02	-0.56	0.6	0.06
Sylvia borin	0.6	20.69	58.28	0.35	0.74	-0.01	0.03	-0.34	0.74	0.02
Sylvia cantillans	1.98	234.34	31.28	7.49	0	-0.12	0.02	-7.44	0	0.92
Sylvia communis	0.95	62.05	37.92	1.64	0.16	-0.03	0.02	-1.61	0.17	0.34
Sylvia curruca	1.59	43.36	130.44	0.33	0.75	-0.02	0.07	-0.32	0.76	0.02
				-						
Sylvia hortensis	1.85	-289.67	191.65	1.51	0.19	0.15	0.1	1.52	0.19	0.32
Sylvia melanocephala	2.44	414.78	109.16	3.8	0.01	-0.21	0.05	-3.79	0.01	0.74
				-						
Troglodytes troglodytes	0.63	-1.04	9.7	0.11	0.92	0	0	0.17	0.87	0.01
Turdus merula	0.26	37.58	22.6	1.66	0.16	-0.02	0.01	-1.65	0.16	0.35
Turdus philomelos	0.79	80.96	29.01	2.79	0.04	-0.04	0.01	-2.77	0.04	0.61

Turdus pilaris	1.5	106.93	133.03	0.8	0.46	-0.05	0.07	-0.79	0.46	0.11
Turdus viscivorus	0.82	43.87	77.72	0.56	0.6	-0.02	0.04	-0.55	0.6	0.06
Upupa epops	1.16	172.62	43.88	3.93	0.01	-0.09	0.02	-3.91	0.01	0.75

(b)

species	SSI 2002	Intercept				density effect				R ²
		estimate	SD	t	p-value	estimate	SD	t	p-value	
Acrocephalus arundinaceus	2.83	0.22	0.92	0.23	0.82	-0.27	0.1	-2.67	0.04	0.59
Acrocephalus palustris	2.83	-0.39	2	-0.2	0.85	-0.28	0.23	-1.18	0.29	0.22
Acrocephalus schoenobaenus	2.83	1.47	1.27	1.16	0.3	-0.12	0.16	-0.76	0.48	0.1
Acrocephalus scirpaceus	1.15	0.7	1.82	0.38	0.72	-0.15	0.24	-0.63	0.56	0.07
Aegithalos caudatus	1.14	0.6	0.52	1.15	0.3	-0.07	0.13	-0.58	0.59	0.06
Alauda arvensis	1.44	0.27	0.25	1.11	0.32	-0.46	0.1	-4.67	0.01	0.81
Anthus campestris	2.45	-1.81	1.64	-1.1	0.32	-0.55	0.23	-2.37	0.06	0.53
Anthus pratensis	1.68	0.72	2.21	0.33	0.76	-0.13	0.31	-0.42	0.69	0.03
Anthus trivialis	1.06	-0.24	0.96	-0.25	0.81	-0.23	0.25	-0.9	0.41	0.14
Carduelis cannabina	0.98	0.35	0.84	0.42	0.69	-0.16	0.2	-0.8	0.46	0.11
Carduelis carduelis	1.06	0.8	1.22	0.65	0.54	-0.01	0.31	-0.03	0.98	0
Carduelis chloris	0.92	-0.52	1.1	-0.47	0.66	-0.35	0.31	-1.14	0.31	0.21
Certhia barchydactyla	1.13	-1.76	0.38	-4.66	0.01	-0.77	0.1	-7.6	0	0.92
Certhia familiaris	2.83	0.63	1.02	0.62	0.56	-0.23	0.15	-1.52	0.19	0.32
Coccothraustes coccothraustes	2.29	-1.98	0.57	-3.48	0.02	-0.69	0.1	-6.82	0	0.9
Columba livia	1.86	1.91	1.07	1.78	0.14	0	0.21	0.02	0.99	0
Columba oenas	1.97	-1.32	0.82	-1.61	0.17	-0.45	0.14	-3.32	0.02	0.69
Columba palumbus	0.54	0.12	0.16	0.78	0.47	-0.12	0.08	-1.53	0.19	0.32
Corvus corone	1.12	0.03	0.65	0.05	0.96	-0.28	0.33	-0.85	0.43	0.13
Corvus frugilegus	1.41	0.71	0.77	0.93	0.4	-0.22	0.22	-1	0.36	0.17
Corvus monedula	2	2.94	1.2	2.46	0.06	0.31	0.28	1.1	0.32	0.2
Corvus corax	2.83	-0.61	1.22	-0.5	0.64	-0.32	0.16	-2.03	0.1	0.45
Cuculus canorus	0.42	0.51	0.2	2.56	0.05	0.03	0.08	0.41	0.7	0.03
Cyanistes caeruleus	0.59	-0.52	0.38	-1.36	0.23	-0.38	0.14	-2.74	0.04	0.6
Delichon urbicum	2.83	-1.81	1.07	-1.7	0.15	-0.51	0.15	-3.54	0.02	0.71
Dendrocopos major	1.07	-0.82	0.31	-2.61	0.05	-0.52	0.09	-5.74	0	0.87
Dendrocopos medius	2.44	-1.45	1.51	-0.96	0.38	-0.57	0.25	-2.24	0.08	0.5
Dendrocopos minor	2.07	-0.88	0.99	-0.88	0.42	-0.33	0.15	-2.27	0.07	0.51
Dryocopus martius	1.41	-0.13	1.37	-0.09	0.93	-0.28	0.25	-1.12	0.31	0.2
Emberiza cia	1.94	1.41	1.08	1.31	0.25	-0.08	0.15	-0.57	0.59	0.06
Emberiza cirrus	1.33	-1.45	0.55	-2.66	0.04	-0.52	0.13	-4	0.01	0.76
Emberiza citrinella	1.01	-0.47	0.7	-0.67	0.53	-0.38	0.22	-1.75	0.14	0.38
Emberiza hortulana	2.83	-0.16	0.73	-0.21	0.84	-0.28	0.1	-2.96	0.03	0.64
Emberiza schoeniclus	1.73	-2.46	3.11	-0.79	0.46	-0.58	0.41	-1.42	0.22	0.29
Erithacus rubecula	0.65	0.48	0.12	3.91	0.01	-0.08	0.06	-1.43	0.21	0.29
Fringilla coelebs	0.4	0.18	0.07	2.67	0.04	-0.14	0.05	-2.87	0.04	0.62
Garrulus glandarius	0.83	-0.21	0.29	-0.71	0.51	-0.25	0.09	-2.74	0.04	0.6
Hippolais polyglotta	0.95	-0.29	0.47	-0.62	0.56	-0.25	0.12	-2.14	0.09	0.48
Hirundo rustica	1.11	2.2	0.89	2.46	0.06	0.23	0.19	1.22	0.28	0.23
Jynx torquilla	1.5	1.28	1.56	0.82	0.45	-0.01	0.26	-0.05	0.96	0
Lanius collurio	0.96	-0.42	0.85	-0.5	0.64	-0.29	0.16	-1.78	0.14	0.39
Lanius meridionalis	2.83	-0.22	1.22	-0.18	0.86	-0.31	0.13	-2.3	0.07	0.51
Lanius senator	1.4	-0.09	2.34	-0.04	0.97	-0.21	0.29	-0.72	0.5	0.09
Locustella naevia	1.34	-2.4	1.22	-1.97	0.11	-0.61	0.2	-3.09	0.03	0.66
Lophophanes cristatus	1.89	-2.21	0.68	-3.26	0.02	-0.72	0.13	-5.5	0	0.86

Lullula arborea	1.22	-0.97	0.48	-2.02	0.1	-0.43	0.11	-3.88	0.01	0.75
Luscinia megarhynchos	0.73	-0.09	0.26	-0.34	0.75	-0.28	0.11	-2.64	0.05	0.58
Luscinia svecica	2.08	5.02	3.32	1.51	0.19	0.36	0.4	0.89	0.42	0.14
Motacilla alba	1.76	1.69	1.94	0.87	0.42	0.12	0.4	0.29	0.78	0.02
Motacilla cinerea	2.83	-3.72	1.64	-2.26	0.07	-0.64	0.19	-3.4	0.02	0.7
Motacilla flava	1.77	0.91	0.15	6.04	0	-0.18	0.03	-5.39	0	0.85
Muscicapa striata	2.23	-0.76	4.44	-0.17	0.87	-0.35	0.6	-0.58	0.59	0.06
Oenanthe oenanthe	2.83	-0.15	1.75	-0.09	0.93	-0.3	0.19	-1.55	0.18	0.33
Oriolus oriolus	1.03	-1.04	0.31	-3.34	0.02	-0.42	0.08	-5.5	0	0.86
Parus major	0.55	-0.15	0.16	-0.93	0.4	-0.24	0.07	-3.37	0.02	0.69
Periparus ater	1.93	0.36	2.29	0.16	0.88	-0.29	0.54	-0.53	0.62	0.05
Poecile montanus	1.94	-1.36	1	-1.36	0.23	-0.61	0.19	-3.16	0.03	0.67
Poecile palustris	2.39	2.4	2.14	1.12	0.31	0.07	0.3	0.24	0.82	0.01
Passer domesticus	1.27	0.27	0.28	0.96	0.38	-0.33	0.1	-3.36	0.02	0.69
Passer montanus	1.48	-1.28	1.05	-1.21	0.28	-0.47	0.18	-2.56	0.05	0.57
Petronia petronia	2.83	-1.67	2.04	-0.82	0.45	-0.45	0.23	-1.92	0.11	0.43
Phoenicurus ochruros	1.04	0.8	0.47	1.71	0.15	-0.04	0.1	-0.36	0.73	0.03
Phoenicurus phoenicurus	1.15	-1.21	0.2	-6.03	0	-0.38	0.04	10.51	0	0.96
Phylloscopus bonelli	1.46	-0.45	0.43	-1.03	0.35	-0.34	0.09	-3.62	0.02	0.72
Phylloscopus collybita	0.36	0.77	0.12	6.2	0	0.15	0.06	2.38	0.06	0.53
Phylloscopus sibilatrix	2.31	-1.77	0.39	-4.53	0.01	-0.72	0.07	-9.89	0	0.95
Phylloscopus trochilus	1.83	0.06	0.64	0.1	0.93	-0.26	0.14	-1.9	0.12	0.42
Picus canus	2.83	-0.61	0.56	-1.1	0.32	-0.34	0.07	-4.89	0	0.83
Pica pica	0.71	-0.3	0.29	-1.02	0.35	-0.3	0.08	-3.75	0.01	0.74
Picus viridis	0.99	1.66	1.19	1.39	0.22	0.3	0.35	0.86	0.43	0.13
Prunella modularis	0.58	-0.15	0.48	-0.3	0.77	-0.19	0.13	-1.5	0.19	0.31
Pyrrhula pyrrhula	1.47	2.37	1.02	2.33	0.07	0.24	0.21	1.16	0.3	0.21
Regulus ignicapilla	1.16	-0.52	1.47	-0.35	0.74	-0.43	0.34	-1.29	0.26	0.25
Regulus regulus	1.68	0.78	1.24	0.63	0.56	-0.16	0.26	-0.64	0.55	0.07
Saxicola rubetra	1.49	-0.35	2.68	-0.13	0.9	-0.24	0.34	-0.71	0.51	0.09
Saxicola rubicola	0.84	0.79	0.85	0.93	0.39	-0.04	0.21	-0.17	0.87	0.01
Serinus serinus	0.89	0.13	0.84	0.16	0.88	-0.17	0.2	-0.86	0.43	0.13
Sitta europea	1.56	-1.14	0.4	-2.84	0.04	-0.65	0.11	-5.87	0	0.87
Streptopelia decaocto	1.1	-0.74	0.3	-2.49	0.06	-0.45	0.08	-5.33	0	0.85
Streptopelia turtur	0.53	0.25	0.4	0.61	0.57	-0.07	0.13	-0.53	0.62	0.05
Sturnus vulgaris	1.42	1.14	0.66	1.73	0.14	0.08	0.27	0.29	0.78	0.02
Sylvia atricapilla	0.28	0.21	0.11	1.87	0.12	-0.07	0.07	-1	0.36	0.17
Sylvia borin	0.6	0.41	0.64	0.65	0.55	-0.04	0.16	-0.28	0.79	0.02
Sylvia cantillans	1.98	0.29	0.79	0.37	0.73	-0.3	0.16	-1.82	0.13	0.4
Sylvia communis	0.95	0.01	0.46	0.03	0.98	-0.25	0.13	-1.94	0.11	0.43
Sylvia curruca	1.59	2.14	1.52	1.41	0.22	0.11	0.23	0.46	0.66	0.04
Sylvia hortensis	1.85	3.74	3.36	1.11	0.32	0.28	0.48	0.57	0.59	0.06
Sylvia melanocephala	2.44	-0.96	1.68	-0.58	0.59	-0.58	0.39	-1.48	0.2	0.31
Troglodytes troglodytes	0.63	0.6	0.06	9.53	0	-0.01	0.03	-0.27	0.79	0.01
Turdus merula	0.26	0.1	0.13	0.78	0.47	-0.08	0.08	-1.01	0.36	0.17
Turdus philomelos	0.79	0.05	0.21	0.22	0.84	-0.21	0.08	-2.52	0.05	0.56
Turdus pilaris	1.5	2.71	1.65	1.64	0.16	0.18	0.24	0.76	0.48	0.1
Turdus viscivorus	0.82	-1.44	0.51	-2.83	0.04	-0.55	0.13	-4.29	0.01	0.79
Upupa epops	1.16	-0.23	0.78	-0.29	0.78	-0.24	0.17	-1.38	0.23	0.28

**Food-mediated effects of forest composition on the diversity, phenology and productivity
of bird communities.**

Authors

Barnagaud, Jean Yves

Archaux, Frédéric

Affiliation

CEMAGREF, Domaine des Barres, F45290 Nogent sur Vernisson

correspondence

Jean-yves.barnagaud@cemagref.fr

ABSTRACT

Identifying processes by which species segregate according to habitats is central to our understanding of community assembly. Directional variations in trophic resources along vegetation gradients are likely to influence variations of both taxonomic diversity and functional traits. In this study, we questioned how variations of insect prey abundance and phenology along a forest composition gradient affect the taxonomic diversity, phenology and productivity of passerine bird communities. For this, we exploited a two-year bird monitoring scheme built along a gradient ranging from pure deciduous (Oaks) to pure conifer (Scots Pines) stands in a forest of the center of France. We analyzed conjointly data from bird abundance sampling, remote-sensing quantification of tree-species mixture, caterpillar sampling and leaf phenology monitoring. The abundance of caterpillars increased towards deciduous-dominated stands. Oaks released leaves about three weeks earlier than Pines, irrespective from the tree-species mixture level. The variation of taxonomic diversity was quadratic-shaped, suggesting that bird abundance in the food-rich side of the gradient was not limited by interspecific competition for food. Yet, bird communities were linearly more productive and precocial in deciduous than in conifer stands, even without accounting for local and intraspecific variations of reproductive output and phenology. These results are consistent with the hypothesis that fine-grained habitat composition segregates reproductive strategies due to adaptive responses to food availability. This study emphasizes the usefulness of aggregated community measures to shed light on the evolutionary processes underlying habitat preference.

INTRODUCTION

Identifying the processes that underlie community assembly and turnover along gradients of resource or environmental conditions is a long-living challenge to ecologists, which takes even more significance as accurate models of biodiversity changes under human influences are increasingly required (Keddy, 1992). In this respect, the importance of functional traits to predict how species assemble along ecological gradients has been extensively emphasized for the last decade (Lavorel & Garnier, 2002; Diaz *et al.*, 2004; Garnier *et al.*, 2004; Mc Gill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007; Fortunel *et al.*, 2009). Indeed, considering the variations of functional diversity contributes to fulfil the need for generality required by predictive community models, where traditional taxonomic approaches hardly allow more than description of patterns that generally prove hardly transferable between ecosystems (Mc Gill *et al.*, 2006).

Directional variations in the distribution of trophic resources along gradients of habitat composition are particularly likely to mediate turnover in the functional structure of communities for predator species adaptively related to a particular class of preys. Many European passerine birds fall into this category, as most species (including many granivorous ones) rely on insects to feed their offspring (Cramp & Simmons, 1977; Perrins, 1991; Newton, 1998). Therefore, changes in insect availability across habitats may impact not only the total abundance and taxonomic composition of bird communities, but also their average reproduction parameters, which in turns mediate inter-habitat variations in the total level of predation pressure, the intensity of interspecific and intraspecific competition, and other density-dependent functions likely to impact ecosystem dynamics. Both intraspecific variations in breeding success and differences in the relative proportion of species' breeding

strategies between communities may generate such functional turnover. Extensive evidence for insect-mediated habitat effects on birds' reproduction grounded on intraspecific level studies is available (particularly using *Parus* sp. as the study model, Zandt *et al.*, 1990; Dias & Blondel, 1996; Thomas *et al.*, 2001; Barba *et al.*, 2004; White, 2008). Yet, variations in insect availability may also impact community diversity and functions through the turnover of species and life history traits, which we aim at testing in the present study (Fig.1).

First, habitat-driven variation in food availability may contribute to putting a selective pressure on species' reproductive strategy, with the expectation that richer environments enhance productivity (Cody, 1966; Newton, 1998). Highly productive communities are thus likely to occur where insects are abundant, not only because individuals favour reproduction in rich environments (Hurlbert, 2004; Verschuyt *et al.*, 2008), but also because evolutionary pressures drive covariations between habitat quality and reproductive strategies at the species level (Cody, 1966).

