

Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :
Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou spécialité :

Ecologie

Présentée et soutenue par :
Sébastien BONTHOUX

le : mardi 15 novembre 2011

Titre :

Les relations spatiales et temporelles entre les communautés d'oiseaux et les paysages agricoles

Ecole doctorale :
Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :
INRA Toulouse UMR 1201 INPT / ENSAT DYNAFOR

Directeur(s) de Thèse :

Gérard Balent
Vincent Bretagnolle

Rapporteurs :

Jean-Louis MARTIN, CEFE Montpellier
Philip ROCHE, CEMAGREF Aix

Membre(s) du jury :

Françoise LESCOURRET, INRA Avignon
Vincent DEVICTOR, CNRS Montpellier

Remerciements

La thèse est maintenant terminée, il est temps de remercier toutes les personnes qui m'ont aidé, soutenu et accompagné durant ces trois années.

Tout d'abord, merci à Gérard Balent et à Vincent Bretagnolle qui m'ont fait confiance durant ces trois ans, en m'accueillant au sein du programme BiodivAgrim et dans les locaux toulousains de Dynafor. J'ai eu la chance de pouvoir travailler en grande autonomie tout en étant surveillé. Durant cette thèse, nous avons engagé plusieurs travaux, j' imagine que nous aurons encore de nombreux et fructueux échanges dans les mois et années à venir.

Je remercie Jean Louis Martin et Philippe Roche qui ont accepté de rapporter ma thèse ainsi que Françoise Lescourret et Vincent Devictor qui l'ont examinée. J'ai apprécié la discussion que nous avons eue lors de la soutenance. Même si cette discussion était longue et demandait réflexion, elle a permis de donner de la profondeur aux travaux de cette thèse.

Merci également aux membres de mon Comité de pilotage Luc Barbaro, Annie Ouin, Marc Deconchat et Roger Prodon pour m'avoir ouvert des pistes et guidé au cours de cette thèse.

J'ai également pris plaisir à collaborer et échanger avec Andrés Baselga, Jean-Yves Barnagaud, Steve Augiron, Jacques Baudry et Wilfried Thuiller. Vos conseils m'ont permis de faire avancer les travaux de cette thèse.

Merci à Laurent Raison pour son aide importante dans l'organisation des campagnes oiseaux et son aide sur le terrain. Les moments passés au gîte de Saman resteront de très bons souvenirs, merci aux saucisses.

Merci aussi à Sylvie Ladet pour m'avoir épaulé côté SIG et cartographie, ton aide m'a été très précieuse.

Merci également à tous ceux qui m'ont rendu la vie agréable au quotidien durant ces trois années. Merci aux 'animateurs' de dynafor : merci Bubu, pour ta gaîté et ton rire communicatif ; Jean-Phi pour ton sourire et tes arrivées impromptues dans le bureau ; Michel, merci pour tes réponses à mes questions statistiques fréquentes ; Jérôme, David, Laurent, Florent, Aude, Valérie, Valéry et bien d'autres encore, merci pour votre présence.

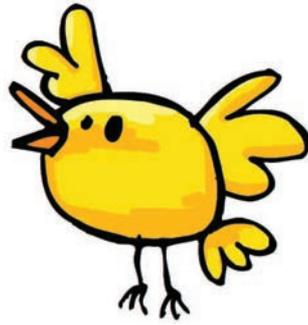
Merci aux jeunes (ou presque) de Dynafor : Camille, j'ai apprécié de partager avec toi mon bureau pendant ces trois longues années, bon voyage en Afrique et à bientôt j'espère ; Anthony, j'espère que nous trouverons toujours l'occasion de faire des sorties vélo et qu'à l'avenir tu éviteras de me tomber dessus ; Will le toulousain, continue de t'entraîner le midi, quand je reviens je vous mets la pâté... ; Sylvie, merci pour ton dynamisme et ta bonne humeur ; Céline, merci pour ton humour et ton entrain ; Emilie, merci pour tes conseils avisés et longue vie à ta descendance ; Julie merci pour tes remarques de dernière minute sur le manuscrit ; Audrey, merci pour tes relectures attentives du manuscrit, merci pour ton soutien, ton écoute et tes encouragements permanents.

Enfin, merci à ma famille et à mes parents pour m'avoir soutenu pendant ces trois années de thèse et pendant toutes mes études.

SOMMAIRE

Introduction	7
Partie 1. Théorie, Méthode et Données	25
Chapitre 1. Cadre théorique et méthodologique	27
Chapitre 2. Données biologiques utilisées	37
Chapitre 3. Durée des points de comptage et performance des modèles oiseaux-habitat	45
Partie 2. Les relations synchroniques entre les communautés d'oiseaux et les paysages agricoles	67
Chapitre 1. Transférabilité géographique des modèles oiseaux-habitat	69
Chapitre 2. Comparaison des communautés entre systèmes de production agricole	91
Partie 3. Les relations diachroniques entre les communautés d'oiseaux et les paysages agricoles	103
Chapitre 1. Impact de la dynamique des paysages sur les communautés	105
Chapitre 2. Capacité des modèles oiseaux- habitat à prédire les distributions d'espèces	125
Discussion générale	141

Introduction



1. Enjeux autour de la biodiversité

L'expansion des populations humaines, leur taux de consommation croissant et l'accès à la technologie ont mené à des changements sans précédents dans les biotes et les communautés, incluant l'introduction d'espèces invasives, l'extinction d'espèces rares et la fragmentation des habitats avec ses conséquences négatives sur les communautés naturelles (Pimm *et al.* 1995, Vitousek *et al.* 1997, Chapin *et al.* 2001). Des scénarios de changements à long terme de la biodiversité spécifique mondiale ont été développés sur la base de scénarios de changements en dioxyde de carbone atmosphérique, de climat, de végétation et d'utilisation des sols. Pour les écosystèmes terrestres, les changements d'utilisation des sols auront probablement le plus large effet (Sala 2000).

La biodiversité - concept englobant plusieurs niveaux d'organisation biologique (Noss 1990) - est devenue une notion à la croisée entre différents champs disciplinaires scientifiques, politiques et juridiques. Historiquement, la biodiversité a tout d'abord été associée à une vision conservacionniste exprimée lors du sommet planétaire de Rio de Janeiro (1992). Issue de ce sommet, la Convention sur la Diversité Biologique (CDB), ratifiée par 182 pays et par l'Union Européenne est devenue le premier texte juridique de droit international à vocation universelle à reconnaître la nécessité de protéger la biodiversité.

Plus récemment, cette vision conservacionniste de la biodiversité s'est doublée d'une vision fonctionnelle et utilitariste à travers les notions de ressources génétiques et de services écologiques. Cette double vision a été exprimée dans le Millenium Ecosystem Assessment (MEA), commandité par l'ONU, dont les rapports de synthèse sont parus en 2005. L'originalité du MEA réside à la fois dans son approche multidisciplinaire, sa prise en compte des différentes échelles spatiales et dans sa volonté de croiser des questions écologiques avec des questions sociales et économiques.

2. La biodiversité dans les paysages agricoles

En Europe, l'agriculture couvre près de la moitié du territoire (Stoate *et al.* 2009). Depuis le milieu du XX^{ème} siècle, les systèmes agricoles se sont profondément transformés et modernisés. Le développement de la mécanisation, l'utilisation croissante des intrants chimiques et le départ de nombreux 'petits' agriculteurs âgés ont entraîné une augmentation importante de la production et de la productivité du travail (Tilman, 1999). Cette modernisation de l'agriculture a induit des changements se déroulant simultanément à deux échelles spatiales différentes : les changements des pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle agricole et les changements d'utilisations des sols dans les paysages ruraux. A la parcelle, l'utilisation d'engrais minéraux et de pesticides s'est accrue, le travail superficiel du sol a été remplacé par un labour profond, la pratique de monocultures de variétés à haut rendement s'est développée (Matson *et al.* 1997, Stoate *et al.* 2001). A l'échelle du paysage, l'intensification de l'agriculture a entraîné une spécialisation des exploitants agricoles sur un ou quelques types de cultures à la place des systèmes de production mixtes traditionnels (Tscharntke *et al.* 2005). Dans les zones les moins productives, les activités agricoles ont diminué et les paysages abandonnés se sont fermés (Debussche *et al.* 1999, Romero-Calcerrada & Perry 2004). A l'opposé, dans les zones les plus fertiles, les prairies ont été converties en terre arables et le remembrement a occasionné la diminution du linéaire de haie. Les paysages se sont simplifiés avec un nombre de types d'utilisations du sol limité dans le temps et dans l'espace (Robinson & Sutherland 2002, Benton *et al.* 2003, Tscharntke *et al.* 2005).