Second, variations in the phenology of food resource along a habitat gradient may influence the average breeding phenology within the predator community. Species exploiting similar preys and habitats should indeed reproduce in synchrony with the date of the insect peak in their habitat, because a close match between resource peak and date of reproduction maximizes the individual fitness, and is therefore positively selected (Gienapp & Visser, 2006; White, 2008). Therefore, bird communities should be on average earlier-breeding in habitats where insect abundance peaks early.

Third, effects of habitats on insect phenology may also impact the average productivity of bird communities. In mixed-vegetation habitats, two successive insect peaks should occur as

soon as habitat composition does not interfere with the dynamics of insect communities (which however may sometimes happen, Jactel & Brouckhoff, 2007). On the one hand, double-brooded bird species could favour such habitats because they maximize the likelihood of success for both their early and late reproductions by feeding successively on insects in each of the two plant species. On the other hand, the two consecutive food peaks should allow both early and late breeders to breed successfully in mixed habitat. Therefore, the diversity of bird communities should increase in response to these two processes.

Aggregated trait measures, as the weighted average trait value that occurs within a community, are an attractive way to quantify dominant functions and analyse their turnover along resource gradients (Garnier *et al.*, 2004; Garnier *et al.*, 2007; Violle *et al.*, 2007; Lepš *et al.*, 2011), which is central in the identification of the three patterns proposed above (effects of habitat quality on the productivity of predator communities; effect of habitat-mediated food phenology on breeding phenology, effect of habitat-mediated food phenology on the number of reproduction events). These measures directly derive from two complementary hypotheses: first, functionally similar species have similar abundance optima along resource gradients due to environmental filtering (Mouillot *et al.*, 2007); second, the traits of species that dominate a community have key effects on various ecosystem processes (Grime, 1998).

The total variation of an aggregated trait along a gradient depends upon the sum of species' mean trait values and the effects of local intraspecific variability. Hence, by building aggregated indices on species-level mean trait values (hereafter "fixed average indices"), one disentangle the functional variations that raise from species turnover along a gradient from the effect of intraspecific variations (Lepš *et al.*, 2011). While it is now increasingly recognized that local adaptation and individual plasticity, which generate within-species trait variations,

are essential components of community assembly processes (Albert *et al.*, 2010; De Bello *et al.*, 2010), fixed average indices still inform on the proportion of community functional variations that can be attributed to species turnover (and therefore influence the taxonomic diversity of communities).

In temperate forests, Lepidoptera caterpillars feeding on the growing leaves of trees constitute a primary food resource during the breeding season for many European passerine birds, including granivorous ones (Cramp & Simmons, 1977). Lepidoptera assemblages, abundance and phenology are strongly dependent on tree identity (Wratten *et al.*, 1981; Southwood *et al.*, 1982; Kennedy & Southwood, 1984), differing markedly between deciduous and conifer species (Brändle & Brandl, 2006), so that the abundance of herbivore insects is expected to change according to forest stand composition. To test the effects of habitat-mediated changes in insect abundance and phenology on the variations of productivity, phenology and taxonomic turnover of bird communities we selected forest stands with a variable proportion of Oaks (*Quercus petraea*, *Q. robur*) and Scots Pines (*Pinus sylvestris*). This particular forest composition is sound as far as, in comparable growing conditions, leafing is known to occur several weeks earlier in Oaks than in Scots Pine (Lebourgeois *et al.*, 2006). Second, the diversity of Lepidoptera species associated with (native) Oaks has been found to be far higher than the diversity associated with (planted) Scots Pines (Kennedy & Southwood, 1984). Therefore, we expected Lepidoptera caterpillar abundance and phenology to vary sensibly along a gradient of Oak-Pine mixture..In addition, mixed Oak-Pine stands are widespread in Western Europe and have been extensively used to study the effects of habitat composition on breeding birds and biodiversity in general due to their economic importance as silvicultural resources (e.g. Felton *et al.*; Van Balen, 1973; Barbaro *et al.*, 2005). Besides the interest of identifying processes that mediate community changes along habitat gradients in the

perspective of biodiversity-prone land use practices, the issue is specifically sensible in temperate forests, where breeding birds are primary predators of herbivore insect pests. Our work therefore concretely aimed at answering the following question: do changes in caterpillar abundance and phenology driven by forest composition mediate the variations of average diet preference, breeding strategies and taxonomic composition in bird communities? We specifically predicted that, following higher caterpillar abundance and earlier leafing phenology in deciduous-dominated stands:

- (i) communities are on average more productive and earlier-breeding in deciduous-dominated stands;
- (ii) the proportion of double-brooded species is highest in mixed stands;
- (iii) the taxonomic diversity of bird communities is lowest in conifer stands, but its relationship with forest composition should be asymptotic due to the concurring effects of stand mixture (because of the positive effect of (ii) on species diversity) and of increased insect abundance in deciduous-dominated stands.

We tested these predictions through a two-year monitoring bird point count scheme established along a gradient of deciduous-conifer mixture in a forest of Western France, coupled with local estimations of leafing phenology and caterpillar abundance.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study was carried out in 2010 and 2011 in the Orléans State Forest (Lorris massif), a 144km² managed forest in the Centre-North of France (Fig. 2) dominated by mixtures of Sessile and Pedunculate Oaks (*Quercus petraea* and *Q. robur*) and Scots Pines (*Pinus sylvestris*, mostly introduced during the XIXth century), with smaller proportions of other species (*Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Pseudotsuga menziesii*). At the landscape scale, the forest consists in contiguous high-forest stands (superficies averaging 20 ha±8.5SD) with varying structures and ages of vegetation, separated by small roads or paths. We selected 21 mature stands (Oaks older than 60 years, Pines older than 40 years) so that to achieve the most possible continuous gradient of Oak-Pine mixture (see section Habitat data); hence, we avoided stands dominated by other tree species. The understorey strata were composed of variable densities of *Carpinus betulus* and *Betula pendula*, and the herbaceous vegetation essentially consisted in *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* and smaller amounts of *Erica* sp. and *Calluna vulgaris*. All stands remained unexploited during the two years of the survey.

Bird data

We sampled bird communities through a distance-sampling point-transect method (Buckland *et al.*, 2001). In each of the 21 stands, we located three point counts separated from each other by at least 200 meters and distant from the nearest stand edge by at least 100 meters to limit the risk of confounding edge effect . All points were sampled thrice during Springs 2010 and 2011, in early April, May and June, so that both early singers and late migrants could be

recorded. Counts were performed within 3 hours after sunrise and in good weather conditions (no wind, nor rain) to limit the effects of daily variations in singing rates. At each visit, the three points of each stand were sampled simultaneously by three observers during ten-minutes periods in which all birds seen or eared within a 70-m radius (except fly-overs) were recorded. Individuals were located and their distance from the observer (rounded at 1 meter) measured using laser telemeters; a few individual birds for which no distance measurement could be made were excluded from the final data set. Each of the three observers sampled each point once a year to limit the risk of any observer effect. One of the three observers changed between 2010 and 2011, but no observer-related bias appeared in exploratory analyses.

Habitat data

Forest composition

Field measurements of tree densities were available from a previous survey led in 2009 on each of the 21 selected stands. In each stand, four clusters of four circular measurement plots were sampled following a standardized protocol (Institut Forestier National (French National Institute for Forests), 2004). In each plot, trees were identified and counted according to their diameter (measured at 1.30m height) within concentric circles of respectively 6 (5≤diameters<25cm), 9 (25≤diameters<45) and 15-meters (≥45cm diameters) radius (Appendix 1). Because these field measurements were performed before bird point counts were located, they could not be used to estimate habitat composition at the scale of the sampled bird communities. To this aim, a supervised radiometric classification procedure was performed in GRASS (Neteler & Mitasova, 2008) using high-resolution colour-infrared aerial

photographs (shot in 2006, Appendix 1). Training areas were used to generate the spectral signatures of deciduous trees, conifers, free ground and shadow, on which an automated maximum likelihood classification assuming a normal distribution was based. The resulting data were downgraded to a resolution of 25m² to avoid excessive noise. The total surface of free ground, deciduous and conifer trees were subsequently computed within 70-meters buffers around each bird point count. Shadowed surfaces, in which the automated classification could not identify tree species, accounted for at most 4% of the total buffer surface (mean = 1.3%, SD=1) and did not vary directionally with tree composition (Fig. 3); they were therefore ignored in the analyses. Overall, the automated classification and field measurements provided consistent estimates of stand tree mixture (respectively as surface area and basal area), despite the three-year difference in data used for the two methods (R^2 for deciduous trees = 0.79, R^2 for conifers = 0.77, each N = 21).

Eventually, we retained three habitat variables:

- proportion of area occupied by deciduous trees relative to the total area occupied by trees as a measure of tree composition (our gradient of interest, Fig. 3).
- proportion of free ground relative to the total area of a 70m circular buffer as an indication of tree density (which appeared unrelated to habitat composition, Fig. 3),
- average basal area of trees in the stand, all species confounded, directly derived from field measurements, as a surrogate of vegetation structure (high basal areas indicating old, mature stands).

Food availability

We tested the hypothesis implied by our initial predictions that the gradient of forest composition generates differences in food availability for breeding birds, using caterpillar droppings data associated with the 2009 protocol. We selected stands covered by deciduous trees at 0%, 50% and 100% of their surface (as estimated by field measurements) for a frass net sampling experiment (Zandt *et al.*, 1990; Zandt, 1994; Visser *et al.*, 2006). Frass-nets consisted in 0.25m² square funnels equipped with collectors, which were settled at 1-meter height, 3 meters far from the trunk of trees chosen for their representativity of the surrounding stand composition. We placed one frass net per tree under four Pines or Oaks in the 0% and 100% deciduous stands, under four Pines and four Oaks in the 50% deciduous stand. Caterpillar droppings were collected, dried and weighted at 11 sampling occasions between April 30 and June 3; the total weight of droppings per tree was taken as an indicator of food availability (Visser *et al.*, 2006). Differences between total droppings weight in the three stands were tested with analysis of covariance.

Food phenology

Because various parameters including weather, sampling design and the dynamics of herbivorous insect populations influence frass-net experiments (Zandt, 1994), we could not directly infer their seasonal phenology from these data. Hence, we relied on the phenology of tree leaf budbreaks as a phenological indicator of birds' food availability (which is directly used as a cue for starting reproduction at least by Tits (*Parus sp.*), Nilsson & Källander, 2006). For this, we monitored the leafing phenology of 12 mature Pines and 12 mature Oaks (grouped by plots of three trees of each species) in five of the 21 stands (except in pure stands

where we monitored 24 trees). For each tree, we recorded leaf phenology on six randomly-chosen buds of each tree, twice a week between April 30 and June 3, through a 9-level qualitative scale ranging from winter buds to fully grown leaves (Office National des Forêts, 1997 et P. Perret, unpublished reference manual). As a quantitative indicator of leafing phenology, we computed for each tree the inflexion point of sigmoid curves fitted by non-linear least square regressions of bud stage against sampling date. Trees for which we failed to fit sigmoid curves were removed, resulting in a total sample size of 55 mature Pines and 35 mature Oaks (including all trees equipped with frass nets; the level of stand mixture surrounding trees is provided in Appendix 1). The difference in bud break phenology between Oaks and Pines was tested using a linear mixed model with inflexion points as the response variable, tree species as a fixed effect, and stand as a random factor influencing the model intercept. Surveys of years 2009 and 2010 produced consistent results: hence, we only provide here the results for year 2010 which correspond to the first point count survey year. Note that exploratory results did not reveal any effect of tree-mixture level on the leafing phenology of both tree species.

Estimation of bird densities

Inferring bird-habitat relationships from raw count data may be flawed by heterogeneities in species' detectability (Boulinier *et al.*, 1998; Mackenzie *et al.*, 2004; Mackenzie *et al.*, 2005; Alldredge *et al.*, 2007). A number of methods are available to correct for such bias, one of the most widely applied for birds being distance sampling modelling (Buckland *et al.*, 2001; Thomas *et al.*, 2010), which assumes that the detectability of an individual decreases as a function of its distance from the observer. Using the continuous distance measurements recorded during the counts, we fitted a Distance model for each year and each sampling event,

assuming half-normal-shaped detection functions, with bird species as a stratification factor (using Distance 6.0 software, Thomas *et al.*, 2002). Detection probabilities were thereby modelled for each species frequent enough in the data set for the critical hypotheses of the method to be met. Note that the amount of available data did not allow accounting for habitat-induced variations of detection probabilities; however, as stand structures were roughly similar between points, we have no reason to believe that such variation occurred. For rarer species (or those for which the detection function was unrealistically shaped), the detection probabilities of surrogate species were assigned upon expert knowledge. The few species which could not be assigned a surrogate were given the average detection probability estimated during the corresponding year / sampling event. Finally, when the detection probability of a species k could not be estimated for one to five sampling events, the missing detection probability $p_{i,k}$ was estimated as

$$p_{i,k} = \overline{p_{i,S}} \times \left(\frac{p_k}{p_S} \right)_I \quad (1)$$

Where $p_{i,S}$ is the average detection probability of the S species recorded during the sampling event i ; p_k is the detection probability of species k in each of the I events ($I \leq 5$) for which it could be estimated; and p_S the arithmetic mean of the detection probabilities of all species in each of the I events. A full list of the species, together with their surrogates when applied, is provided in Appendix 2. Once detection probabilities were assigned, the density of species k at point j was estimated from the species count $N_{i,j,k}$ as:

$$D_{i,j,k} = \frac{N_{i,j,k}}{p_{i,k}} \quad (2)$$

We limited the effects of seasonal variations in birds' local abundances in the final analyses by retaining the maximum $D_{i,j,k}$ over the three sampling events for each species and each year.

Additionally, to avoid the effect of overcorrection of abundances due to very low detection probabilities or gregarism, we bounded point-level densities at 10 individuals per point count (i.e., 6.5 individuals per ha). Exploratory analyses involving bounded and unbounded densities led to qualitatively similar results.

Bird community composition

Taxonomic metrics

We used the Shannon-Wiener Index (H' , Peet, 1974) as a measure of community taxonomic richness. H' is based on the relative abundances of the S species i at a point k (f_{ik}) and therefore measures the heterogeneity of the community at k :

$$H'_k = -\sum_{i=1}^S f_{ik} \ln f_{ik} \quad (3)$$

Functional averaged indices

We further described bird communities with three descriptors directly referring to the predictions tested. All averaged indices were weighted by species' point-level densities to account for community-level abundance-dominance relationships. The general form of our community indices was thus:

$$CI_k = \frac{\sum_{i=1}^S d_{i,k} \times T_i}{\sum_{i=1}^S d_{i,k}} \quad (4)$$

Where CI_k is the average trait value for the community at point k , $d_{i,k}$ the density of species i at point k , T_i the trait value taken by species (after Cramp & Simmons, 1977). The four traits accounted for were:

- breeding phenology (CPI), based on a qualitative 5-class index built upon species' average laying period (early April, late April, early May, late May, early June, with weights ranging respectively from 1 to 5). Hence, the CPI increased as the community was increasingly composed of late breeders;
- number of broods per year (CBI);
- number of eggs per brood (CEI).

Statistical analyses

We tested our predictions with linear mixed models taking one of the three community indices as the response variable, and accounting for the clustering of point counts by applying a "stand" random effect (indexed in Eq. 5 as "s", with 21 levels and 3 points $\times$ 2 years per level) on the model intercept β . The structure of the fixed effects involved a year effect (Y to model community turnover, and the three habitat variables described in the "Habitat data" section (forest composition FC, tree density TD, and mean basal area BA). We further added quadratic effects to account for possible non linearities in the effects of habitat on community composition. The complete model therefore took the form:

$$CI_{k,y} = \beta_s + FC_k + FC_k^2 + TD_k + TD_k^2 + BA_k + BA_k^2 + Y_y \quad (5)$$

371 All the variables were scaled to mean = 0 and SD = 1 to allow the comparison of the
372 magnitude of coefficients and the interpretation of fixed effects in the presence of quadratic
373 terms (Schiegg, 2010).

374 Starting from this structure, we derived four candidate models to test the effect of our
375 parameter of interest, FC, on bird community composition:

- 376 - the full model (equation 5)
- 377 - a model excluding the quadratic component of forest composition FC²
- 378 - a model excluding FC and FC²
- 379 - a model including only the year effect as a null alternative implying no effect of the
380 habitat on bird communities.

381 Note that the variables that refer to forest structure (TD and BA) and their quadratic effects
382 were retained in all models except the last one, as they were considered here as corrective
383 factors whose interpretation is beyond the scope of the present study.

384

385 We fitted models using Maximum Likelihood as recommended when the fixed-effect
386 structure varies across candidate models (Bolker *et al.*, 2008), and selected models using
387 Akaike's Information Criterion corrected for small samples (AICc, Burnham & Anderson,
388 2002). The model with the lowest AICc value was considered as the best one; when two
389 models differed by less than 2 AICc units, we conserved the most parsimonious one. We
390 considered only relative measures of model performance as provided by the AICc, as no
391 accurate measure of fit exists for mixed models (Orellien & Edwards, 2008).