De nombreuses espèces animales et végétales sont étroitement liées aux paysages anthropisés que sont les paysages agricoles (Bennett *et al.* 2006). L'intensification de l'agriculture a engendré une forte diminution des habitats semi-naturels (i.e. habitats avec une faible fréquence d'interventions comme les haies, les prairies permanentes ou les bois) et de l'hétérogénéité des habitats, engendrant des réponses contrastées des communautés et des espèces en fonction de leurs caractéristiques écologiques (Burel *et al.* 1998, Moreira *et al.* 2005, Garnier *et al.* 2007). Désormais, la compréhension des processus écologiques opérant dans les paysages agricoles est devenue un thème de recherche majeur. Ces connaissances sont non seulement importantes pour l'écologie théorique, mais aussi pour fournir des préconisations de gestion aux décideurs politiques et aux gestionnaires de ces milieux.

3. Biodiversité et paysages agricoles dans la littérature scientifique

Depuis les années 1980, il est reconnu que de nombreux patrons écologiques tels que la distribution des espèces ou la structure des communautés, dépendent de la diversité et de l'arrangement spatial des éléments qui constituent les paysages (Turner 1989, Forman 1995, Burel *et al.* 1999). Du point de vue de l'écologie du paysage, les paysages agricoles sont appréhendés comme des mosaïques de différents types d'utilisation du sol (Pickett & Cadenasso 1995) (Figure 1). Ces mosaïques sont composées de cultures et d'éléments semi-naturels que sont les forêts, les petits bois, les arbres isolés, les haies, les ripisylves, les friches et les prairies. Ces mosaïques offrent une gamme d'habitats pour les espèces végétales et animales. Des espèces peuvent se restreindre à l'utilisation des éléments semi-naturels ou naturels alors que d'autres utilisent en partie ou totalement les éléments les plus anthropogènes des paysages que sont les cultures ou encore les zones urbanisées (Burel *et al.* 1999, Farina 2006).

Dans la littérature scientifique, deux principales stratégies sont employées pour étudier les relations synchroniques entre la structure des paysages et la distribution des espèces et des assemblages : la première où l'inférence écologique est faite à l'échelle de la tache d'habitat (i.e. patch) et dépend du contexte paysager (Bergin *et al.* 2000, Cushman & MacGarigal 2004, Coreau & Martin 2007, Davis *et al.* 2007, McAlpine *et al.* 2008, Ricci *et al.* 2009, Gaba *et al.* 2010) et la seconde où l'inférence écologique est directement faite à l'échelle de la mosaïque paysagère (Burel *et al.* 1998, Aauri & de Lucio 2001, Millan de la Pena *et al.* 2003, Heikkinen *et al.* 2004, Mortelliti *et al.* 2010). En plus de ces études 'statiques', les études dynamiques permettent de mettre en parallèle l'évolution temporelle des paysages et celle des communautés (Chamberlain *et al.* 2001, Sirami *et al.* 2007, Ludwig *et al.* 2009, Fonderflick *et al.* 2010, Sirami *et al.* 2010).



Figure 1 Photographie aérienne d'un paysage et représentation de ce même paysage vu par un écologue du paysage. L'écologue perçoit le paysage comme une mosaïque de différents types d'utilisations du sol.

3.1. Inférence écologique à l'échelle de la tache d'habitat

Beaucoup d'études ont utilisé la tache d'habitat comme unité d'échantillonnage, fournissant des connaissances sur les réponses biotiques aux attributs de la tache comme sa taille, sa forme et son isolement (Mccollin 1993, Hinsley & Bellamy 2000, Smith *et al.* 1996). Ensuite, partant du constat que les communautés répondent aux variations environnementales simultanément à une vaste gamme d'échelles, des études ont émergé dans lesquelles des métriques caractérisant la structure du paysage sont mesurées autour des taches (Bergin *et al.* 2000, Cushman & MacGarigal 2004, Coreau & Martin 2007, Davis *et al.* 2007, McAlpine *et al.* 2008, Ricci *et al.* 2009). L'utilisation de ces métriques mesurées à l'échelle du paysage a été grandement favorisée par le développement des Systèmes d'Information Géographiques (SIG). Ces études quantifient à plusieurs échelles les effets de la structure du paysage sur les organismes recensés au sein des taches (Figure 2.A). De plus, ces études utilisent parfois des méthodes d'analyse hiérarchique pour séparer explicitement l'importance relative des variables mesurées aux différentes échelles.

Un exemple de ce type d'étude est celle de Cushman *et al.* (2004), qui ont utilisé des données recueillies dans l'Oregon (Etats-Unis), pour examiner l'importance relative des facteurs mesurés à l'échelle du point de comptage (0,8 ha), de la tache d'habitat (quelques ha) et du paysage (~ 300 ha) sur la structure des communautés d'oiseaux forestiers à l'échelle du point de comptage. Ils ont trouvé que l'effet des variables mesurées à l'échelle du point sur la structure des communautés est plus élevé que celui des variables mesurées à l'échelle du patch ou du paysage. De plus, ils ont montré que même si les variables à l'échelle du paysage ont un pouvoir explicatif substantiel, l'échelle du patch n'apporte que très peu d'informations par rapport à celle fournie à l'échelle du point et du paysage. Ils trouvent également un fort effet explicatif confondu parmi les différentes échelles, suggérant qu'il y a un manque d'indépendance entre les influences de la structure environnementale à différents niveaux d'organisation.

Un autre exemple d'étude est celle de Davis *et al.* (2007). Ces auteurs partent du constat que le paysage fragmenté du 'Middle West' des Etats-Unis inclut des prairies permanentes enclavées dans une matrice agricole, potentiellement imperméable à la dispersion des individus. Ils ont recensé des papillons dans des prairies de l'Iowa pour examiner les impacts respectifs des facteurs locaux (comme les caractéristiques de végétation de la prairie) et paysagers (métriques mesurées jusque dans un rayon de 2 km) sur leurs distributions. Ils montrent qu'il y a des effets significatifs des variables locales et des métriques paysagères à toutes les étendues mesurées, suggérant que les papillons sélectionnent l'habitat en se basant sur des facteurs simultanément locaux et paysagers.

Ces études concluent généralement que le contexte paysager a un effet plus ou moins important, sur la distribution locale des organismes en fonction de leurs caractéristiques écologiques. Elles suggèrent que des analyses multi-échelles peuvent permettre d'améliorer notre compréhension des distributions des espèces, et que la gestion des populations devrait prendre en compte des mesures à des échelles spatiales variées en fonction de la sensibilité des espèces.