392

393 Beyond the stand-level clustering of points, two neighbouring bird communities are more
394 likely to be similar than two distant ones, generating spatial autocorrelation that may blur the
395 estimation of model effects (Legendre, 1993; Dormann *et al.*, 2007). We therefore tested for

spatial autocorrelation in both the response variables and model residuals using Moran's correlograms (Legendre & Legendre, 1998).

RESULTS

Food availability and phenology

As expected, conifer-dominated stands held significantly fewer caterpillars than deciduous-dominated ones (as estimated from the weight of caterpillar droppings per tree, Fig. 4, analysis of covariance: $F_{2,156} = 15.7$, $p < 0.0001$). The total droppings weight produced in the mixed stand was intermediate between the two extremes (Fig. 4), indicating that the co-occurrence of tree species in itself did not strongly affect caterpillar availability. Bud break occurred on average 23 days later ($\pm 0.62SE$) in Pines than in Oaks (Fig. 5, $F_{1,90} = 1451.36$, $p < 0.0001$).

Composition of bird communities

A total of 40 bird species were recorded during the two years of the survey, covering a continuous gradient from conifer to deciduous specialist species (Fig. 6). The best model departed by more than two AICc units from the null or the structure-only model for all indices tested (Tab.1). Additionally, the magnitude of the model coefficient related to forest composition was in all cases superior to that of habitat structure, indicating a strong effect of forest composition (Tab. 2). Because composition was unrelated to both proportion of free ground ($R^2 = 0.06$, $N = 63$) and mean basal area ($R^2 = 0.05$, $N = 63$), possible confounding effect of any of the two latter parameters on the former can reasonably be ruled out.

The taxonomic diversity of communities varied non-linearly along the composition gradient (Tab. 2), being lower below c. 40% of deciduous trees, then stabilizing or even slightly decreasing in pure deciduous habitats (Fig. 7). Consistently with our predictions, the proportion of early-breeding species within bird communities decreased with that of conifer in the stand (Fig. 8a). The average laying period of both pine and deciduous-related bird communities roughly corresponded to bud breaking periods (Fig. 5); note that no quantitative test relate laying and caterpillar peak dates due to the imprecision of the qualitative breeding data available. The two productivity indices (CBI and CEI) increased with the proportion of deciduous trees in the habitat (Fig. 8b and 8c), showing that bird species that rely on deciduous-dominated habitats are on average more productive than conifer-related species (irrespective from the intra-specific variation of breeding success, which was not measured here).

Despite some community variables were autocorrelated to some extent, the modelling process removed most of this spatial variation (Appendix 3); we therefore did not consider any further correction.

DISCUSSION

Variations of taxonomic diversity

Bird communities were most diverse in the half of the gradient dominated by deciduous trees, consistently with the prediction that species co-occurrence is favoured where high food availability reduces interspecific competition. However, the non-linear shape of the relationship between bird taxonomic diversity and tree composition also suggests that food

availability does not limit bird diversity in deciduous dominated stands (although finer data would be required to identify any threshold).

Obviously, factors unrelated to food availability may also contribute to this pattern. In particular, deciduous stands are richer in microhabitats and have more complex undergrowth vegetation structures than conifer ones (Vuidot *et al.*, 2011). Therefore, both microhabitat and food availabilities are expected to increase taxonomic diversity towards deciduous stands, acknowledging that few conifer specialists, which could increase diversity in conifer stands and decrease it in deciduous ones, occur within our dataset (mainly *Periparus ater* and *Lophophanes cristatus*, the one being marginally represented and the other occurring even in deciduous-dominated stands). However, differences in microhabitat availability according to stand composition (if any in our sampling sites) would hardly explain the results found on breeding phenology and productivity, or the quadratic variation of the taxonomic diversity along this gradient. This quadratic relationship may either reflect the occurrence of mixed-forest specialist species and/or monotonic but non-linear response of bird species to stand composition. The former hypothesis is not supported by previous works on similar bird communities and habitat gradients (Donald *et al.*, 1998; Archaux & Bakkaus, 2007), and appeared unlikely during data exploration as the densities of most species varied monotonically with forest composition. Therefore, the hypothesis of a non-linear response of bird species to tree mixture appears more credible given our data. Among the processes which could generate such response, territorial behaviours of breeding passerines (Newton, 1998) may contribute to a shift from resource-mediated to space-mediated (resource independent) limitations of densities along the forest gradient.

Various studies have demonstrated that a mismatch between the food resource peak and the period of nestlings growth negatively impacts breeding success (Thomas *et al.*, 2001; Stenseth & Mysterud, 2002; Visser *et al.*, 2006), and consequently that the matching between food and reproduction phenology is under strong selective pressure (Dias & Blondel, 1996; Thomas *et al.*, 2001). Consistently, habitat effects on laying dates have been demonstrated at the intraspecific level (Sanz, 1998). Our results further suggest that the habitat-mediated variations of caterpillar peak dates also impact the community average laying date, that is, the turnover of species independently from any individual responses. Hence, fine-grained phenological changes related with habitat composition may constrain the start of birds' reproduction enough to impact species segregation beyond individual plasticity. Accordingly, the taxonomic diversity of bird communities is highest where successive food peaks allow the co occurrence of early and late breeders.

A three-weeks lag between deciduous and conifer leafings, as exhibited by our data, is too short for double brooded species to benefit from the two consecutive food peaks in mixed stands as we initially predicted. Instead, the linear increase of average brood number towards deciduous-dominated stands suggests that caterpillar abundance and production is high enough therein to sustain birds' reproduction for a longer period than in conifers. Therefore, the diversity and productivity of bird communities may be enhanced in deciduous stands because longer period of high food availability than in conifers allows not only the presence of both early and late breeders, but also favours multiple brooded species.

Higher average brood size in richer habitats is consistent with theoretical predictions and with evidence that food availability is a primary determinant of brood size (Cody, 1966; Moller, 1991; Crick *et al.*, 1993; but see Bohning-Gaese *et al.*, 2000; Murphy, 2000), and with

intraspecific-level studies which showed increased brood size in deciduous forests compared with conifer ones (Sanz, 1998). Our results show similar patterns at the interspecific level, suggesting that birds select their breeding habitat according to whether food resource is likely to match their average clutch size, and thus optimize their expected reproductive output (Cody, 1966). Hence, forest composition, through food availability, seems to contribute to the productivity of bird communities not only due to individual birds' reproductive success, but also due to the segregation of reproductive strategies (and particularly optimum brood sizes) through species turnover.

Our results are only drawn from the community-level aggregation of species' traits, which reflect how the species-level component of functional traits impacts the turnover of community composition (Lepš *et al.*, 2011). However, intraspecific variations in quantitative traits often have a strong influence on community level functional responses to environmental gradients (Albert *et al.*, 2010; De Bello *et al.*, 2010). Although this component is hardly accessible through bird count data, some hypotheses can be drawn about the extent to which they are likely to impact our results. Breeding birds may trade off brood size and brood numbers against food availability within their territory to maximize the likelihood of survival of their offspring (Cody, 1966; Moller, 1991), which would accentuate the lower productivity in low quality habitats, such as conifer stands. Alternatively, density-dependent effects on birds' productivity in high quality habitats may buffer the increase of mean productivity in deciduous-dominated stands (density dependent clutch sizes were reported for several European passerines including one of the most abundant in our data set, *Parus major* Newton, 1998). Habitat-mediated variations of the mean productivity may also be partially buffered if individuals can rely on alternative food resources either from the soil or the understorey vegetation in poor quality habitats. However, in both cases, intraspecific variations of brood

size in response to habitat quality are more likely to impact the magnitude of the patterns that we observed relying on species-level averages rather than qualitatively change the responses.

Other contextual adjustments of breeding dates could impact the average community phenology according to local variations in the occurrence of food peaks. First, the lag between deciduous and conifer leafings, which are used by passerines as cues for the initiation of their reproduction (Nilsson & Källander, 2006) is likely to change locally or annually in response to abiotic factors (or to the particular deciduous and conifer species locally present). The response of community phenology to habitat composition may depend on whether phenotypic plasticity allows individual birds to track such local or temporal variations. Second, the local availability of alternative insect food resource that do not rely on the phenology of the main vegetation, or the presence of undergrowth vegetation with leafing phenology unrelated to that of the main strata, may affect individual birds' start of reproduction.

Therefore, intraspecific adjustments can either buffer or steepen habitat-mediated variations of the average community phenology, according to the availability of alternative preys independent from the main vegetation phenology and to the composition of the vegetation itself. Note that, while intraspecific variations would require explicit quantification in the target of evaluating the overall effects of habitat variations on bird communities, our results show that they do not overwhelm the turnover of traits and species along the habitat composition gradient studied.

Crossing the functional turnover of communities and variations in resource availability and phenology along gradients of habitats bring insights on the processes by which communities assemble in such fine grained heterogeneities and is therefore a supplementary step towards

observational surrogate indicators to processes that can not be directly tested. In that respect, our results show that variations of food resource availability along a fine-grained habitat composition gradient explain the functional composition of bird communities without necessarily implying individual responses. Local-scale changes in forest composition due to management strategies could therefore impact community assembly, by favouring early or late breeding species, influencing community average productivity or predation intensity on herbivorous insect populations. Fixed average traits provide of course only coarse information on the actual functional processes that occur within a particular community, whose assessment require accounting for an intraspecific component for which long-term individual monitoring (e.g. through nestbox devices) is necessary, albeit costly. However, the use of fixed average traits has the interest of providing information based on large-scale, evolutionary determined traits which can reasonably ground predictions on changes of the functional composition of communities following a directional change in habitat composition.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank the Office National des Forêts for their collaboration in the process of stand selection. Hilaire Martin performed the GIS work and extensively contributed to field measurements. Thomas Pérot and Anne Villemey participated to bird sampling. This work was partly supported by grant No. 200800033784 from the Région Centre.

REFERENCES

- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P. & Lavorel, S. (2010) Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, **98**, 604-613.
- Allredge, M. W., Simons, T. R. & Pollock, K. H. (2007) Factors affecting aural detections of songbirds. *Ecological Applications*, **17**, 948-955.
- Archaux, F. & Bakkaus, N. (2007) Relative impact of land structure, tree composition and climate on mountain bird communities. *Forest Ecology and Management*, **247**, 72-79.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A. & Monros, J. S. (2004) Relationship between chick diet and breeding performance of Great Tits in a caterpillar-poor environment. *Insect and Bird Interactions* (ed. by H.F. Van Emden & M. Rothschild), pp 233-238. Intercept, Cambridge.
- Barbaro, L., Pontcharraud, L. & Vétillard, F. (2005) Comparative responses of bird, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience*, **12**, 110-121.
- Bohning-Gaese, K., Halbe, B., Lemoine, N. & Oberrath, R. (2000) Factors influencing the dutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds. *Evolutionary Ecology Research*, **2**, 823-839.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. & White, J. S. S. (2008) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 127-135.
- 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.

595 Brändle, M. & Brandl, R. (2006) Is the composition of phytophagous insects and parasitic
 596 fungi among trees predictable? *Oikos*, **113**, 296-304.

597 Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L. & Thomas, L.
 598 (2001) *Introduction to Distance Sampling. Estimating abundance of biological*
 599 *populations*, edn. Oxford University Press, Oxford.

600 Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a*
 601 *practical information-theoretic approach. 2nd edition*, edn. Springer-Verlag,
 602 Heidelberg.

603 Cody, M. L. (1966) A general theory of clutch size. *Evolution*, **20**, 174-184.

604 Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (1977) *Handbook of the Birds of the Western Palearctic*. pp
 605 4898. Oxford University Press.

606 Crick, H. Q. P., Gibbons, D. W. & Magrath, R. D. (1993) SEASONAL-CHANGES IN
 607 CLUTCH SIZE IN BRITISH BIRDS. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 263-273.

608 De Bello, F., Lavorel, S., Albert, C. H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., Janeček, Š. &
 609 Lepš, J. (2010) Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for
 610 functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 163-174.

611 Dias, P. C. & Blondel, J. (1996) Breeding time, food supply and fitness components of Blue
 612 Tits *Parus caeruleus* in Mediterranean habitats. *Ibis*, **138**, 644-649.

613 Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A.,
 614 Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo,
 615 S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy,
 616 N., Pérez-Rontomé, M. C., Shirvany, F. A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-
 617 Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., De Torres-Espuny,
 618 L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-
 619 Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-

620 Salvador, P. & Zak, M. R. (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence
 621 from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295-304.

622 Donald, P. F., Fuller, R. J., Evans, A. D. & Gough, S. J. (1998) Effects of forest management
 623 and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and
 624 coniferous trees in western England. *Biological Conservation*, **85**, 183-197.

625 Dormann, C. F., Mcpherson, J. M., Araùjo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies,
 626 R. G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W. D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.
 627 R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. & Wilson, R. (2007) Methods to account
 628 for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review.
 629 *Ecography*, **30**, 609-628.

630 Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J. & Fritz, O. Replacing coniferous monocultures with
 631 mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest
 632 biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, **260**, 939-947.

633 Forêts, O. N. D. (1997) Manuel de référence n°12 pour les observations phénologiques.
 634 Placettes de niveau 1. Première version. pp 20.

635 Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S.,
 636 Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Doležal, J. Ě., Eriksson, O., Freitas, H., Golodets,
 637 C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepä, J., Meier, T., Pakeman, R.,
 638 Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quétier, F., Robson, M., Sternberg, M.,
 639 Theau, J.-P., Thiebaut, A. L. & Zarovali, M. (2009) Leaf traits capture the effects of
 640 land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe.
 641 *Ecology*, **90**, 598-611.

642 Garnier, E., Cortez, J., Billard, S. G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G. R.,
 643 Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. (2004) PLANT

644 FUNCTIONAL MARKERS CAPTURE ECOSYSTEM PROPERTIES DURING
645 SECONDARY SUCCESSION. *Ecology*, **85**, 2630-2637.

646 Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel,
647 C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer,
648 M., Lehsten, V., Lep  j, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis,
649 V. P., Queded, H., Qu  Tier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C.,
650 Sternberg, M., Theau, J.-P., Th  Bault, A. L., Vile, D. & Zarovali, M. P. (2007)
651 Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and
652 Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons
653 from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany*, **99**, 967-985.

654 Gienapp, P. & Visser, M. E. (2006) Possible fitness consequences of experimentally advanced
655 laying dates in Great Tits: differences between populations in different habitats.
656 *Functional Ecology*, **20**, 180-185.

657 Grime, J. P. (1998) Benefits of Plant Diversity to Ecosystems: Immediate, Filter and Founder
658 Effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902-910.

659 Hurlbert, A. H. (2004) Species-energy relationships and habitat complexity in bird
660 communities. *Ecology Letters*, **7**, 714-720.

661 Jactel, H. & Brockerhoff, E. G. (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects.
662 *Ecology Letters*, **10**, 835-848.

663 Keddy, P. A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community
664 ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.

665 Kennedy, C. E. J. & Southwood, T. R. E. (1984) The number of species of insects associated
666 with British trees: a re-analysis. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 455-478.

667 Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and
668 ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*,
669 **16**, 545-556.

670 Lebourgeois, F., Pierrat, J.-C., Godfroy, P., Ulrich, E., Cecchini, S. & Lanier, M. (2006)
671 Phénologie des peuplements du réseau RENECOFOR: variabilité entre espèces et
672 dans l'espace, et déterminisme climatique. *RDV techniques de l'ONF*, **13**, 23-26.

673 Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-
674 1673.

675 Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology. 2nd English edition.* , edn. Elsevier
676 Science BV, Amsterdam.

677 Lepš, J., De Bello, F., Šmilauer, P. & Doležal, J. (2011) Community trait response to
678 environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects.
679 *Ecography*, no-no.

680 Mackenzie, D. I., Bailey, L. L. & Nichols, J. D. (2004) Investigating species co-occurrence
681 patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 546-
682 555.

683 Mackenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L. & Hines, J. E.
684 (2005) *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of*
685 *Species Occurrence*, edn. Elsevier, San Diego.

686 Mc Gill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community
687 ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178-185.

688 Moller, A. P. (1991) CLUTCH SIZE, NEST PREDATION, AND DISTRIBUTION OF
689 AVIAN UNEQUAL COMPETITORS IN A PATCHY ENVIRONMENT. *Ecology*,
690 **72**, 1336-1349.

691 Mouillot, D., Mason, N. W. H. & Wilson, J. B. (2007) Is the abundance of species determined
692 by their functional traits? A new method with a test using plant communities.
693 *Oecologia*, **152**, 729-737.

694 Murphy, M. T. (2000) Evolution of clutch size in the Eastern Kingbird: Tests of alternative
695 hypotheses. *Ecological Monographs*, **70**, 1-20.

696 National, I. F. (2004) Règles des levés. Instructions spéciales (3ème cycle d'inventaire).

697 Neteler, M. & Mitasova, H. (2008) *Open Source GIS A GRASS GIS Approach 3rd ed.* , edn.
698 Springer, New York.

699 Newton, I. (1998) *Population limitation in birds*, edn. Elsevier Academic Press, London.

700 Nilsson, J. A. & Källander, H. (2006) Leafing phenology and timing of egg laying in great tits
701 *Parus major* and blue tits *P. caeruleus*. *Journal of Avian Biology*, **37**, 357-363.

702 Orelie, J. G. & Edwards, L. (2008) Fixed-effect variable selection in linear mixed models
703 using R2 statistics. *Computational statistics & data analysis*, **52**, 1896-1907.

704 Peet, R. K. (1974) The measurement of species diversity. . *Annual Reviews of Ecology and*
705 *Systematics.*, **5**, 285-307.

706 Perrins, C. M. (1991) Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, **133 (suppl.1)**, 49-54.

707 Sanz, J. J. (1998) Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great
708 Tits. *Auk*, **115**, 1034-1051.

709 Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients.
710 *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 103-113.

711 Southwood, T. R. E., Moran, V. C. & Kennedy, C. E. J. (1982) The richness, abundance and
712 biomass of the Arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology*, **51**, 635-
713 649.

714 Stenseth, N. C. & Mysterud, A. (2002) Climate, changing phenology, and other life history
715 traits: Nonlinearity and match–mismatch to the environment. *Proceedings of the*
716 *National Academy of Science*, **99**, 13379–13381.

717 Thomas, D. W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M. & Speakman, J. R. (2001) Energetic
718 and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding
719 birds. *Science*, **291**, 2598-2599.

720 Thomas, L., Buckland, S. T., Burnham, K. P., Anderson, D. R., Laake, J. L., Borchers, D. L.
721 & Strindberg, S. (2002) Distance sampling. *Encyclopedia of Environmetrics* (ed. by
722 A.H. El-Shaarawi & W.W. Piegorsch), pp 544-552. John Wiley & Sons, Chichester.

723 Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L.,
724 Bishop, J. R. B., Marques, T. A. & Burnham, K. K. (2010) Distance software: design
725 and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of*
726 *Applied Ecology*, **47**, 5-14.

727 Van Balen, J. H. (1973) A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus*
728 major in different habitats. *Ardea*, **61**.

729 Verschuyt, J. P., Hansen, A. J., Mcwethy, D. B., Sallabanks, R. & Hutto, R. L. (2008) Is the
730 effect of forest structure on bird diversity modified by forest productivity? *Ecological*
731 *Applications*, **18**, 1155-1170.

732 Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E.
733 (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.

734 Visser, M. E., Holleman, L. J. M. & Gienapp, P. (2006) Shifts in caterpillar biomass
735 phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an
736 insectivorous bird. *Oecologia*, **147**, 164-172.

- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F. & Gosselin, F. (2011) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats in France. . *Biological Conservation*, **144**, 441-450.
- White, T. C. R. (2008) The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews*, **83**, 227-248.
- Wratten, S. D., Goddard, P. & Edwards, P. J. (1981) British Trees and Insects: The Role of Palatability. . *The American Naturalist*, **118**, 916-919.
- Zandt, H. S. S. (1994) A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillars in trees. *Oecologia*, **97**, 399-406.
- Zandt, H. S. S., Strijkstra, A. M., Blondel, J. & Van Balen, J. H. (1990) Two Mediterranean Blue Tits populations: are differences in the timing of breeding associated with caterpillar availability? *Population biology of passerine birds* (ed. by J. Blondel). Springer-Verlag, Berlin.

762 **TABLES**

763

764 **Table 1.** Results of model selection for each community-level response variable considered (all models: N = 126). Explanatory variables are a
 765 year effect (Y), stand structure variables (S: total tree basal area and proportion of free ground, with quadratic terms), and stand composition (C:
 766 proportion of area occupied by oaks with respect to total tree area as estimated from remote sensing data). Δ refers to the difference between the
 767 AICc of model i and the minimum AICc within the model set. Retained models are indicated in bold.

768

769

770

771

772

model structure	K	Shannon		phenology index		number broods		number eggs	
		AICc	Δ	AICc	Δ	AICc	Δ	AICc	Δ
Y	2	-22.54	16.86	-6.70	4.68	-225.66	11.46	216.90	2.22
Y + S	6	-23.80	15.60	-1.74	9.64	-227.13	9.99	223.71	9.03
Y + S + C	7	-37.08	2.31	-11.38	0.00	-236.87	0.25	214.68	0.00
Y + S + C + C ²	8	-39.40	0.00	-9.94	1.44	-237.12	0.00	216.93	2.25

773 **Table 2.** Parameter estimates and associated standard errors retained from the model selection process. All explanatory variables are standardized
774 to mean = 0 and SD = 1. Total number of observations = 126. All models include a random "plot" effect to account for point clustering (3 points
775 per plot).

776

777

778

779

780

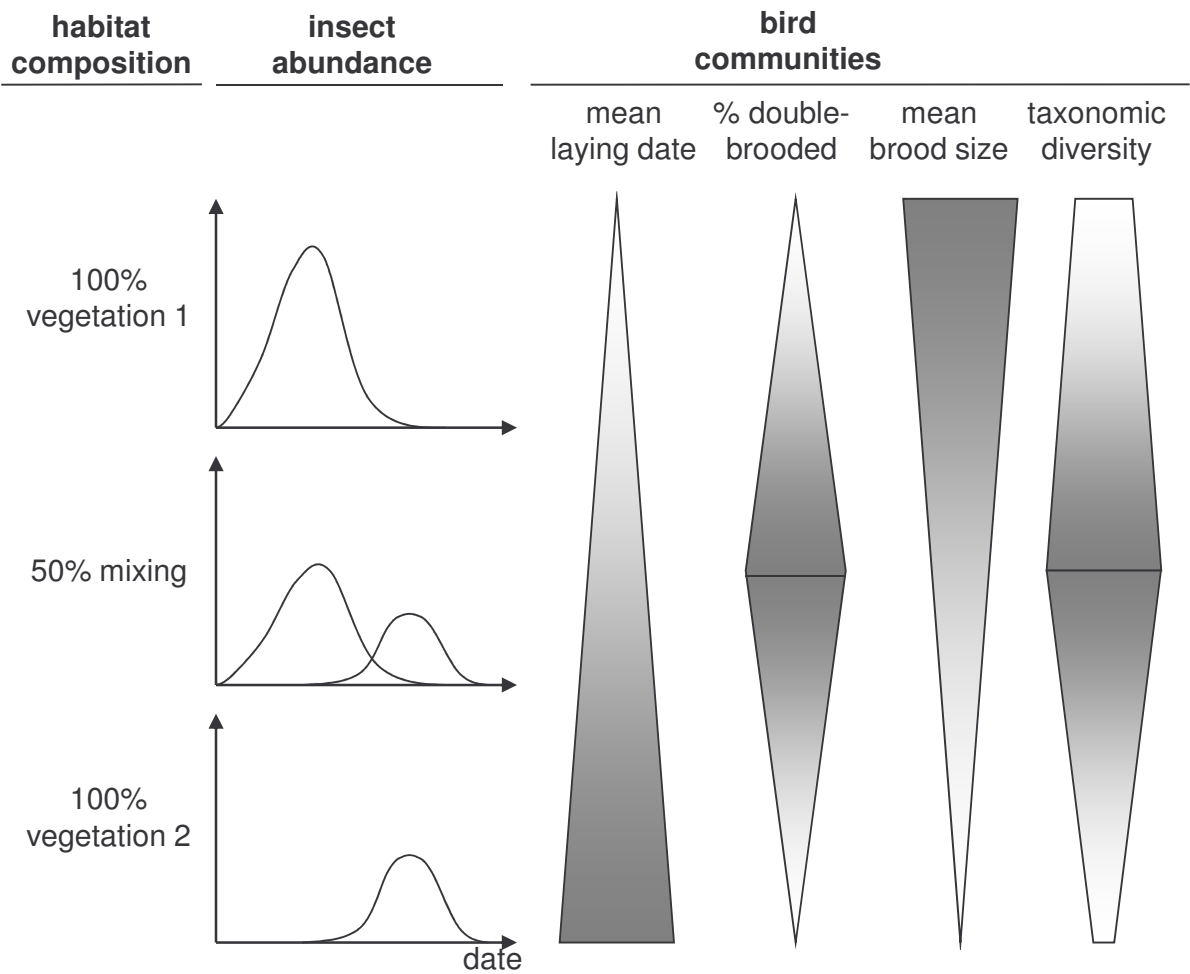
781

782

783

response	ground surface (proportion vs total surface)			basal area (sum all species mixed, m ² /ha)			composition (% surface oaks vs other species)			year effect	
	linear	quadratic	DF	linear	quadratic	DF	linear	quadratic	DF	linear	DF
shannon	0.04,0.04	-0.01,0.01	100	0.02,0.02	-0.02,0.02	18	0.09,0.02	-0.06,0.02	100	-0.13,0.02	100
phenological index	-0.03,0.04	0.00,0.01	101	0.05,0.03	-0.02,0.02	18	-0.09,0.03	-	-	0.03,0.02	101
broods number	0.03,0.02	-0.01,0.00	101	0.00,0.01	0.01,0.01	18	0.03,0.01	-	101	-0.03,0.01	101
eggs number	-0.02,0.01	-0.01,0.02	101	0.02,0.01	0.01,0.05	18	0.21,0.06	-	101	-0.02,0.05	101

785



786

787 **Figure 1.** Taxonomic and functional gradients in the composition of bird communities along a
788 habitat gradient affecting the abundance and phenology of food resources.

789

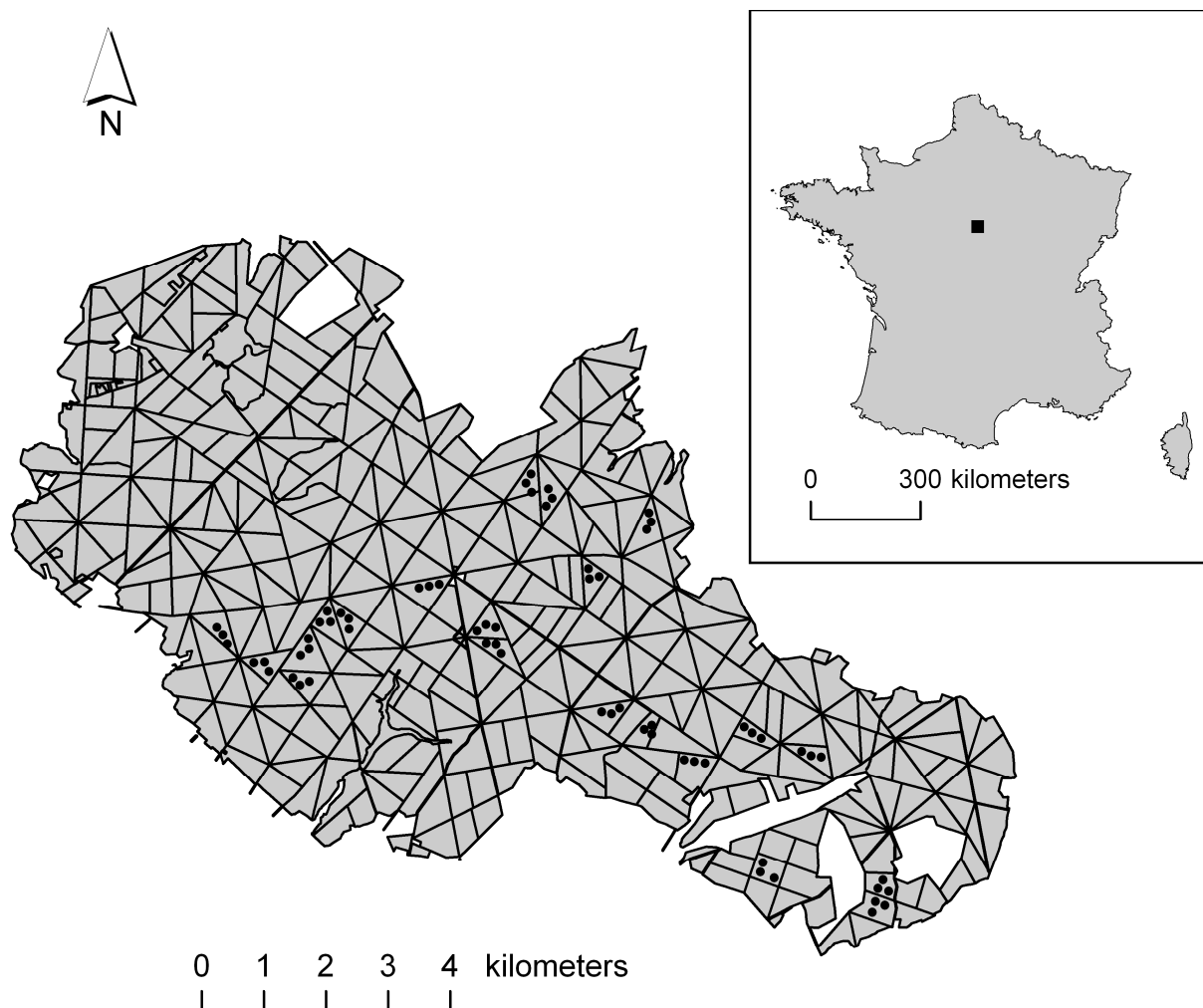


Figure 2. Location of the study area and spatial distribution of the point counts.

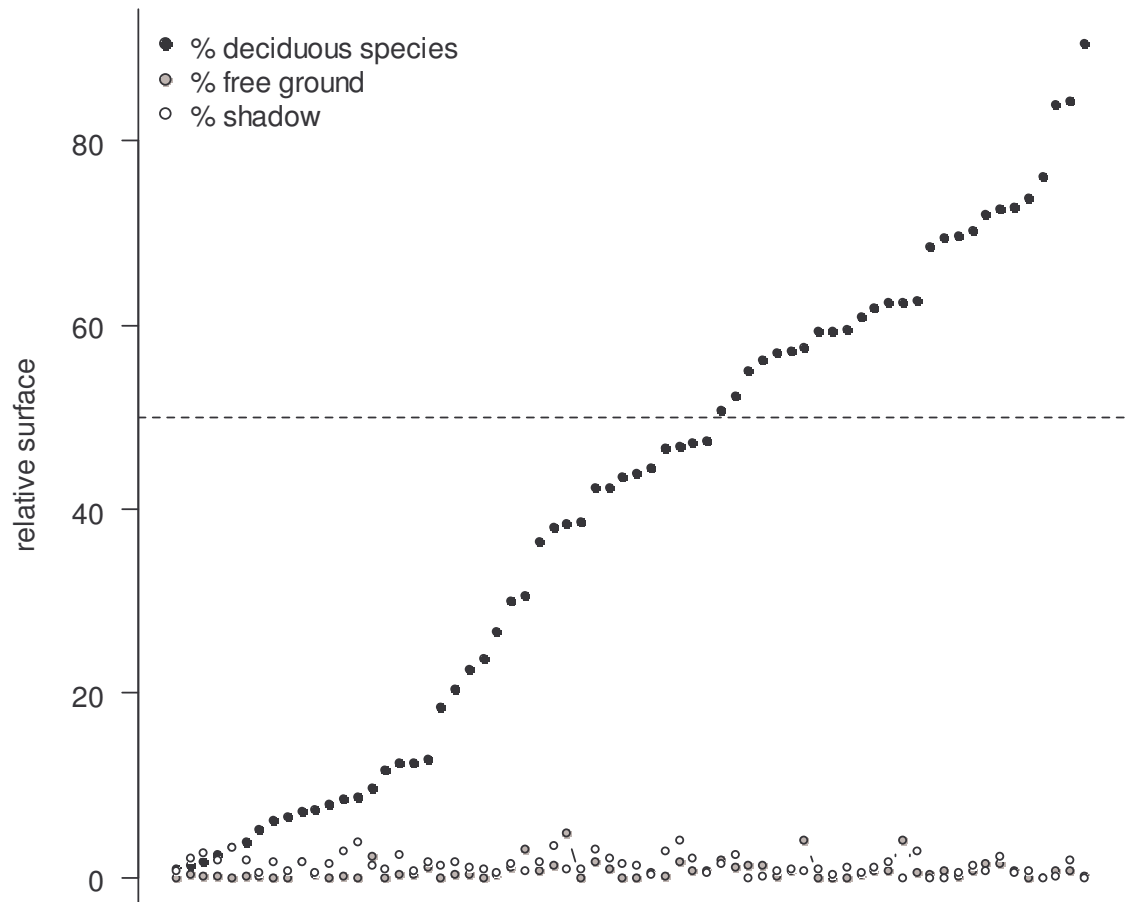


Figure 3. Distribution of point counts (x axis in arbitrary units) along gradients of forest composition (expressed in proportion of area occupied by deciduous species against total tree surface within a 70-meters radius) and of proportion of free ground (within 70m). The proportion of shadow within 70m is also given as an indication of the error in the estimation of tree surfaces resulting from the interpretation of aerial photographs.