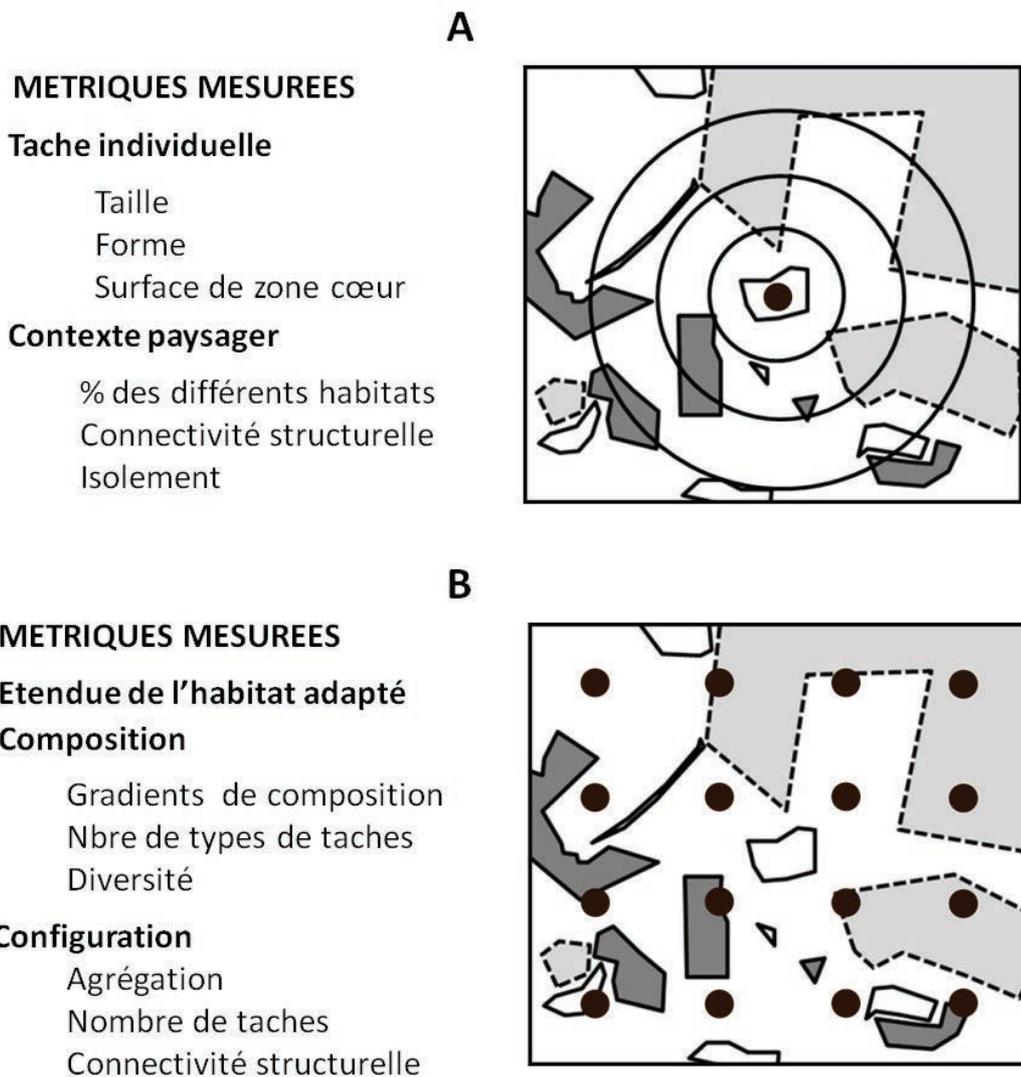


Figure 2 Deux principales approches sont utilisées pour étudier la relation entre les assemblages d'espèces et les mosaïques agricoles : A- les études où la variable réponse est mesurée à l'échelle de la tache d'habitat et où des métriques paysagères sont quantifiées à plusieurs échelles autour des taches et B- les études où la variable réponse et les variables paysagères sont toutes mesurées à l'échelle du paysage. Souvent, différents inventaires de données biologiques (points noirs) sont agrégés pour quantifier la réponse de la variable biologique à l'échelle de la mosaïque.

3.2. Inférence écologique à l'échelle de la mosaïque paysagère

Selon Bennett *et al.* (2006) ainsi que Radford & Bennett (2007), les études présentées précédemment ont un intérêt certain mais elles ne permettent pas de dégager une inférence à l'échelle de la mosaïque paysagère pour deux raisons principales. Premièrement, la variable réponse est mesurée seulement à l'échelle de la tache d'habitat, plutôt qu'à l'échelle de la mosaïque entière. Deuxièmement, les réponses des espèces sont liées aux attributs de la tache et du contexte paysager, pas aux propriétés de la mosaïque dans son ensemble. Ces auteurs soutiennent qu'une inférence à l'échelle du paysage peut être obtenue seulement quand les variables réponses sont quantifiées à la même échelle spatiale que les propriétés du paysage (Figure 2.B). Ils montrent que les

mosaïques paysagères ont des propriétés différentes des patchs individuels et ils soutiennent que la base de la connaissance, pour la gestion des paysages agricoles, sera significativement améliorée par une meilleure compréhension des propriétés de la mosaïque dans son ensemble.

L'inférence à l'échelle du paysage a été faite principalement par des études qui ont utilisé des données d'atlas pour comparer des faunes dans des 'paysages' définis par des grilles basées sur des coordonnées géographiques (Atauri & de Lucio 2001, Vallecillo *et al.* 2009). Encore peu d'études ont recensé les communautés dans des répliqués d'unités paysagères avec un effort d'échantillonnage assez important pour permettre une inférence à l'échelle du paysage, et encore moins ont sélectionné stratégiquement les paysages avant l'échantillonnage pour stratifier les composantes de la structure du paysage (mais voir Radford & Bennett 2007, Zurita & Bellocq 2010, Mortelliti *et al.* 2010).

Dans ces études, des données de multiples échantillons sont généralement agrégées par unité paysagère de telle sorte que les variables réponses et explicatives sont mesurées dans l'ensemble de l'unité paysagère (Figure 2.B). Un désavantage de cette méthode est que, suite aux contraintes de temps passé sur le terrain pour la récolte des données biologiques, le nombre d'unités statistiques est souvent d'autant plus réduit que la surface de l'unité paysagère considérée est grande. Il est aussi important de noter que les surfaces des unités paysagères considérées peuvent varier de façon très importante entre études, pouvant aller de quelques hectares (256 unités paysagères de 6,25 ha, Balent & Courtiade 1992) à plusieurs dizaines de km² (41 unités paysagères de 100 km², Zurita & Bellocq 2010).

Bennett *et al.* (2006) ont présenté une revue des études dans lesquelles les mosaïques de paysage sont les unités d'analyse. Trois catégories de propriétés émergentes de la structure des mosaïques agricoles sont reconnues pour avoir un effet sur la distribution des organismes : l'étendue de l'habitat, la composition de la mosaïque et la configuration spatiale des éléments. L'**étendue** totale de l'habitat dans une mosaïque paysagère est la somme de toutes les surfaces spatiales qui fournissent potentiellement un habitat pour un taxon particulier sans référence à leurs tailles, leurs formes ou leurs localisations dans la mosaïque. Les mesures d'étendue d'habitat sont donc spécifiques à des espèces particulières ou des groupes d'espèces qui partagent le même habitat. Cependant, les types de végétation qui servent d'habitat pour une espèce, peuvent ne pas être adaptés pour une autre espèce. L'étendue d'un habitat a habituellement une influence dominante sur l'occurrence, l'abondance d'une seule espèce ou la richesse des assemblages associés à un type d'habitat (par exemple, le groupe des oiseaux forestiers). Un exemple de ce type d'approche est l'étude de Olf & Ritchie (2002). Dans 36 unités paysagères de 9 km x 9km aux Pays-Bas, ils ont mesuré la surface et la configuration des landes. A partir de cela, ils ont trouvé que la perte de surface en landes dans ces paysages est défavorable à la richesse spécifique en papillons.

La deuxième catégorie de propriétés des paysages est la **composition**. La composition de la mosaïque est basée sur les proportions relatives des différents types d'utilisations du sol présents tels que les prairies, les cultures ou les bois. Un indice, comme celui de Shannon, basé sur la surface relative occupée par les différentes utilisations du sol peut donner en plus une mesure de l'hétérogénéité du paysage.