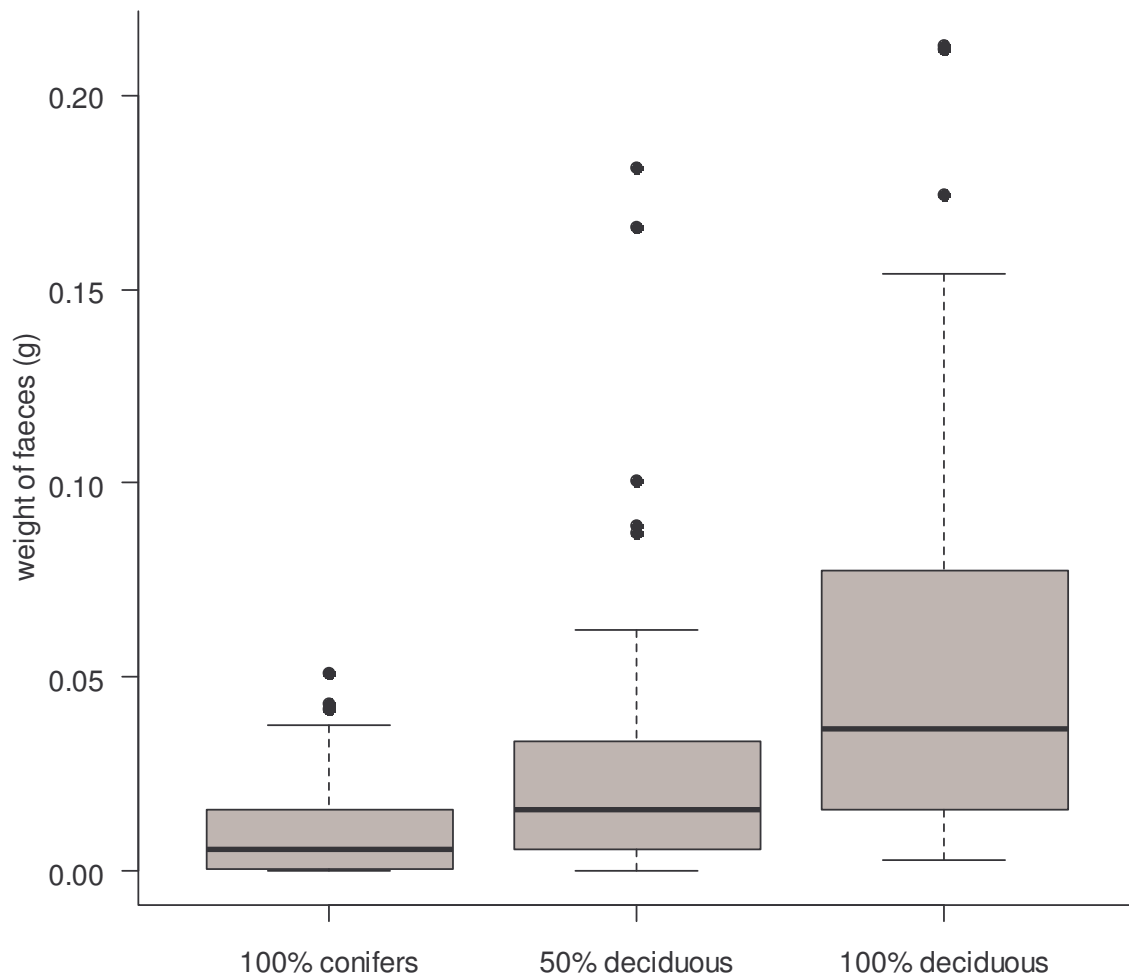
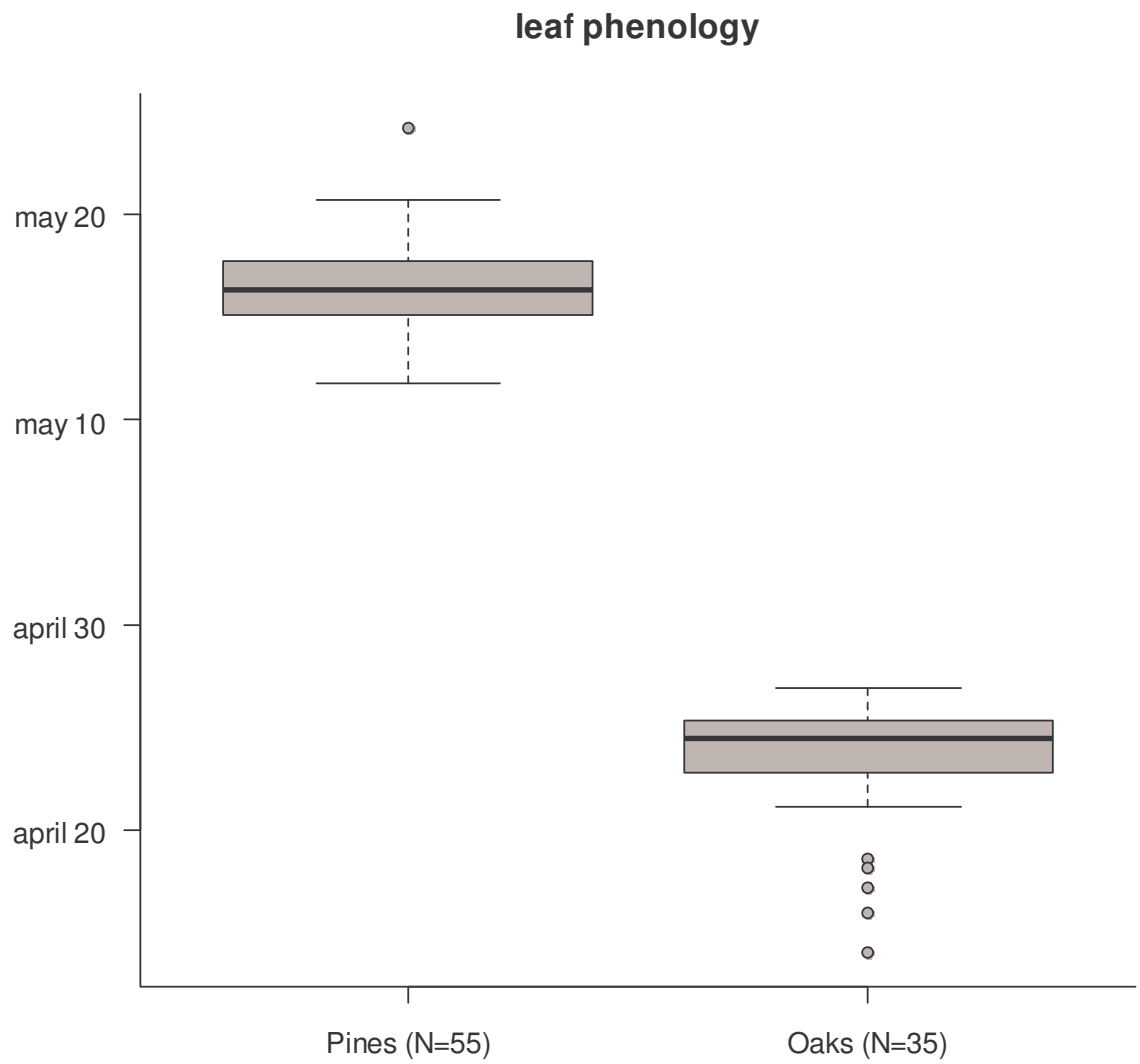


Figure 4. Mean weight of caterpillar faeces per 0.25m² at three levels of a forest composition gradient ranging from pure conifer to pure deciduous stands. Weights are obtained from four Oak or Pine trees at the two extremes of the gradient, and from four Oak and four Pine trees at the mixed composition level. Each tree was sampled 11 times between April 30 and June 3.

813



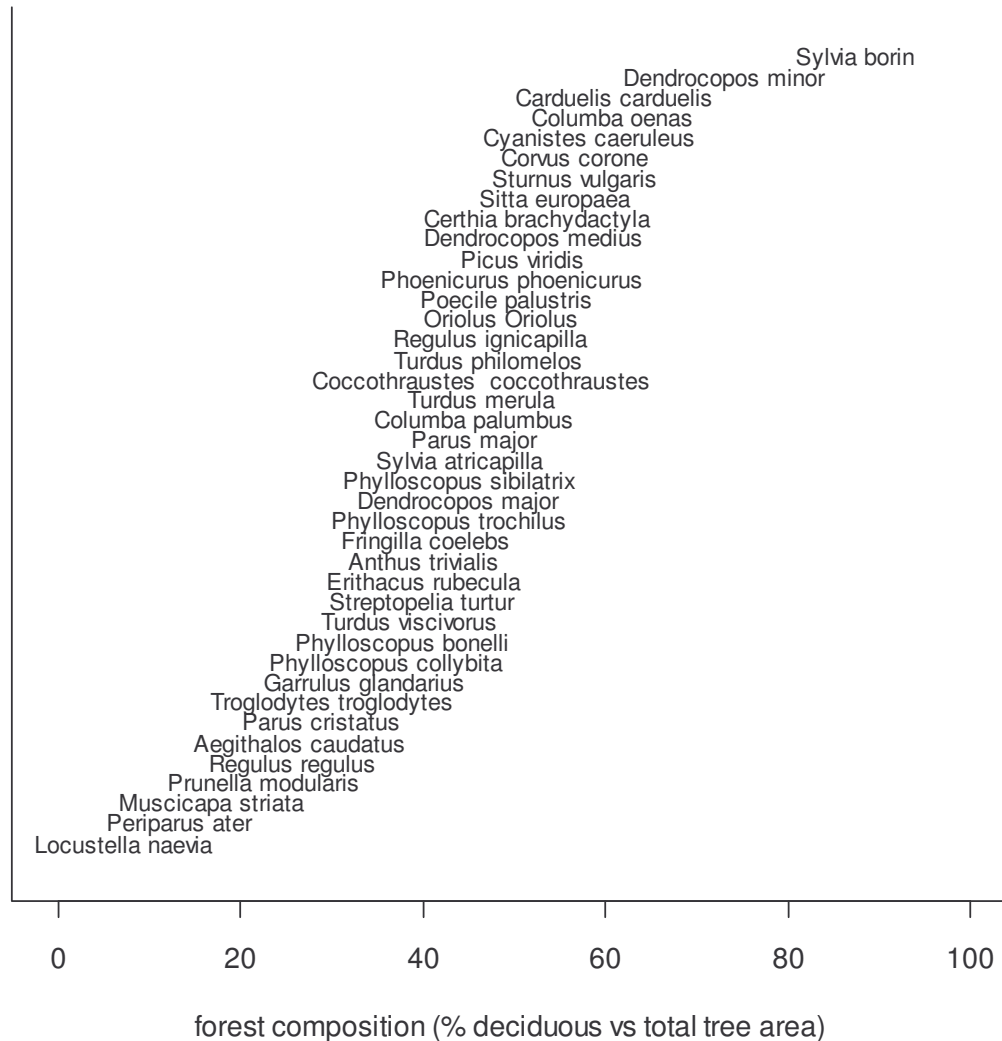
814

815 **Figure 5.** Leafing phenology of Scots Pines *Pinus sylvestris*, and Oaks *Quercus*

816 *petraea/robur*) in 2010. Boxes represent the temporal distribution of bud breaks in year 2010

817 (see main text for methodological details).

818



819

820 **FIGURE 6.** Barycentres of bird species' abundances (N=40, y axis in arbitrary units) along a
 821 gradient of forest composition (expressed as the proportion of total tree area occupied by
 822 deciduous trees within a 70-m radius).

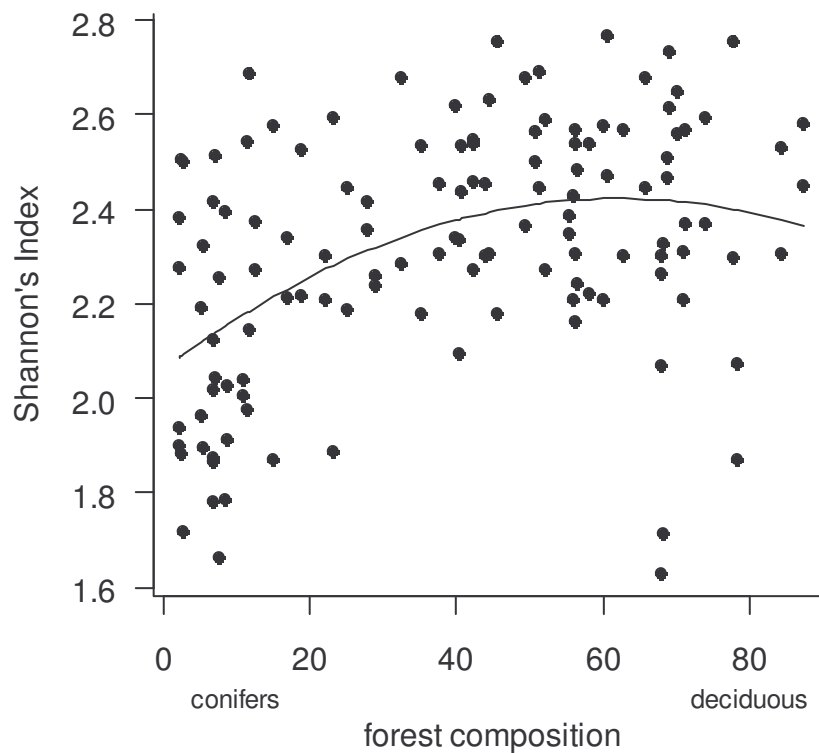


Figure 7. Variations of bird communities' Shannon Index along a gradient of forest composition (expressed as the proportion of total tree area occupied by deciduous trees within a 70-m radius). N=126 communities. The plain line is fitted from a linear mixed model with a "plot" random effect to account for the spatial clustering of communities.

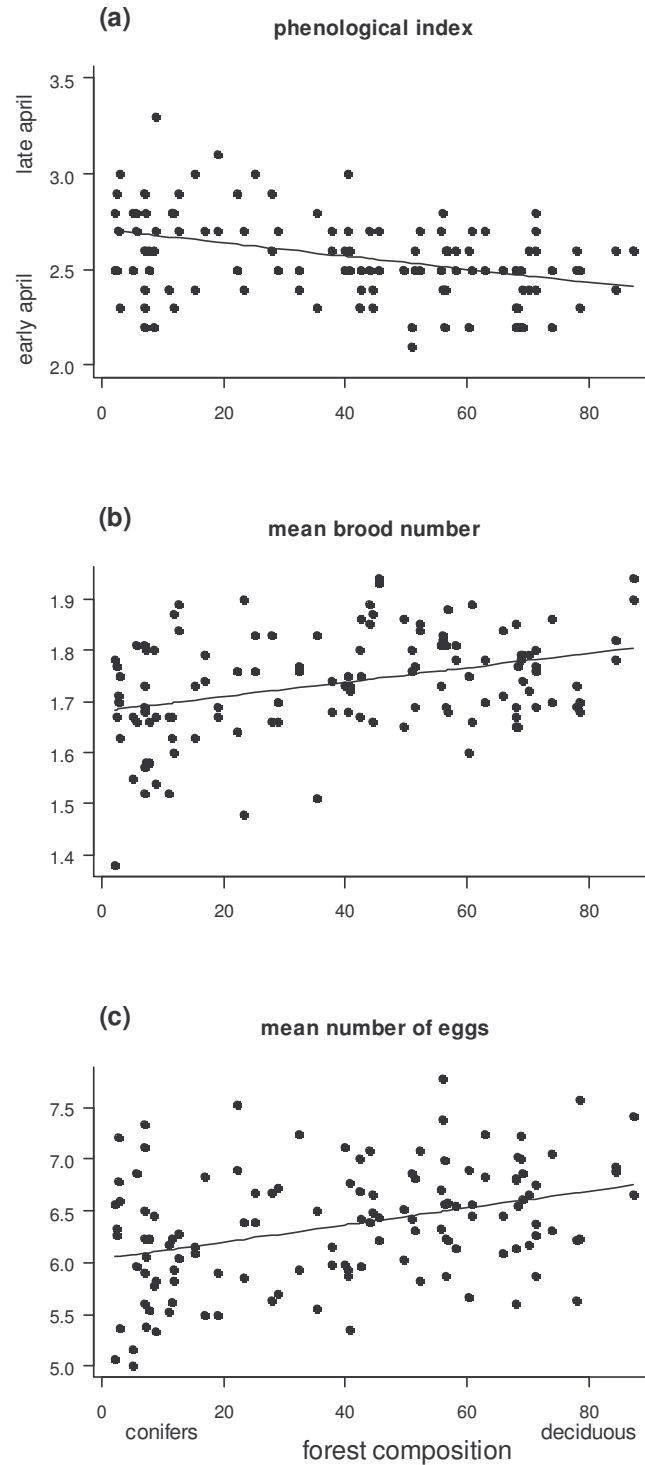


Figure 8. Variations of (a) average laying date, (b) mean brood number and (c) mean number of eggs per brood in bird communities along a gradient of forest composition (N = 126). All indices are weighted with species-level abundances. Plain lines are fitted from linear mixed models with a "plot" random effect to account for the spatial clustering of communities.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

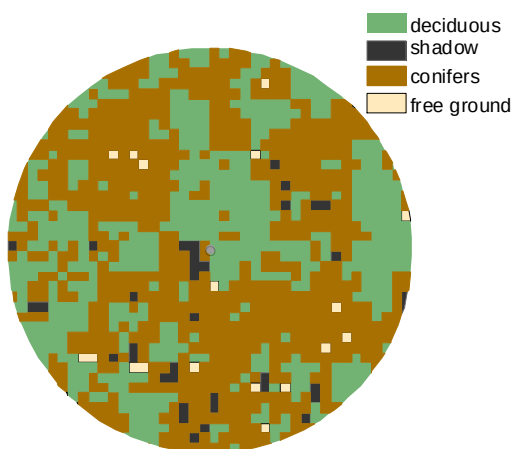
APPENDIX 1

(a & b) Example of remote-sensing interpretation of forest composition within a 70-meters buffer around a point count. The total area occupied by each category specified in (b) within the 70m buffer was acquired through an automated procedure relying on a calibration based on field estimations of basal areas. **(c)** Field design for tree basal area estimation and GIS calibration. Four circular plots were sampled at cardinal points around a location of reference indicated in red. The diameter of each individual tree falling within the specified interval limits was measured at 1.30m height following a standardized protocol (see reference in the main text). Four locations (16 plots) were sampled in each stand. **(d)** forest composition in the surroundings of trees monitored for leafing phenology. Five stands were selected, in which four plots of three trees were monitored (the number of trees eventually retained for the analyses in each plot is indicated).