La composition des paysages affecte la distribution des animaux de différentes façons. Elle peut tout d'abord influencer les espèces par les combinaisons particulières des éléments présents. Beaucoup d'espèces bougent

parmi les différents types d'éléments du paysage pour obtenir toutes leurs ressources nécessaires dans la journée (e.g. aux Etats-Unis, la belette à longue queue se déplace dans des habitats différents en fonction des périodes diurnes, crépusculaires et nocturnes (Gehring & Swihart 2004)) ou dans l'année (e.g. certains insectes comme les carabes hivernent dans les habitats semi-naturels, puis circulent dans les cultures pour s'alimenter et se reproduire (Rand *et al.* 2006))

Des habitats caractéristiques peuvent être nécessaires pour des espèces particulières ou pour favoriser la richesse spécifique par rapport à des paysages où de tels éléments sont absents. Tews *et al.* (2004) utilisent le terme de 'keystone structure' pour se référer à des éléments qui fournissent des ressources cruciales pour beaucoup d'espèces et dont la présence favorise la diversité locale en espèces. Ils illustrent ce concept avec l'exemple des points d'eau temporaires dans les parcelles agricoles du nord-est de l'Allemagne. Ces points d'eau apparaissent dans les creux des grandes parcelles cultivées après de fortes précipitations en hiver et à l'automne. Suite à ces inondations, la végétation diffère par rapport aux autres parties de la parcelle. La richesse spécifique des carabes dans les cultures est fortement corrélée positivement avec la présence de ces points d'eau, qui peuvent être qualifiés de 'keystone structure'.

En offrant de multiples types d'habitat pour des espèces différentes, plusieurs études empiriques ont identifié que l'hétérogénéité des paysages est une caractéristique qui favorise fortement la richesse spécifique des assemblages faunistiques. Par exemple, Aauri (2001) a trouvé que l'hétérogénéité des paysages est le facteur favorable le plus influent pour la richesse spécifique des amphibiens, des reptiles et des oiseaux dans des mosaïques de 100 km² proches de Madrid. La diversité des éléments mesurée par un indice de Shannon est rapportée comme le plus fort déterminant de la richesse spécifique totale en oiseaux dans des mosaïques en Allemagne (Bohning-Gaese 1997), en Finlande (Pino *et al.* 2000, Luoto *et al.* 2004) et en Espagne (Pino *et al.* 2000).

Ces études sont en accord avec le concept que l'hétérogénéité des habitats favorise la diversité faunistique et que chaque type d'habitat, incluant les habitats anthropogènes, contribue à la gamme des ressources disponibles pour la faune. Cependant, deux points sont à noter. Premièrement, la richesse spécifique donne un poids égal à toutes les espèces, communes ou rares, généralistes ou spécialistes. Une augmentation de la richesse spécifique totale peut ne pas être nécessairement en accord avec les résultats de conservation attendus, surtout si des espèces généralistes remplacent des espèces rares ou spécialistes, dans des mosaïques modifiées mais hétérogènes. Deuxièmement, l'influence de la diversité de la mosaïque dépend aussi de la composition des éléments qui contribue à cette diversité. Chamberlain *et al.* (1999) ont trouvé que la densité d'alouette des champs est positivement associée à la diversité des habitats dans plusieurs mosaïques de 1 km² en Grande-Bretagne, mais négativement associée avec la diversité dans les mosaïques agricoles intensives des plaines anglaises. Ils ont attribué cette divergence aux différences de types d'habitat qui contribuent à la diversité des paysages dans ces deux ensembles géographiques.

Le dernier grand type de propriété des paysages est la **configuration** qui décrit l'arrangement spatial des éléments dans la mosaïque, induit par des causes naturelles, mais surtout par des causes humaines dans un paysage agricole. Beaucoup de métriques ont été proposées pour quantifier la configuration et beaucoup sont corrélées entre elles (Wu 2004). Dans les études qui quantifient les effets respectifs des propriétés des paysages,

la configuration spatiale des éléments (par exemple l'agrégation des taches ou le nombre de taches d'un élément) exerce généralement moins d'influence que l'étendue ou la composition, quelque soit le groupe taxonomique d'intérêt (Andren 1992, Atauri & de Lucio 2001, Olff & Ritchie 2002). Par exemple, Mortelliti *et al.* (2010) ont étudié les effets indépendants de la perte d'habitat forestier, de la fragmentation de cet habitat, et de la connectivité des réseaux de haies sur la distribution de sept espèces d'oiseaux forestiers, dans 30 unités paysagères de 16 km² d'Italie centrale. Ils ont trouvé que la quantité de couverture forestière avait la plus forte influence sur les occupations d'oiseaux, alors que la subdivision de l'habitat avait un rôle négligeable.

Toutes les relations évoquées précédemment entre les communautés d'espèces et la structure des paysages sont souvent définies dans une région donnée et à une période donnée. Un enjeu scientifique actuel est d'arriver à déterminer le niveau de généralité de ces relations dans l'espace (Whittingham *et al.* 2007, McAlpine *et al.* 2008, Zanini *et al.* 2009) et dans le temps (Tuanmu *et al.* 2011).

3.3. Relations entre les dynamiques des paysages agricoles et des communautés

Toutes les études mentionnées précédemment sont focalisées sur les relations synchroniques entre les paysages et les espèces. Or, les paysages sont dynamiques. Les changements sont particulièrement évidents dans les paysages agricoles, où les hommes utilisent les terres de différentes façons, en fonction des types de production visés. Ces changements se déroulent à différentes échelles temporelles. Des patrons cycliques de changement de paysage sont associés avec les variations climatiques saisonnières et les processus de production agricole (par exemple semis, croissance, récolte). A plus long terme, se déroulent les changements d'utilisation des sols tels que la conversion des prairies en culture ou l'abandon et l'enfrichement des terres les moins productives.

La faune des mosaïques agricoles évolue aussi dans le temps. Il y a des patrons saisonniers d'espèces migratrices qui arrivent et qui partent (comme certains groupes d'oiseaux et groupes d'insectes), l'abondance d'espèces résidentes qui fluctue en réponse au climat et aux cycles reproductifs, et des espèces qui montrent des utilisations différentielles des habitats au cours d'une année. Les changements à long terme, dans l'abondance des espèces et la composition des assemblages, se déroulent en réponse aux changements de composition et de configuration de la mosaïque agricole, aussi bien qu'à des processus à plus large échelle comme les variations climatiques et les types et l'intensité des utilisations du sol à l'échelle régionale (Chamberlain *et al.* 2001, Devictor *et al.* 2008).

L'étude simultanée des dynamiques à long terme des assemblages faunistiques et des paysages agricoles nécessite de suivre dans le même temps l'évolution de l'abondance faunistique et de la structure paysagère dans les mêmes mosaïques. Peu de données historiques existent, et de telles études sont souvent faites sur de larges étendues, à des échelles régionales ou nationales (Chamberlain & Fuller 2000, Robinson & Sutherland 2002). L'inférence sur les conséquences des changements dans les mosaïques est souvent faite par des études utilisant la stratégie du 'space for time substitution'. Dans ces études, un inventaire 'instantané' de la faune est utilisé pour comparer des mosaïques paysagères représentant différentes étapes d'une trajectoire de changement, telle que la perte graduelle d'un habitat (Radford *et al.* 2005). Cependant, cette approche a des limites, car les variations spatiales ne reflètent pas forcément les variations temporelles des communautés (Fukami & Wardle 2005, Sorte *et al.* 2009). Ainsi, plus d'études quantifiant explicitement le lien temporel espèce-paysage sont nécessaires.

Plusieurs études (Boulinier *et al.* 1998, Gates & Donald 2000, Boulinier *et al.* 2001) ont été consacrées à l'analyse du changement de faune à long terme en relation aux attributs des mosaïques agricoles mesurées à une seule date. Boulinier *et al.* (1998, 2001) ont utilisé des données du 'Breeding Bird Survey' d'Amérique du Nord pour examiner le changement temporel de structure des communautés d'oiseaux forestiers en relation avec la structure du paysage à la période du recensement initial. Ils n'ont pas trouvé d'évidence de changement de richesse à long terme sur la période de 22 ans pour les espèces forestières et les espèces non forestières. Cependant, ils ont trouvé une variabilité interannuelle de la richesse spécifique des espèces forestières plus élevée dans les paysages avec une couverture forestière faible et avec de petits patchs forestiers.