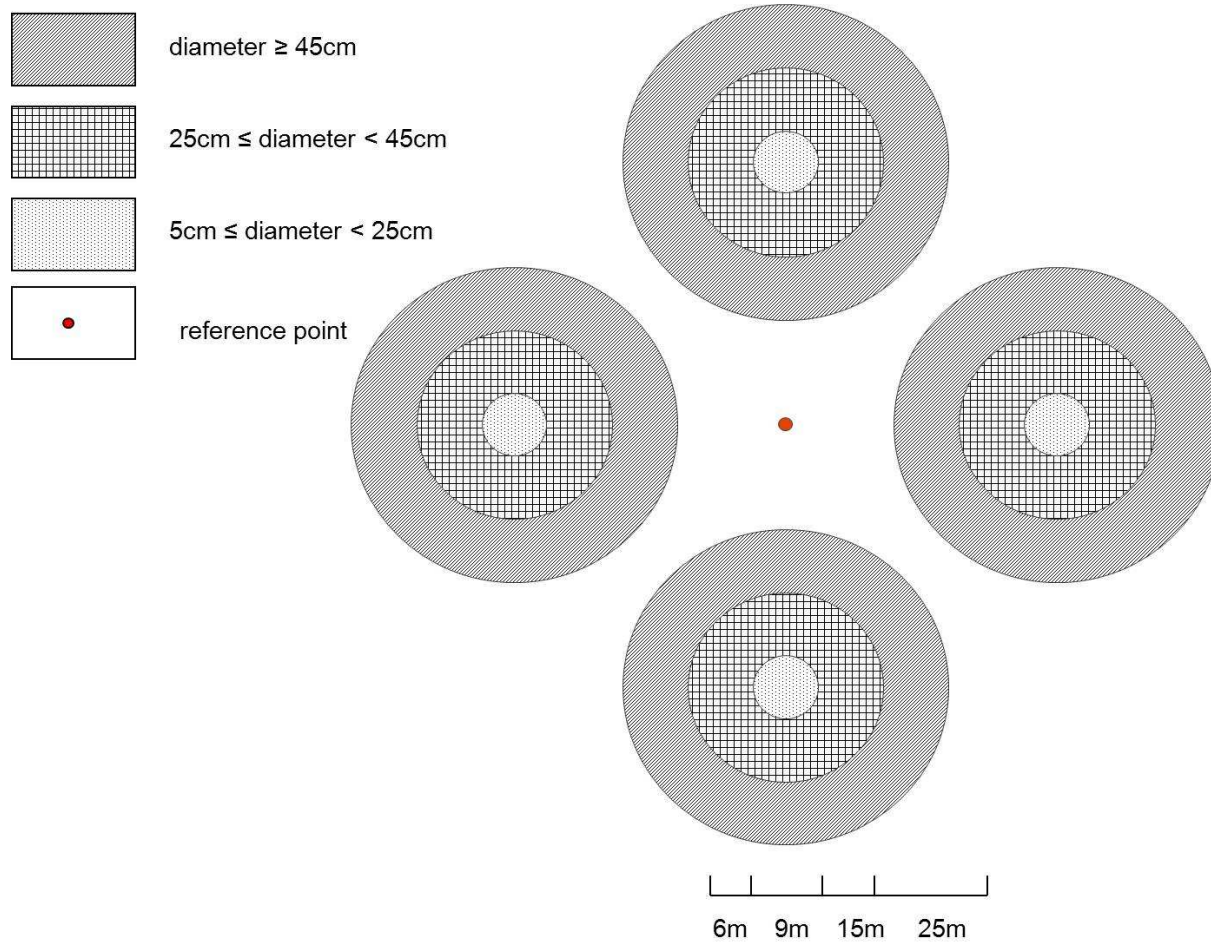
(a)



(b)



(c)



861 (d)

plot	stand	stand composition	number of	
			trees	
A1	A	1	6	
A2	A	2	6	
B1	B	7	4	
A3	A	10	5	
A4	A	15	6	
B2	B	19	5	
B3	B	47	3	
B4	B	49	5	
C1	C	65	6	
C2	C	70	5	
C3	C	87	4	
C4	C	96	3	
D1	D	99	5	
D2	D	100	1	
D3	D	100	4	
D4	D	100	4	

862

863

864

865

866

867

868

869

870

APPENDIX 2. List of the bird species per year and sampling event with their detection probabilities ("estimate"). The column "surrogate" gives the name of the species used as a surrogate when detection probability could not be estimated (sampling events were considered independently for assigning surrogates). "N" correspond to species for which an estimate could be obtained. "self surrogate" corresponds to species for which detection probability has been estimated at least once upon the six sampling events. "Average" corresponds to cases when no other species was sufficiently close to be assigned as a surrogate; in that case the average detection probability of the corresponding sampling event was used.

species	standard				
	year	event	estimate	error	surrogate
Accipiter nisus	2010	1	0.39	0.19	Average
Aegithalos caudatus	2010	1	0.17	0.06	Regulus regulus
Anthus trivialis	2010	1	0.44	0.21	N
Carduelis carduelis	2010	1	0.39	0.19	Average
Certhia brachydactyla	2010	1	0.29	0.07	N
Coccothraustes coccothraustes	2010	1	0.39	0.19	Average
Columba palustris	2010	1	0.54	0.10	self surrogate
Corvus corone	2010	1	0.39	0.19	Average
Cuculus canorus	2010	1	0.39	0.19	Average
Dendrocopos major	2010	1	0.64	0.21	N
Dendrocopos medius	2010	1	0.59	0.34	N
Dendrocopos minor	2010	1	0.64	0.21	Dendrocopos major
Erithacus rubecula	2010	1	0.35	0.21	N
Fringilla coelebs	2010	1	0.30	0.07	N
Garrulus glandarius	2010	1	0.39	0.19	Average
Periparus ater	2010	1	0.37	0.19	Parus major

Cyanistes caeruleus	2010	1	0.10	0.06	N
Lophophane cristatus	2010	1	0.24	0.06	N
Parus major	2010	1	0.37	0.19	N
Poecile palustris	2010	1	0.26	0.09	N
Phoenicurus phoenicurus	2010	1	0.55	0.13	self surrogate
Phylloscopus bonelli	2010	1	0.25	0.08	N
Phylloscopus collybita	2010	1	0.37	0.24	N
Phylloscopus trochilus	2010	1	0.57	0.22	self surrogate
Prunella modularis	2010	1	0.41	0.70	Troglodytes troglodytes
Regulus ignicapilla	2010	1	0.17	0.06	Regulus regulus
Regulus regulus	2010	1	0.17	0.06	N
Sitta europaea	2010	1	0.59	1.44	N
Sturnus vulgaris	2010	1	0.41	0.23	N
Sylvia atricapilla	2010	1	0.86	0.45	N
Troglodytes troglodytes	2010	1	0.41	0.70	N
Turdus merula	2010	1	0.39	0.19	Average
Turdus philomelos	2010	1	0.39	0.19	Average
Turdus viscivorus	2010	1	0.39	0.19	Average
AVERAGE	2010	1	0.39	0.19	N
Aegithalos caudatus	2010	2	0.25	0.17	Regulus regulus
Anthus trivialis	2010	2	0.67	0.39	N
Buteo buteo	2010	2	0.38	0.17	Average
Certhia brachydactyla	2010	2	0.19	0.04	N
Coccothraustes coccothraustes	2010	2	0.38	0.17	Average
Columba oenas	2010	2	0.32	0.13	Columba palustris
Columba palustris	2010	2	0.32	0.13	N
Corvus corone	2010	2	0.38	0.17	Average
Dendrocopos major	2010	2	0.64	0.19	N
Dendrocopos medius	2010	2	0.59	0.23	self surrogate
Erithacus rubecula	2010	2	0.52	0.17	N

<i>Ficedula hypoleuca</i>	2010	2	0.38	0.17 Average
<i>Fringilla coelebs</i>	2010	2	0.41	0.16 N
<i>Garrulus glandarius</i>	2010	2	0.38	0.17 Average
<i>Oriolus oriolus</i>	2010	2	0.38	0.17 Average
<i>Periparus ater</i>	2010	2	0.28	0.04 Parus major
<i>Cyanistes caeruleus</i>	2010	2	0.05	0.01 N
<i>Lophophane cristatus</i>	2010	2	0.39	0.13 N
<i>Parus major</i>	2010	2	0.28	0.04 N
<i>Poecile palustris</i>	2010	2	0.36	0.12 self surrogate
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	2010	2	0.46	0.28 N
<i>Phylloscopus bonelli</i>	2010	2	0.29	0.14 N
<i>Phylloscopus collybita</i>	2010	2	0.36	0.17 N
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2010	2	0.41	0.63 N
<i>Phylloscopus trochilus</i>	2010	2	0.41	0.16 N
<i>Picus viridis</i>	2010	2	0.38	0.17 Average
<i>Prunella modularis</i>	2010	2	0.50	3.18 Troglodytes troglodytes
<i>Regulus ignicapilla</i>	2010	2	0.25	0.17 Regulus regulus
<i>Regulus regulus</i>	2010	2	0.25	0.17 N
<i>Sitta europaea</i>	2010	2	0.49	0.09 self surrogate
<i>Streptopelia turtur</i>	2010	2	0.32	0.13 Columba palustris
<i>Sturnus vulgaris</i>	2010	2	0.12	0.43 N
<i>Sylvia atricapilla</i>	2010	2	0.49	0.16 N
<i>Troglodytes troglodytes</i>	2010	2	0.50	3.18 N
<i>Turdus merula</i>	2010	2	0.38	0.17 Average
<i>Turdus philomelos</i>	2010	2	0.38	0.17 Average
<i>Turdus viscivorus</i>	2010	2	0.38	0.17 Average
AVERAGE	2010	2	0.38	0.17 N
<i>Aegithalos caudatus</i>	2010	3	0.13	0.14 Regulus regulus
<i>Anthus trivialis</i>	2010	3	0.63	0.33 N
<i>Certhia brachydactyla</i>	2010	3	0.47	0.96 N

<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	2010	3	0.34	0.14	Average
<i>Columba palustris</i>	2010	3	0.39	0.18	N
<i>Corvus corone</i>	2010	3	0.34	0.14	Average
<i>Cuculus canorus</i>	2010	3	0.34	0.14	Average
<i>Dendrocopos major</i>	2010	3	0.54	0.16	N
<i>Dendrocopos medius</i>	2010	3	0.57	0.23	self surrogate
<i>Dendrocopos minor</i>	2010	3	0.54	0.16	<i>Dendrocopos major</i>
<i>Erithacus rubecula</i>	2010	3	0.38	0.12	N
<i>Fringilla coelebs</i>	2010	3	0.42	0.30	N
<i>Garrulus glandarius</i>	2010	3	0.34	0.14	Average
<i>Oriolus oriolus</i>	2010	3	0.34	0.14	Average
<i>Periparus ater</i>	2010	3	0.15	0.02	<i>Parus major</i>
<i>Cyanistes caeruleus</i>	2010	3	0.11	0.02	N
<i>Lophophanes cristatus</i>	2010	3	0.26	0.14	N
<i>Parus major</i>	2010	3	0.15	0.02	N
<i>Poecile palustris</i>	2010	3	0.35	0.11	self surrogate
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	2010	3	0.39	0.17	N
<i>Phylloscopus bonelli</i>	2010	3	0.25	0.06	N
<i>Phylloscopus collybita</i>	2010	3	0.31	0.06	N
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2010	3	0.35	0.36	N
<i>Phylloscopus trochilus</i>	2010	3	0.55	0.22	self surrogate
<i>Regulus ignicapilla</i>	2010	3	0.13	0.14	<i>Regulus regulus</i>
<i>Regulus regulus</i>	2010	3	0.13	0.14	N
<i>Sitta europaea</i>	2010	3	0.25	0.09	N
<i>Streptopelia turtur</i>	2010	3	0.39	0.18	<i>Columba palustris</i>
<i>Sturnus vulgaris</i>	2010	3	0.37	0.10	self surrogate
<i>Sylvia atricapilla</i>	2010	3	0.41	0.63	N
<i>Troglodytes troglodytes</i>	2010	3	0.49	1.08	N
<i>Turdus merula</i>	2010	3	0.34	0.14	Average
<i>Turdus philomelos</i>	2010	3	0.34	0.14	Average

<i>Turdus viscivorus</i>	2010	3	0.34	0.14	Average
AVERAGE	2010	3	0.34	0.14	N
<i>Anthus trivialis</i>	2011	1	1.00	0.46	N
<i>Buteo buteo</i>	2011	1	0.77	0.77	Average
<i>Certhia brachydactyla</i>	2011	1	0.72	0.23	N
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	2011	1	0.77	0.77	Average
<i>Columba palustris</i>	2011	1	1.00	0.47	N
<i>Corvus corone</i>	2011	1	0.77	0.77	Average
<i>Cuculus canorus</i>	2011	1	0.77	0.77	Average
<i>Dendrocopos major</i>	2011	1	1.00	0.41	N
<i>Dendrocopos medius</i>	2011	1	0.83	0.33	self surrogate
<i>Erithacus rubecula</i>	2011	1	1.00	0.67	N
<i>Fringilla coelebs</i>	2011	1	0.67	0.09	N
<i>Garrulus glandarius</i>	2011	1	0.77	0.77	Average
<i>Loxia curvirostra</i>	2011	1	0.77	0.77	Average
<i>Periparus ater</i>	2011	1	0.43	0.10	<i>Parus major</i>
<i>Cyanistes caeruleus</i>	2011	1	0.17	0.05	N
<i>Lophophanes cristatus</i>	2011	1	0.64	0.31	N
<i>Parus major</i>	2011	1	0.43	0.10	N
<i>Poecile palustris</i>	2011	1	0.28	0.17	N
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	2011	1	1.00	0.36	N
<i>Phylloscopus bonelli</i>	2011	1	0.93	0.28	N
<i>Phylloscopus collybita</i>	2011	1	0.59	0.15	N
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2011	1	0.82	0.29	N
<i>Phylloscopus trochilus</i>	2011	1	0.79	0.29	self surrogate
<i>Prunella modularis</i>	2011	1	1.00	0.27	<i>Troglodytes troglodytes</i>
<i>Regulus ignicapilla</i>	2011	1	0.17	0.05	<i>Cyanistes caeruleus</i>
<i>Regulus regulus</i>	2011	1	0.46	0.13	self surrogate
<i>Sitta europaea</i>	2011	1	1.00	0.37	N
<i>Sturnus vulgaris</i>	2011	1	0.58	0.25	N

<i>Sylvia atricapilla</i>	2011	1	1.00	0.67	N
<i>Troglodytes troglodytes</i>	2011	1	1.00	0.27	N
<i>Turdus philomelos</i>	2011	1	0.77	0.77	Average
<i>Turdus viscivorus</i>	2011	1	0.77	0.77	Average
AVERAGE	2011	1	0.77	0.77	N
<i>Aegithalos caudatus</i>	2011	2	0.13	0.04	<i>Cyanistes caeruleus</i>
<i>Anthus trivialis</i>	2011	2	0.72	0.16	self surrogate
<i>Certhia brachydactyla</i>	2011	2	0.44	0.15	N
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
<i>Columba palustris</i>	2011	2	1.00	0.37	N
<i>Corvus corone</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
<i>Cuculus canorus</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
<i>Dendrocopos major</i>	2011	2	0.42	0.11	N
<i>Dendrocopos medius</i>	2011	2	0.75	0.28	self surrogate
<i>Erithacus rubecula</i>	2011	2	1.00	0.38	N
<i>Fringilla coelebs</i>	2011	2	0.53	0.07	N
<i>Garrulus glandarius</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
<i>Locustella naevia</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
<i>Oriolus oriolus</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
<i>Periparus ater</i>	2011	2	0.45	0.12	<i>Parus major</i>
<i>Cyanistes caeruleus</i>	2011	2	0.13	0.04	N
<i>Lophophanes cristatus</i>	2011	2	0.21	0.06	N
<i>Parus major</i>	2011	2	0.45	0.12	N
<i>Poecile palustris</i>	2011	2	0.45	0.14	self surrogate
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	2011	2	0.87	0.45	N
<i>Phylloscopus bonelli</i>	2011	2	0.70	0.26	N
<i>Phylloscopus collybita</i>	2011	2	0.74	0.21	N
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2011	2	0.57	0.13	N
<i>Phylloscopus trochilus</i>	2011	2	0.71	0.26	self surrogate
<i>Regulus regulus</i>	2011	2	0.41	0.12	self surrogate

<i>Sitta europaea</i>	2011	2	0.63	0.12	self surrogate
<i>Streptopelia turtur</i>	2011	2	1.00	0.37	<i>Columba palustris</i>
<i>Sturnus vulgaris</i>	2011	2	0.48	0.11	self surrogate
<i>Sylvia atricapilla</i>	2011	2	1.00	0.36	N
<i>Troglodytes troglodytes</i>	2011	2	1.00	0.35	N
<i>Turdus merula</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
<i>Turdus philomelos</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
<i>Turdus viscivorus</i>	2011	2	0.65	0.30	Average
AVERAGE	2011	2	0.65	0.30	N
<i>Anthus trivialis</i>	2011	3	0.66	0.13	self surrogate
<i>Certhia brachydactyla</i>	2011	3	0.64	0.25	N
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	2011	3	0.56	0.27	Average
<i>Columba palustris</i>	2011	3	1.00	0.43	N
<i>Dendrocopos major</i>	2011	3	0.88	0.49	N
<i>Dendrocopos medius</i>	2011	3	0.69	0.28	self surrogate
<i>Erithacus rubecula</i>	2011	3	0.81	0.34	N
<i>Fringilla coelebs</i>	2011	3	0.64	0.41	N
<i>Garrulus glandarius</i>	2011	3	0.56	0.27	Average
<i>Muscicapa striata</i>	2011	3	0.12	0.04	<i>Regulus regulus</i>
<i>Oriolus oriolus</i>	2011	3	0.56	0.27	Average
<i>Periparus ater</i>	2011	3	0.16	0.03	<i>Parus major</i>
<i>Cyanistes caeruleus</i>	2011	3	0.19	0.06	N
<i>Lophophanes cristatus</i>	2011	3	0.42	0.08	self surrogate
<i>Parus major</i>	2011	3	0.16	0.03	N
<i>Poecile palustris</i>	2011	3	0.41	0.12	self surrogate
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	2011	3	0.63	0.14	self surrogate
<i>Phylloscopus bonelli</i>	2011	3	0.37	0.15	N
<i>Phylloscopus collybita</i>	2011	3	0.40	0.08	N
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	2011	3	0.48	0.16	N
<i>Regulus regulus</i>	2011	3	0.12	0.04	N

Sitta europaea	2011	3	0.82	0.36	N
Streptopelia turtur	2011	3	1.00	0.43	Columba palustris
Sylvia atricapilla	2011	3	0.85	0.32	N
Sylvia borin	2011	3	0.85	0.32	Sylvia atricapilla
Troglodytes troglodytes	2011	3	0.59	0.16	N
Turdus merula	2011	3	0.56	0.27	Average
Turdus philomelos	2011	3	0.56	0.27	Average
Turdus viscivorus	2011	3	0.56	0.27	Average
AVERAGE	2011	3	0.56	0.27	N

881

882

883

884

885

886

887

888

889

890

891

892

893

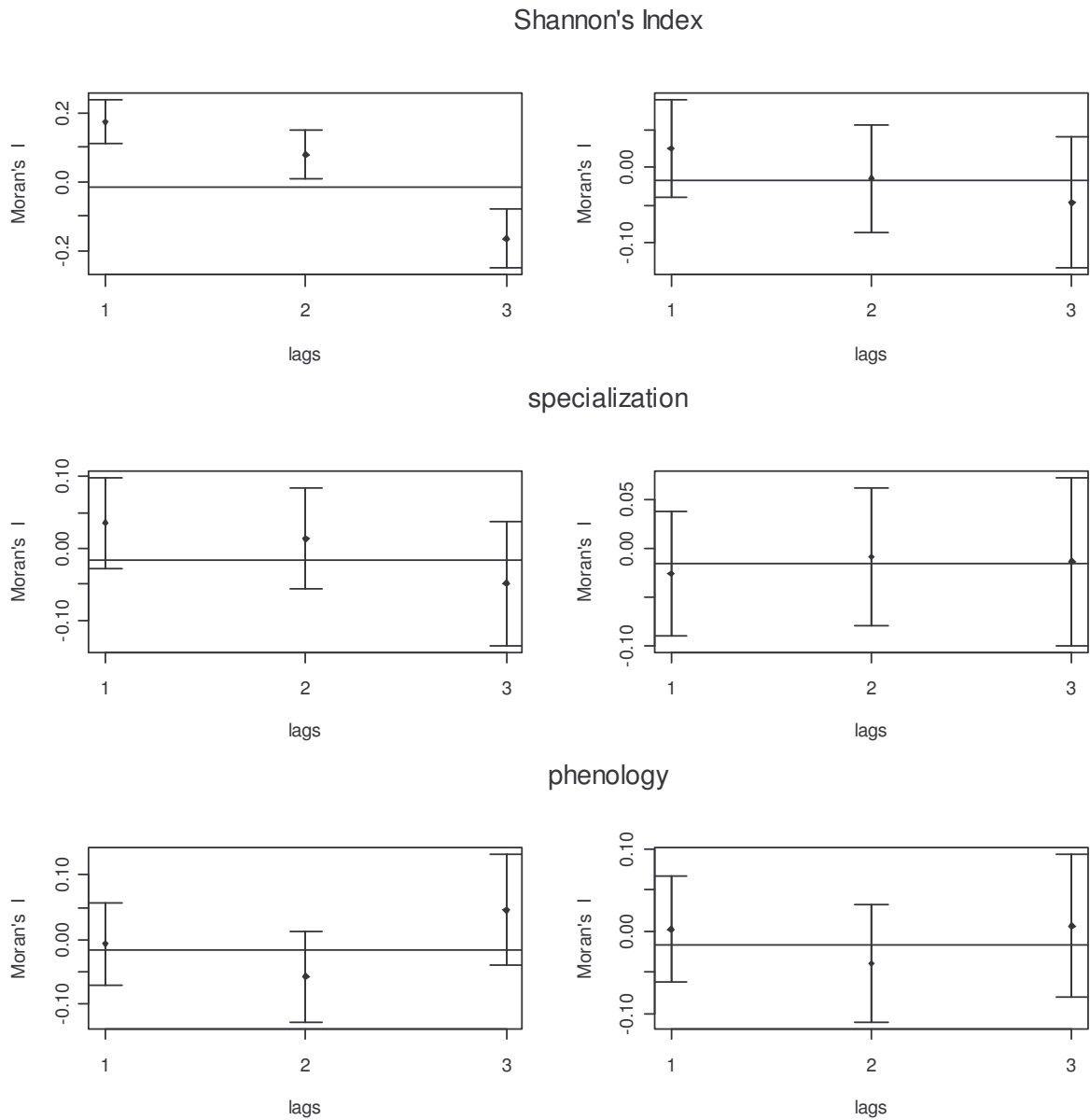
894

895

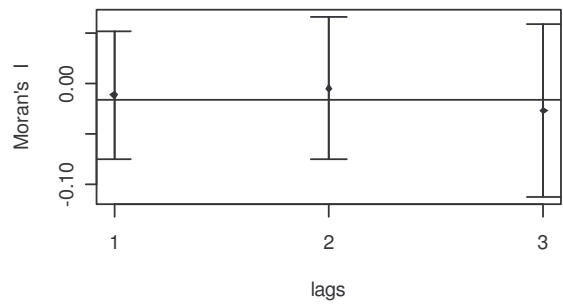
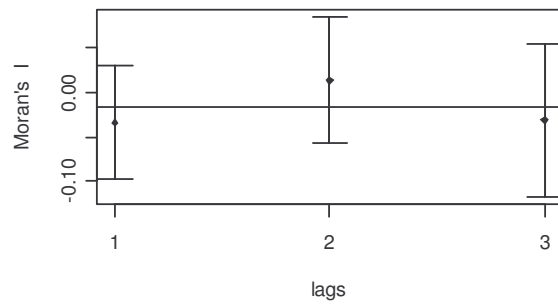
896

897

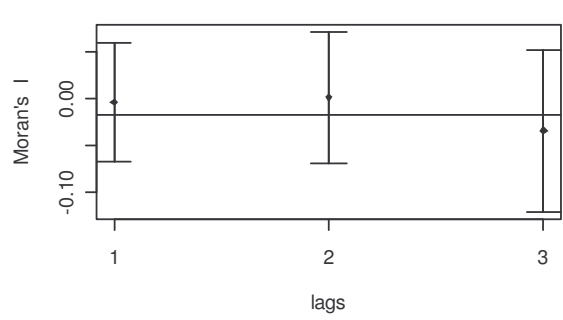
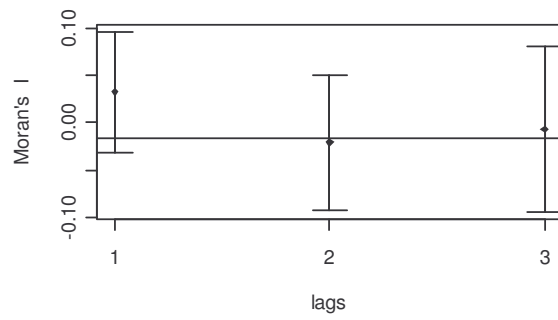
APPENDIX 3. Spatial correlograms (based on Moran's I and three neighbouring levels) for response variables (left side) and model residuals (right side). Correlograms for year 2010 and 2011 are performed separately.



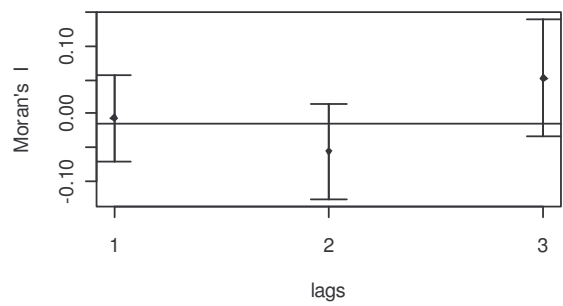
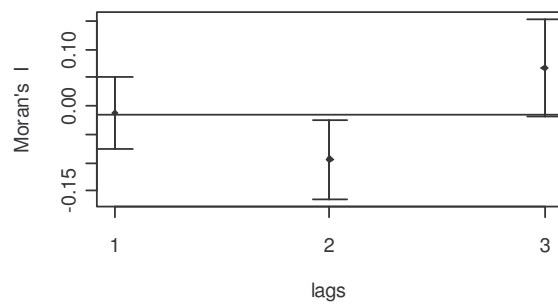
diet



number of broods / year



number of eggs / brood



904

905

906

907

908

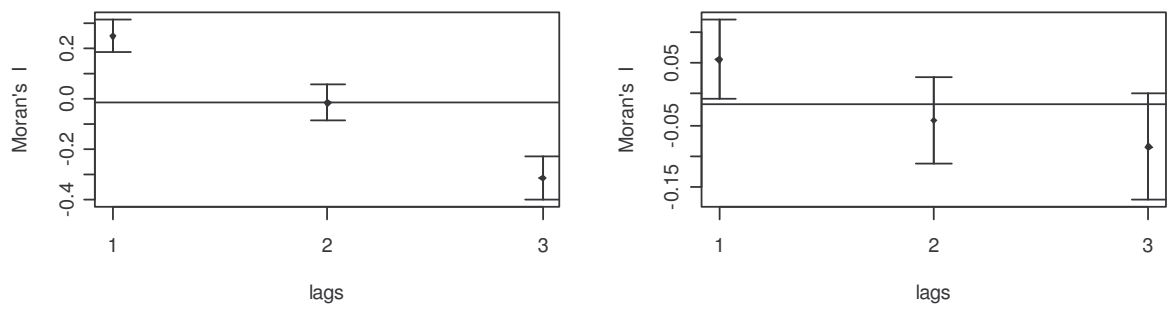
909

910

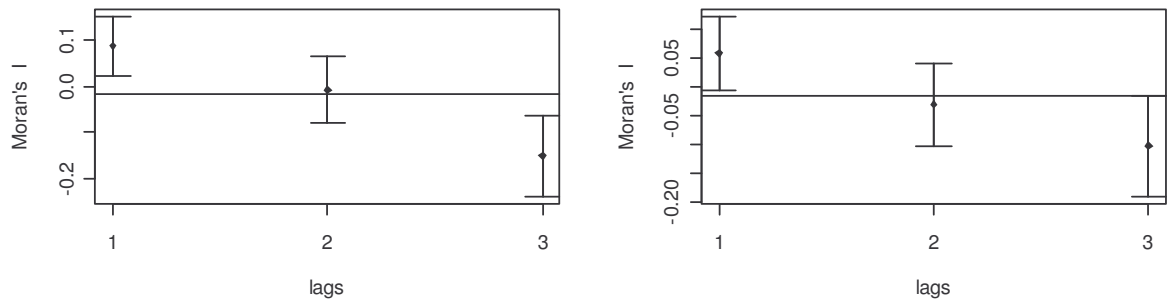
911

912

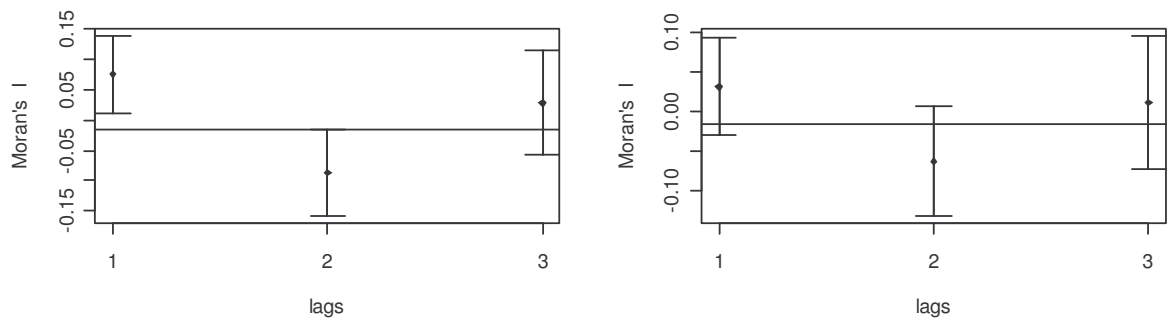
Shannon's Index



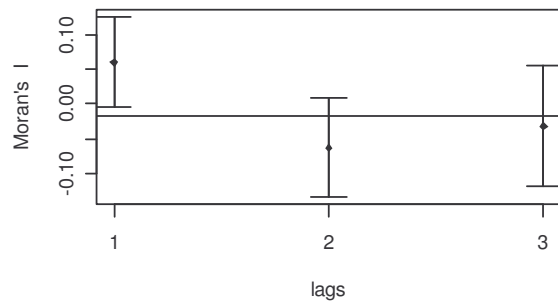
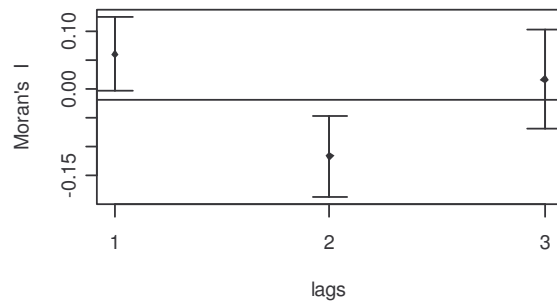
specialization



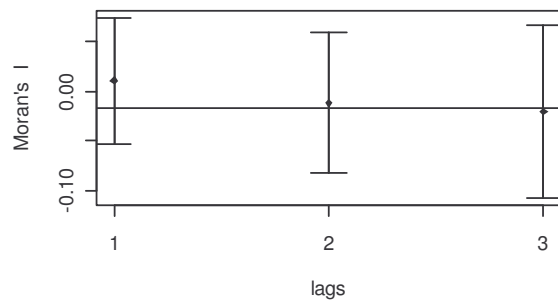
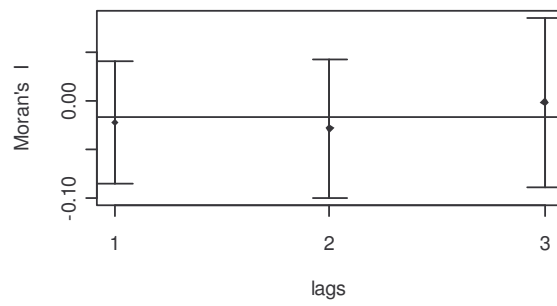
phenology



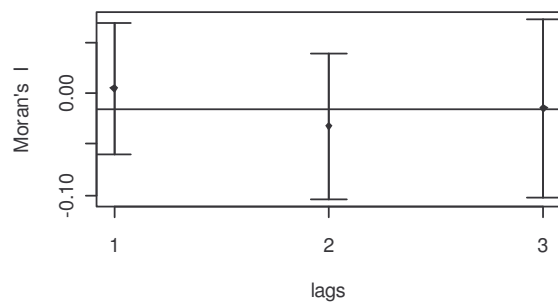
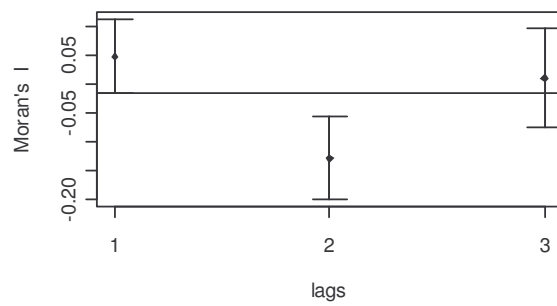
diet



number of broods / year



number of eggs / brood



915

916

917

Résumé tous-publics

Contexte et objectifs

La biologie de la conservation, initialement centrée sur la préservation à l'identique d'espèces ou d'espaces spectaculaires, rares, ou emblématiques, se réoriente depuis deux décennies environ vers la **conservation de fonctions écologiques**. Ainsi, maintenir "une prairie", en tant que l'ensemble des conditions écologiques qui définissent l'écosystème "prairie", a plus de sens que préserver "le Tarier des prés". En effet, si les mesures de conservation qui visent à maintenir cette espèce en particulier n'impliquent pas nécessairement le maintien de la diversité floristique et faunistique de la prairie, préserver "la végétation et le cortège d'insectes associés à la prairie" a de fortes chances de bénéficier au Tarier des prés en particulier.