Une question importante pour la conservation et la gestion des mosaïques agricoles est le temps que mettent les communautés à répondre aux changements de paysage (i.e. 'time lag response'). Des inventaires à long terme ont montré à partir de réserves biologiques que les changements faunistiques peuvent perdurer longtemps après qu'une réserve particulière ait été réduite jusqu'à son isolation ou sa taille finale (Saunders 1989). S'il y a un temps de réponse substantiel aux changements, les patrons présents de distribution des assemblages peuvent être corrélés plus étroitement avec la structure historique du paysage qu'avec la structure actuelle, notamment pour les espèces peu mobiles comme les carabes par exemple (Petit & Burel 1998). Dans la même idée, Ernoult *et al.* (2006) ont comparé la distribution actuelle des oiseaux dans des mosaïques agricoles dans la plaine de la Seine avec la structure du paysage présente (2000) et historique (1963, 1985). Pour certaines variables réponses, comme la composition des communautés, ils ont trouvé une forte relation avec la structure du paysage historique, laissant suggérer que l'avifaune peut ne pas être en équilibre avec la structure actuelle.

Problématique de la thèse

1. Objectifs de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans le projet de recherche ANR BiodivAgriM. Ce projet vise à comprendre les conséquences des changements d'organisation spatiale des systèmes de culture au niveau parcellaire sur la biodiversité des agroécosystèmes aux niveaux local et territorial. Il s'agit de valider, tester et prévoir les conséquences des scénarios d'évolutions possibles des paysages sur la dynamique et le maintien de la biodiversité des agroécosystèmes. Ce projet s'articule en quatre volets. Cette thèse s'inscrit dans le premier, où il est question de déterminer les traits des paysages favorables à la biodiversité aux niveaux des espèces et des communautés.

La question générale de cette thèse est d'identifier les facteurs expliquant la distribution des espèces et la structure des assemblages dans les paysages agricoles.

Le groupe taxonomique retenu pour répondre à cette question est celui des oiseaux. Plusieurs raisons justifient ce choix. Premièrement, les oiseaux sont des espèces mobiles, qui utilisent souvent plusieurs types d'éléments du paysage pour répondre à leurs besoins (Cramp 1994) (exemple du bruant proyer qui niche au bas des haies et se nourrit dans les cultures et les prairies en graines et en insectes). Par conséquent, l'échelle de la mosaïque agricole est bien adaptée à l'étude de leur distribution. Deuxièmement, les exigences écologiques des oiseaux sont relativement bien connues par rapport à d'autres groupes taxonomiques. Ces connaissances permettent de formuler plus facilement des hypothèses sur les mécanismes à l'origine de la distribution des espèces et des assemblages dans les paysages agricoles. Enfin, les populations d'oiseaux des milieux agricoles sont globalement en déclin depuis quelques décennies en France et en Europe (Gregory *et al.* 2004, Julliard *et al.* 2004, Gregory *et al.* 2005). A large échelle, il est suggéré que l'intensification de l'agriculture est une cause importante de ce déclin (Donald *et al.* 2001, Chamberlain *et al.* 2002, Wretenberg *et al.* 2006). Afin de préconiser des mesures de préservation des oiseaux, il est aussi nécessaire d'arriver à déterminer les facteurs explicatifs de leur distribution à une échelle locale où s'opèrent les mesures de gestion.

Nous avons vu dans les paragraphes précédents qu'une littérature assez abondante existe déjà sur les relations entre les patrons d'assemblages d'espèces et les paysages. Cela est d'autant plus vrai pour le groupe des oiseaux qui est largement étudié (e.g. Balent & Courtiade 1992, Berg 2002, Heikkinen *et al.* 2004). Cependant, de nombreuses questions restent encore sans réponse.

Les **objectifs spécifiques** de cette thèse sont définis dans la Figure 3. Ces objectifs couvrent les trois types d'échelles : spatiale, temporelle et organisationnelle, qui caractérisent les forces motrices des changements paysagers (Burgi *et al.* 2004). Pour répondre à ces objectifs, nous avons utilisé deux approches : synchronique et diachronique.

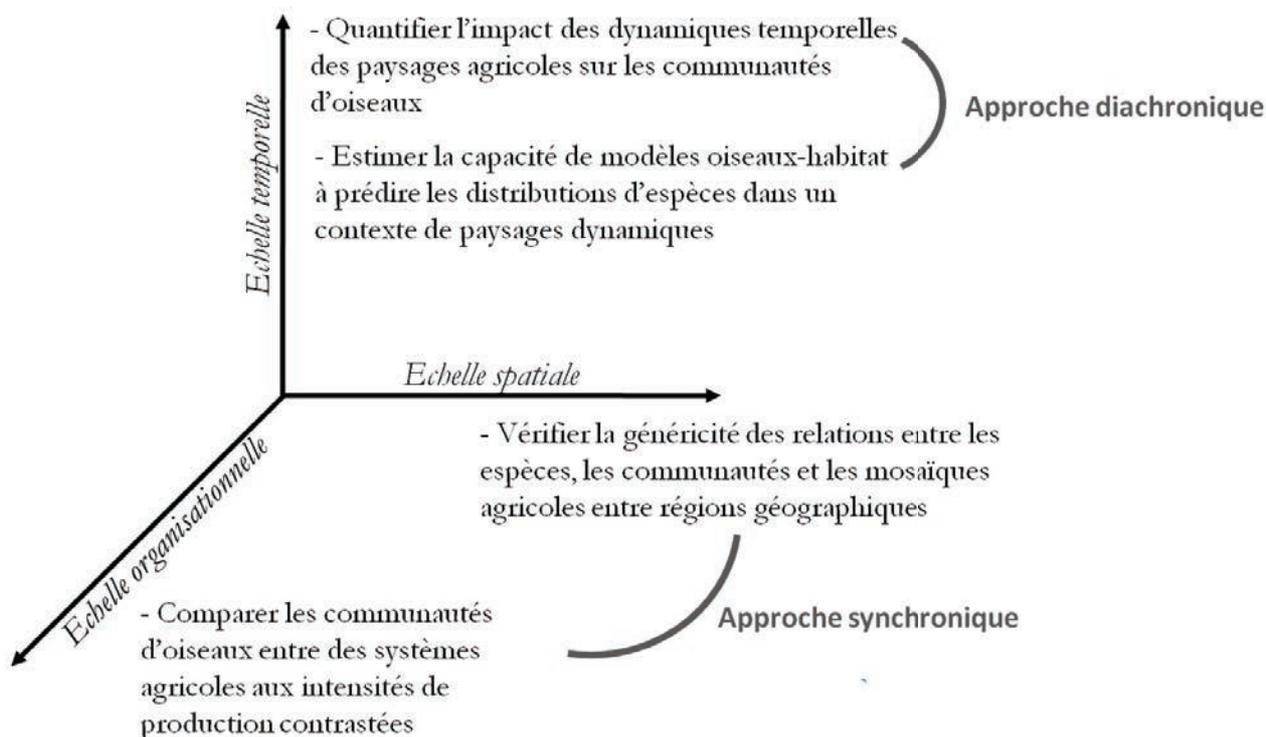


Figure 3 Définition des objectifs de la thèse en fonction des trois échelles qui caractérisent les forces motrices des paysages, et approches utilisées pour répondre à ces objectifs.