Cet exemple illustre le concept de **"niche écologique"**, définie comme l'ensemble des conditions écologiques (d'habitat, de climat, d'alimentation) nécessaire à la persistance d'une espèce, ou comme son rôle fonctionnel dans un écosystème (sa position dans un système proie-prédateur, sa productivité, sa capacité de dispersion...). On ne peut bien sûr pas identifier l'intégralité de la niche écologique, mais en estimer les caractéristiques sur des gradients écologiques bien identifiés (de composition forestière, de climat, de mosaïque d'habitat dans un paysage... Figure 1) peut permettre d'**évaluer la réaction d'une espèce à une modification de ces gradients**. Ainsi, la niche écologique est une manière de représenter la position d'une espèce dans un écosystème, et ré-exprimer "la préservation du Tarier des prés" comme "la préservation d'un insectivore dépendant de la présence simultanée de zones pâturées, de haies et d'arbres isolés". La différence réside dans le fait que conserver la niche écologique du Tarier des prés dans un paysage est susceptible de bénéficier non seulement à cette espèce en particulier, mais aussi aux espèces qui partagent ces exigences.

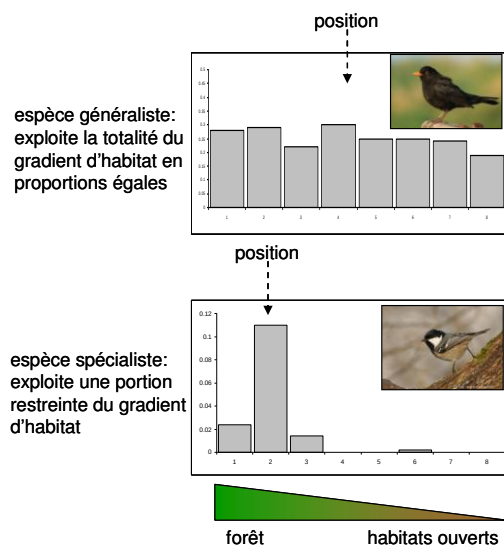


Figure 1. Deux espèces aux niches écologiques contrastées. Le Merle noir (en haut) est un généraliste dont la niche est centrée sur le milieu d'un gradient de couverture forestière. La Mésange noire est un spécialiste forestier. Les histogrammes représentent les abondances moyennes (à l'échelle de la France) de chaque espèce dans chacune des 8 classes d'habitat qui forment le gradient.

En tant que telle, la niche écologique est intégrée à la plupart des actions de conservation récentes, de manière généralement implicite. Trois aspects méritent cependant plus de considération:

- la niche est construite sur un ensemble de dimensions, ou axes (climat, habitat, alimentation, conditions chimiques...). La niche d'une espèce est donc le produit de sa réaction simultanée à une diversité de paramètres, ce qui implique que **l'effet d'un changement sur une dimension est susceptible de se répercuter sur les autres**. La présence locale d'habitats particulièrement favorables peut par exemple permettre à une espèce de résister aux changements climatiques, qui la pousseraient à l'extinction dans des habitats de moindre qualité.
- cet exemple illustre également bien la distinction entre effet de la **position de niche** (les conditions environnementales moyennes qui permettent à une espèce de persister) et de la **largeur de niche** (ou spécialisation : la gamme de conditions environnementales que l'espèce tolère). Chacun de ces paramètres peut avoir un effet bien différent sur la persistance d'une espèce : la fragmentation d'un paysage peut nuire à une espèce spécialiste, bien que son habitat moyen reste présent. A l'échelle d'une communauté biotique (un assemblage d'espèces sur un espace donné dans un intervalle de temps donné), des conditions trop hétérogènes pour des espèces spécialistes peuvent ainsi bénéficier à quelques généralistes, résultant en un appauvrissement de la diversité écologique souvent défini comme l' **"homogénéisation biotique"**.
- enfin, les exigences d'une espèce ne sont pas fixes dans le temps et dans l'espace. Le Pic noir, il y a 20 ans restreint à quelques larges massifs forestiers anciens, est désormais présent dans de petits bois périurbains en plaine de Beauce (il est donc devenu plus généraliste). La Grive litorne, qui n'occupe en France que des forêts d'altitude, est omniprésente en Scandinavie (sa niche varie donc spatialement). Ainsi, l'efficacité d'une mesure de conservation peut différer selon le lieu et la période à laquelle elle est mise en place, du fait **des variations (temporelles ou spatiales) de sa niche écologique**.

Dans cette thèse, j'envisage comment ces trois aspects de la niche (les liaisons entre ses dimensions, la distinction entre position et spécialisation, ses variations) affectent notre compréhension de la réaction des oiseaux communs à des gradients environnementaux affectés par les activités humaines: les gradients de structure et de composition des habitats, à l'échelle du paysage et de l'habitat local. **Je cherche à comprendre comment les caractéristiques des niches de chaque espèce influent sur la composition et la diversité des communautés auxquelles elles participent**, afin de répondre à l'objectif de conserver, plus que des espèces, des fonctions écologiques.

Résultats

- **La spécialisation d'une espèce dépend du gradient environnemental étudié** ; une espèce n'est donc pas toujours "globalement spécialiste" ou "globalement généraliste" (Fig. 2). Par exemple, de nombreux spécialistes de paysages ouverts (plaines agricoles, prairies) sont aussi spécialistes de paysages hétérogènes. A l'inverse, la plupart des espèces de milieux forestiers tolèrent bien la proximité de zones urbanisées, et sont donc généralistes sur ce gradient.

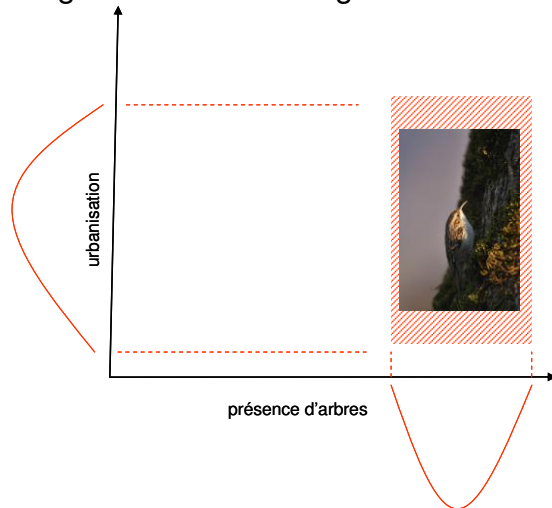


Figure 2. Le Grimpereau des jardins, espèce strictement liée à la présence d'arbres, occupe cependant une large proportion d'un gradient d'urbanisation. Elle est donc généraliste sur un gradient, spécialiste sur l'autre.

- **Il existe une hiérarchie dans la sensibilité des espèces aux gradients environnementaux.** L'avifaune commune semble avant tout structurée par la présence d'arbres dans le paysage, et dans une moindre mesure par le degré d'urbanisation (au sens large). La configuration des habitats (en particulier, leur niveau de fragmentation) semble être un paramètre d'influence secondaire sur la distribution des espèces dans un paysage.
- La diversité écologique des communautés locales dépend des niches des espèces qui les composent. En particulier, **l'utilisation intensive des sols, notamment par l'agriculture, tend à diminuer la diversité fonctionnelle de l'avifaune**, soit parce qu'elle favorise les espèces généralistes vis-à-vis de la composition des habitats au détriment des spécialistes, soit parce que seuls quelques spécialistes sont aptes à persister en plaine agricole.
- Les dimensions "habitat" et "climat" de la niche sont liées de telle sorte que dans l'avifaune Européenne, **les espèces nordiques ont tendance à préférer des habitats forestiers et être plus spécialistes que les espèces méridionales**. Là encore, les raisons tiennent à la fois de facteurs évolutifs (les espèces nordiques ayant évolué dans des habitats plus forestiers et plus stables que les espèces méridionales) et de filtres générés par les activités humaines (les activités agricoles plus soutenues dans le Sud ont favorisé les espèces d'habitats ouverts). Ainsi, **des facteurs très locaux, comme des gradients de composition d'habitat, sont susceptibles d'influer sur les préférences climatiques moyennes des communautés**, utilisées comme indicateurs de l'effet des changements climatiques.

- Les oiseaux communs tendent à **élargir la gamme d'habitats qu'ils exploitent**, en particulier (mais pas uniquement) pour les espèces initialement très spécialisées et dont les populations croissent (Fig. 3).

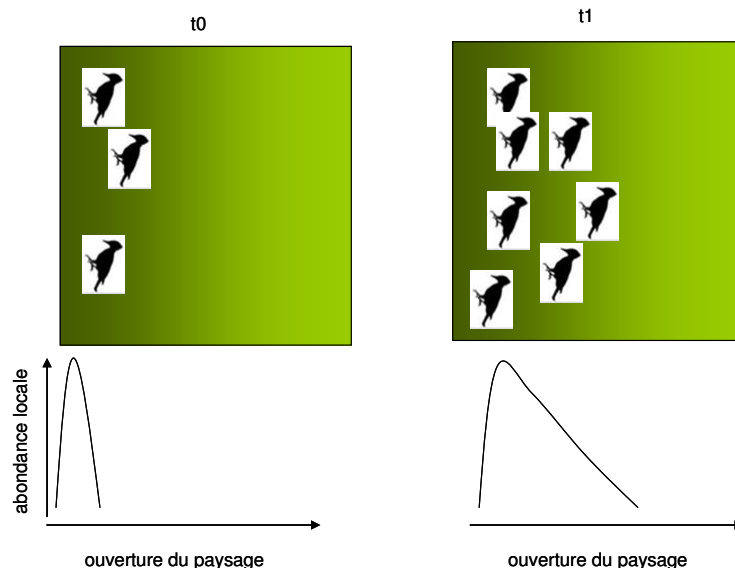


Figure 3. La spécialisation peut varier temporellement, en particulier sous l'effet de variations populationnelles. Ici, l'augmentation de la population entre t0 et t1 entraîne l'extension de la niche vers des habitats moins forestiers.

La saturation d'habitats optimaux, ou des habitats rendus favorables (par exemple sous l'effet des changements climatiques) comptent parmi les explications plausibles. **Les espèces occupent généralement une plus large gamme d'habitats (elles "élargissent" leur niche) lorsqu'elles sont en plus forte abondance**, et ce, indépendamment du processus d'homogénéisation biotique décrit plus haut.

Implications théoriques

Ces travaux s'inscrivent dans un contexte où la nécessité d'établir des stratégies durables de maintien de la biodiversité impose de prédire les interactions entre des changements environnementaux qui opèrent à des échelles diverses. Précisément, les résultats montrent que la compréhension fine des effets des changements environnementaux (qu'ils soient liés, ou non, aux activités humaines) sur la biodiversité implique :

- de prendre en compte le fait que la niche des espèces, c'est-à-dire l'ensemble de leurs besoins et de leurs fonctions, est non seulement multidimensionnelle, mais aussi que **les diverses dimensions sont liées** ;
- **de croiser les échelles** : l'effet de changements régionaux du climat (sur des dynamiques ou distributions d'espèces, ou sur la diversité des communautés) n'est pas indépendant de l'effet de modifications de l'habitat à échelle très locale (et vice versa) ;

- de considérer la niche non comme un ensemble de traits figés, mais comme **un espace fluctuant à court terme** selon le contexte (environnemental, populationnel) dans les limites fixées par l'évolution des espèces.

Implications sur le suivi et la gestion de la biodiversité

Bien que l'essentiel de ce travail repose sur des analyses menées à grande échelle à partir de prédictions issues de concepts théoriques de l'écologie, les résultats qui en découlent ont des implications directes à échelle très locale susceptibles d'affecter directement les méthodes de gestion, ou de suivi de la biodiversité.

- Une **utilisation conjointe d'indicateurs de biodiversité basés sur l'identité des espèces** (nombre d'espèces, indice de Shannon, abondance par espèce...) **et sur leurs fonctions écologiques** (préférence ou spécialisation à l'habitat ou au climat, par exemple) est plus informative sur l'état de la biodiversité que l'un ou l'autre de ces indicateurs pris séparément. Elle informe en effet sur **les processus par lesquels des modifications de l'environnement local affectent la composition des communautés**.
- Le suivi des changements fonctionnels qui s'opèrent dans les communautés devrait faire appel à des **indicateurs de fonctions écologiques multiples qui tiennent compte des relations entre les dimensions de la niche**. En effet, les relations entre la niche climatique et la niche d'habitat font qu'un indicateur isolé ne permet pas de distinguer les effets des changements climatiques de ceux des changements dans la composition ou la structure des habitats.
- Une **gestion locale appropriée d'un habitat ou d'un paysage peut avoir des conséquences sur la réponse à des changements qui s'opèrent à plus large échelle**. Maintenir les ressources appropriées en forêt (des strates buissonnantes, une proportion de résineux dans des peuplements dominés par des essences décidues) pourrait ainsi mitiger les effets des changements climatiques (en particulier, la remontée des isothermes) sur la composition des communautés d'oiseaux communs.
- **Les stratégies de gestion des paysages en faveur de la biodiversité gagneraient à tenir compte d'une forte hiérarchisation des facteurs qui influent sur la distribution des espèces**. Il semble ainsi, selon nos résultats, que modifier la quantité d'arbres dans un paysage ait plus d'impact sur la composition des communautés avifaunistiques que la connectivité des éléments boisés.
- **Les caractéristiques écologiques des espèces sont à la fois des causes et des conséquences des changements environnementaux qu'elles subissent**. Ainsi, la création d'hétérogénéité dans un paysage n'est pas nécessairement néfaste à une espèce spécialiste : des habitats alternatifs peuvent conduire l'espèce à se généraliser vers de nouvelles ressources, en particulier si sa population est stable ou en augmentation.

Résumé

Comprendre les processus par lesquels les activités humaines influent sur la diversité écologique, à des échelles spatiales et temporelles diverses, est une priorité en biologie de la conservation. La niche écologique constitue à cette fin une interface conceptuelle pertinente. Ma thèse traite de l'influence de la structure et des variations de cette interface, et de leur propension à affecter notre interprétation des conséquences des modifications des paysages, des habitats et du climat sur les communautés biotiques. A partir du modèle de l'avifaune commune, pour lequel de vastes bases de données permettent une quantification de la niche multivariée et multi-échelle, je développe un argumentaire en trois volets. Le premier propose qu'au-delà de la multiplicité des axes de la niche, leurs relations et leurs structures permettent d'inférer des processus qui conduisent à la ségrégation des espèces communes le long de gradients d'habitats. Deuxièmement, croiser la niche climatique et la niche d'habitat révèle des interactions entre des sources de vulnérabilité qui semblent de prime abord opérer à des échelles différentes. Enfin, la largeur de la niche d'habitat est non seulement une cause, mais aussi une conséquence de la réponse des espèces aux variations de leur environnement. J'explore les conséquences de ces trois résultats principaux sur notre compréhension des processus qui sous-tendent la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés. Je propose en conclusion de dépasser la vision classique de la niche comme un ensemble de filtres aux effets spatialement et temporellement hiérarchisés, pour prendre explicitement en compte les interactions entre ces filtres et leurs variations dans l'explication et la prédiction des effets écologiques des changements globaux.

Mots clés : Avifaune, Changements Globaux, Communautés Biotiques, Nature Ordinaire, Niche Ecologique.

Common birds facing anthropogenic changes: assessing factors of vulnerability through the structure and variations of the ecological niche

Summary

Deciphering the processes by which human activities influence the diversity of ecological systems, at various temporal and spatial scales, is at the foreground of research in conservation biology. The ecological niche appears in that respect as a relevant conceptual interface. My work addresses the implications of the structure and variations of this interface for our interpretation of the consequences of changes in landscapes, habitats and climatic conditions on biotic communities. I examine this issue through the model of European common birds, for which large-scale data bases allow quantifying the niche in a multivariate and multiscale way. My reasoning holds with three main results. First, beyond the multiplicity of niche axes, exploring their relations and structures allow inferences on the processes that drive the segregation of species along environmental gradients. Second, crossing habitat and climatic niches reveal interactions between sources of vulnerability which seem at a first glance to operate at distinct scales. Last, the breadth of the habitat niche is not only a cause, but also a consequence of species' responses to environmental variations. I explore the consequences of these three major results on our understanding of processes that sustain the taxonomic and functional diversity of biotic communities. I suggest that, beyond the traditional view of the niche as a network of nested filters, accounting explicitly for interactions between these filters and their variations would sensibly improve our ability to explain and predict the ecological effects of global changes.

Keywords : Biotic Communities, Birds, Global Changes, Ecological Niche, Everyday Nature.



Cemagref – Irstea
Écosystèmes Forestiers
Domaine des Barres
45290 Nogent Sur
Vernisson - France