2. Positionnement de la thèse dans l'UMR Dynafor

Depuis sa création en 2003, l'UMR DYNAFOR (Dynamiques et écologie des paysages agriforestiers) s'est engagée dans le développement d'un ensemble de recherches qui relève du champ de l'écologie du paysage 'pour l'action'. Il s'agit de faire face aux enjeux actuels dans les espaces ruraux et forestiers, induits par les changements globaux, qui concernent conjointement le climat, l'occupation des terres, la biodiversité et les activités humaines. Cette UMR regroupe un ensemble de chercheurs issus de plusieurs disciplines : agronomie, écologie, économie et sciences forestières. Les travaux de cette thèse sont dans la lignée directe des travaux entrepris depuis plusieurs années par Gérard Balent sur la modélisation des relations entre les oiseaux et les paysages des Coteaux de Gascogne (Balent & Courtiade 1992).

3. Démarche générale et organisation du manuscrit

La structure des différentes parties, leurs objectifs et contenus sont donnés dans la Figure 4 et détaillés dans le texte ci dessous. Les résultats font l'objet d'articles acceptés (\$), soumis (*) ou en préparation (^).

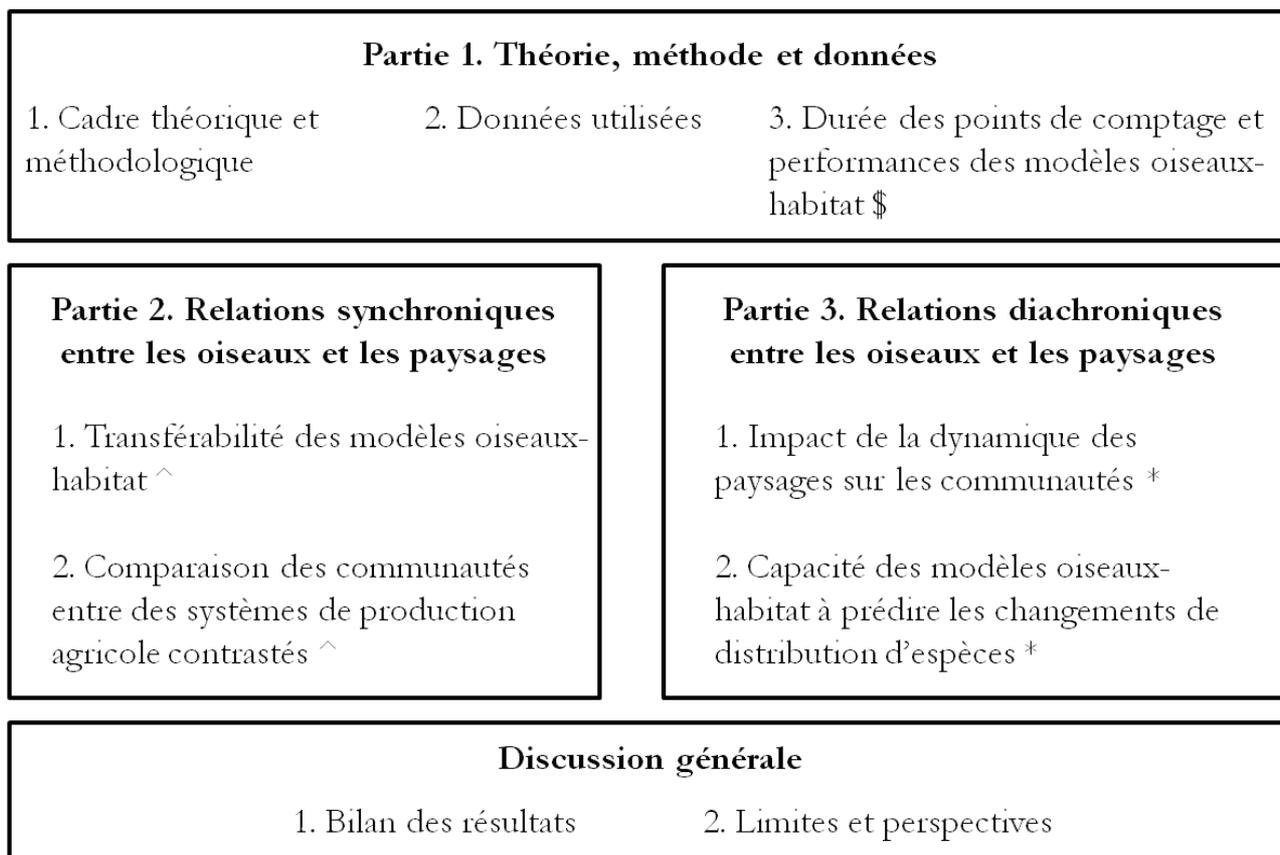


Figure 4 Organisation du manuscrit de thèse

Le manuscrit de cette thèse se décline en trois parties composées chacune de plusieurs chapitres.

La première partie présente tout d'abord le cadre théorique et méthodologique global qui a été utilisé ainsi que la variété des données utilisées. Le dernier chapitre de cette partie est dédié à l'estimation de la fiabilité des données biologiques recueillies sur le terrain et porte sur l'effet de la durée des points de comptage sur les performances des modèles oiseaux-habitat.

La deuxième partie s'intéresse aux relations synchroniques entre la distribution des espèces, des assemblages et les paysages agricoles. Dans le premier chapitre, nous avons évalué dans quelle mesure les relations entre les espèces d'oiseaux et les paysages agricoles sont généralisables entre différentes régions et entre plusieurs années de recueil de données. Dans le second chapitre, nous avons étudié les assemblages d'oiseaux à un grain d'étude particulier, celui de l'exploitation agricole pour comparer les communautés d'oiseaux entre des systèmes agricoles aux intensités de production contrastées.

La troisième partie se focalise sur les relations dynamiques entre les oiseaux et les paysages agricoles. Premièrement, nous avons utilisé des données recueillies à 25 ans d'écart pour quantifier l'impact des changements de la structure des paysages agricoles sur les communautés d'oiseaux. Dans un second temps, nous avons utilisé ces mêmes données pour évaluer la capacité des modèles oiseaux-habitat à prédire l'impact des changements des paysages sur les communautés d'oiseaux en comparant deux approches de modélisation.

Références

- Andren, H. 1992. Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology* **73**:794-804.
- Atauri, J. A., and J. V. de Lucio. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* **16**:147-159.
- Balent, G., and B. Courtiade. 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* **6**:195-211.
- Bennett, A. F., J. Q. Radford, and A. Haslem. 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* **133**:250-264.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, and J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* **18**:182-188.
- Berg, A. 2002. Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland-forest mosaic landscapes. *Bird Study* **49**:art-165.
- Bergin, T. M., L. B. Best, K. E. Freemark, and K. J. Koehler. 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology* **15**:131-143.
- Bohning-Gaese, K. 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography* **24**:49-60.
- Boulinier, T., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. R. Sauer, C. H. Flather, and K. H. Pollock. 1998. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* **95**:7497-7501.
- Boulinier, T., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. R. Sauer, C. H. Flather, and K. H. Pollock. 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* **82**:1159-1169.
- Burel, F., J. Baudry, A. Butet, P. Clergeau, Y. Delettre, D. Le Coeur, F. Dubs, N. Morvan, G. Paillat, S. Petit, C. Thenail, E. Brunel, and J. C. Lefeuvre. 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* **19**:47-60.
- Burel F., J. Baudry, and Y. L. Flem. 1999. *+écologie du paysage: concepts, méthodes et applications. +éd. Tec & doc.*
- Burgi, M., A. M. Hersperger, and N. Schneeberger. 2004. Driving forces of landscape change - current and new directions. *Landscape Ecology* **19**:857-868.
- Chamberlain, D. E., and R. J. Fuller. 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.
- Chamberlain, D. E., R. J. Fuller, R. G. H. Bunce, J. C. Duckworth, and M. Shrubbs. 2002. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* **37**:771.
- Chamberlain, D. E., R. J. Fuller, D. G. Garthwaite, and A. J. Impey. 2001. A comparison of farmland bird density and species richness in lowland England between two periods of contrasting agricultural practice. *Bird Study* **48**:245-251.
- Chapin F. S., O. E. Sala, and E. Huber-Sannwald. 2001. Global biodiversity in a changing environment:

scenarios for the 21st century. Springer.

- Coreau, A., and J. L. Martin. 2007. Multi-scale study of bird species distribution and of their response to vegetation change: a Mediterranean example. *Landscape Ecology* **22**:747-764.
- Cramp S. 1994. *The birds of the western palearctic*. Oxford University Press.
- Cushman, S. A., and K. MacGarigal. 2004. Hierarchical analysis of forest bird species-environment relationships in the Oregon Coast Range. *Ecological Applications* **14**:1090-1105.
- Davis, J., D. Debinski, and B. Danielson. 2007. Local and landscape effects on the butterfly community in fragmented Midwest USA prairie habitats. *Landscape Ecology* **22**:1341-1354.
- Debussche, M., J. Lepart, and A. Dervieux. 1999. Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. *Global Ecology and Biogeography* **8**:3-15.
- Devictor, V., R. Julliard, D. Couvet, and F. Jiguet. 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275**:2743-2748.
- Donald, P. F., R. E. Green, and M. F. Heath. 2001. Agricultural Intensification and the Collapse of Europe's Farmland Bird Populations. *Proceedings: Biological Sciences* **268**:25-29.
- Ernault, A., Y. Tremauville, D. Cellier, P. Margerie, E. Langlois, and D. Alard. 2006. Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biological Conservation* **127**:1-17.
- Farina A. 2006. *Principles and methods in landscape ecology: toward a science of landscape*. Springer.
- Fonderflick, J., P. Caplat, F. Lovaty, M. Thevenot, and R. Prodon. 2010. Avifauna trends following changes in a Mediterranean upland pastoral system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **137**:337-347.
- Forman R. T. T. 1995. *Land Mosaics. The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fukami, T., and D. A. Wardle. 2005. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**:2105-2115.
- Gaba, S., B. Chauvel, F. Dessaint, V. Bretagnolle, and S. Petit. 2010. Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **138**:318-323.
- Garnier, E., S. Lavorel, P. Ansquer, H. Castro, P. Cruz, J. Dolezal, O. Eriksson, C. Fortunel, H. Freitas, C. Golodets, K. Grigulis, C. Jouany, E. Kazakou, J. Kigel, M. Kleyer, V. Lehsten, J. Leps, T. Meier, R. Pakeman, M. Papadimitriou, V. P. Papanastasis, H. Quested, F. Quetier, M. Robson, C. Roumet, G. Rusch, C. Skarpe, M. Sternberg, J. P. Theau, A. Thebault, D. Vile, and M. P. Zarovali. 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.
- Gates, S., and P. F. Donald. 2000. Local extinction of British farmland birds and the prediction of further loss. *Journal of Applied Ecology* **37**:806.
- Gehring, M., and R.K. Swihart. 2004. Home Range and Movements of Long-tailed Weasels in a Landscape Fragmented by Agriculture. *Journal of Mammalogy* **85**:79-86
- Gregory, R. D., D. G. Noble, and J. Custance. 2004. The state of play of farmland birds: population trends and conservation status of lowland farmland birds in the United Kingdom. *Ibis* **146**:1-13.

- Gregory, R. D., A. Van Strien, P. Vorisek, A. W. Gmelig Meyling, D. G. Noble, R. P. B. Foppen, and D. W. Gibbons. 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Serie B)* **360**:269-288.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, R. Virkkala, and K. Rainio. 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology* **41**:824-835.
- Hinsley, S. A., and P. E. Bellamy. 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: a review. *Journal of Environmental Management* **60**:Sp-49.
- Julliard, R., F. Jiguet, and D. Couvet. 2004. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* **10**:148-154.
- Ludwig, T., I. Storch, and R. Graf. 2009. Historic landscape change and habitat loss: the case of black grouse in Lower Saxony, Germany. *Landscape Ecology* **24**:533-546.
- Luoto, M., R. Virkkala, R. K. Heikkinen, and K. Rainio. 2004. Predicting bird species richness using remote sensing in boreal agricultural-forest mosaics. *Ecological Applications* **14**:1946-1962.
- Matson, P. A., W. J. Parton, A. G. Power, and M. J. Swift. 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* **277**:504-509.
- Moeller, A.P. 1986. Mating systems among European passerines: A review. *Ibis* **128**:234-250
- McAlpine, C. A., J. R. Rhodes, M. E. Bowen, D. Lunney, J. G. Callaghan, D. L. Mitchell, and H. P. Possingham. 2008. Can multiscale models of species' distribution be generalized from region to region? A case study of the koala. *Journal of Applied Ecology* **45**:558-567.
- Mccollin, D. 1993. Avian Distribution Patterns in A Fragmented Wooded Landscape (North-Humberside, Uk) - the Role of Between-Patch and Within-Patch Structure. *Global Ecology and Biogeography Letters* **3**:48-62.
- Millan de la Pena, N., A. Butet, Y. Delettre, P. Morant, and F. Burel. 2003. Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **94**:59-72.
- Moreira, F., P. Beja, R. Morgado, L. Reino, L. Gordinho, A. Delgado, and R. Borralho. 2005. Effects of field management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. *Agriculture Ecosystems & Environment* **109**:59-74.
- Mortelliti, A., S. Fagiani, C. Battisti, D. Capizzi, and L. Boitani. 2010. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on forest-dependent birds. *Diversity and Distributions* **16**:941-951.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* **4**:355-364.
- Olf, H., and M. E. Ritchie. 2002. Fragmented nature: consequences for biodiversity. *Landscape and Urban Planning* **58**:83-92.
- Petit, S., and F. Burel. 1998. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **69**:243-252.
- Pickett, S. T. A., and M. L. Cadenasso. 1995. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* **269**:331-334.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, and T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* **269**:347-

- Pino, J., F. Roda, J. Ribas, and X. Pons. 2000. Landscape structure and bird species richness: implications for conservation in rural areas between natural parks. *Landscape and Urban Planning* **49**:35-48.
- Radford, J. Q., and A. F. Bennett. 2007. The relative importance of landscape properties for woodland birds in agricultural environments. *Journal of Applied Ecology* **44**:737-747.
- Radford, J. Q., A. F. Bennett, and G. J. Cheers. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* **124**:317-337.
- Rand, T. A., J. M. Tylianakis, and T. Tschamntke. 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* **9**:603-614.
- Ricci, B. t., P. Franck, J. F. Toubon, J. C. Bouvier, B. t. Sauphanor, and C. Lavigne. 2009. The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology* **24**:337-349.
- Robinson, R. A., and W. J. Sutherland. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* **39**:157.
- Romero-Calcerrada, R., and G. L. W. Perry. 2004. The role of land abandonment in landscape dynamics in the SPA 'Encinares del rio Alberche y Cofio, Central Spain, 1984-1999. *Landscape and Urban Planning* **66**:217-232.
- Saunders, D. A. 1989. Changes in the avifauna of a region, district and remnant as a result of fragmentation of native vegetation: the wheatbelt of Western Australia. *Biological Conservation* **50**:99-136.
- Sirami, C., L. Brotons, and J. L. Martin. 2007. Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* **13**:42-52.
- Sirami, C., A. Nespoulous, J. P. Cheylan, P. Marty, G. T. Hvenegaard, P. Geniez, B. Schatz, and J. L. Martin. 2010. Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: Impacts on multiple taxa. *Landscape and Urban Planning* **96**:214-223.
- Smith, G.T., Arnold, G.W., Sarre, S., Abensperg-Traun, M., Steven, D.E.. 1996. The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the Western Australian wheatbelt. II. Lizards. *Journal of Applied Ecology* **33**:1302-1310.
- Sorte, F., T. Lee, H. Wilman, and W. Jetz. 2009. Disparities between observed and predicted impacts of climate change on winter bird assemblages. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **276**:3167-3174.
- Stoate, C., A. Baldi, P. Beja, N. D. Boatman, I. Herzon, A. van Doorn, G. R. de Snoo, L. Rakosy, and C. Ramwell. 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe - A review. *Journal of Environmental Management* **91**:22-46.
- Stoate, C., N. D. Boatman, R. J. Borralho, C. R. Carvalho, G. R. de Snoo, and P. Eden. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* **63**:337-365.
- Tilman, D. 1999. Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96**:5995-6000.
- Tschamntke, T., A. M. Klein, A. Kruess, I. Steffan-Dewenter, and C. Thies. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**:857-874.

- Tuanmu, M. N., A. s. Vina, G. J. Roloff, W. Liu, Z. Ouyang, H. Zhang, and J. Liu. 2011. Temporal transferability of wildlife habitat models: implications for habitat monitoring. *Journal of Biogeography* **38**:1510-1523.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:171-198.
- Vallecillo, S., L. Brotons, and W. Thuiller. 2009. Dangers of predicting bird species distributions in response to land-cover changes. *Ecological Applications* **19**:538-549.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**:494-499.
- Whittingham, M. J., J. R. Krebs, R. D. Swetnam, J. A. Vickery, J. D. Wilson, and R. P. Freckleton. 2007. Should conservation strategies consider spatial generality? Farmland birds show regional not national patterns of habitat association. *Ecology Letters* **10**:25-35.
- Wretenberg, J., A. Lindström, S. Svensson, T. Thierfelder, and T. Pärt. 2006. Population trends of farmland birds in Sweden and England: similar trends but different patterns of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* **43**:1110-1120.
- Wu, J. G. 2004. Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology* **19**:125-138.
- Zanini, F., J. Pellet, and B. R. Schmidt. 2009. The transferability of distribution models across regions: an amphibian case study. *Diversity and Distributions* **15**:469-480.
- Zurita, G. A., and M. I. Bellocq. 2010. Spatial patterns of bird community similarity: bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest. *Landscape Ecology* **25**:147-158.



Partie 1

Théorie, Méthode et Données

Introduction de la partie

Cette partie se compose de trois chapitres. Dans le premier, j'expose le cadre théorique et méthodologique sur lequel les travaux de cette thèse s'appuient. En particulier, je présente le concept de niche sur lequel s'appuie la plupart des modèles de distribution d'espèces. Dans le deuxième chapitre, je présente les trois ensembles de données utilisés dans cette thèse. Enfin, le troisième chapitre, sous forme d'article, revient sur une question d'ordre méthodologique, utile pour l'ensemble du travail, sur l'effet de la durée des points de comptage sur les modèles oiseaux-habitat.

Article

Bonthoux, S. and Balent, G. 2011. Point count duration: 5 minutes are usually sufficient to model the distribution of bird species and study the structure of communities for a French landscape. *Journal of Ornithology* sous presse

Chapitre 1

Cadre théorique et méthodologique

Dans cette thèse, j'aborde, au travers de la modélisation, les relations entre les patrons biologiques et les paysages à deux niveaux d'organisation, celui des espèces et celui des assemblages d'espèces ou communautés. Depuis une dizaine d'années, notamment depuis la publication de Guisan & Zimmermann (2000), un large cadre théorique et méthodologique s'est développé autour de la modélisation des distributions d'espèces. Hormis le Chapitre 2 de la Partie 2 où seules des métriques au niveau des assemblages sont modélisées, tous les autres travaux se rapportent, en partie ou en totalité, à ce cadre.

1. Les modèles de distribution d'espèces

Les modèles de distribution d'espèces (SDM pour Species distribution models \approx niche model \approx habitat model) sont devenus un champ fondamental de la recherche scientifique en écologie, où ils sont utilisés pour la compréhension des relations espèces-environnement, les prévisions écologiques et la planification de la conservation des espèces (Guisan & Zimmermann 2000, Austin 2002, Guisan & Thuiller 2005, Araujo & Guisan 2006, Elith & Leathwick 2009). Les SDMs sont des modèles statistiques corrélatifs dans lesquels l'occurrence, et moins souvent l'abondance, des espèces est reliée à un ensemble de variables environnementales. La mise en œuvre des SDMs passe par plusieurs étapes (Guisan & Thuiller 2005) : (i) la conceptualisation, (ii) la préparation des données biologiques et environnementales, (iii) l'ajustement des modèles, (iv) l'évaluation des modèles, (v) les prédictions spatiales et (vi) l'évaluation de l'applicabilité des modèles. Ces étapes détaillées peuvent être regroupées en trois étapes principales (Austin 2002). La **théorie ou cadre conceptuel** du modèle est nécessaire pour formuler les hypothèses quant au modèle à simuler. L'ensemble des **données** regroupe les données biologiques et les données environnementales. Les données biologiques doivent faire l'objet d'un échantillonnage approprié et posent, par leur nature (valeurs manquantes, grand nombre de zéros) des contraintes de modélisation sur lesquelles nous reviendrons. Les données environnementales doivent être judicieusement choisies en fonction des hypothèses avancées dans le modèle conceptuel. Enfin, il s'agit d'identifier les **modèles statistiques** les plus adéquats et les plus fiables pour modéliser les variables réponses (e.g. des modèles mixtes pour modéliser l'abondance des espèces Potts & Elith 2006, Heinanen & von Numers 2009).

2. La théorie : niche fondamentale et niche réalisée

La théorie de la niche écologique est le concept majeur auquel font échos les modèles de distribution d'espèces. Le concept de niche écologique fait référence aux gammes de conditions et de qualité des ressources sous lesquelles un organisme ou une espèce peut vivre. Ce concept a évolué à travers les temps et trouve aujourd'hui plusieurs interprétations. Grinnell (1917), le premier, a associé la niche aux facteurs environnementaux qui influencent la distribution d'une espèce. De façon différente, Elton (1927) a défini la niche comme le rôle fonctionnel qu'une espèce joue au sein de la communauté biotique. Hutchinson (1957) a ensuite défini la niche comme un hypervolume constitué des dimensions environnementales dans lesquelles une espèce peut survivre et se reproduire. Plus tard, Hutchinson a distingué la **niche fondamentale**, définie par la réponse de l'espèce à son environnement en l'absence d'interactions, de la **niche réalisée** définie comme les dimensions environnementales dans lesquelles l'espèce peut survivre et se reproduire, incluant les effets des interactions

biotiques (Figure 5 A-B). L'hypervolume d'Hutchinson suggère qu'il existe de multiples facteurs causals de la distribution des espèces et cela est représenté dans les SDMs par les multiples variables explicatives utilisées.

La simplification la plus fréquente trouvée dans la littérature sur les SDMs est la suivante : les distributions observées des espèces étant contraintes par les interactions biotiques et les ressources limitantes, les SDMs quantifient la niche réalisée des espèces. Il est aussi avancé que seulement les modèles mécanistes, basés sur des mesures physiologiques et des paramètres de comportement (e.g. Kearney & Porter 2004), ou des SDMs basés sur des données ex situ (e.g. une croissance de plante dans des jardins botaniques à l'extérieur de son milieu naturel, Vetaas 2002) peuvent approcher la niche fondamentale.

Plus récemment, Pulliam (2000) a proposé un cadre dans lequel le concept de niche d'Hutchinson est couplé à la théorie source-puits (Pulliam, 1988) et à la théorie des métapopulations (Hanski 1999), pour expliquer la relation entre la distribution des espèces et les habitats. Pulliam (1988) a différencié les habitats 'sources' où la reproduction locale excède le taux de mortalité (taux de croissance > 0), des habitats 'puits' où des individus sont présents mais où le taux de croissance de la population est négatif. Dans le cadre de la théorie de la métapopulation (Hanski 1999), une espèce peut être absente d'une tache d'habitat adaptée à ses exigences écologiques à cause d'une extinction locale résultant de dynamiques de population, ou à cause de ses capacités limitées de dispersion. Ces deux théories élargissent la vision de la niche réalisée d'Hutchinson et suggèrent respectivement qu'une espèce peut être trouvée dans un habitat inadapté et/ou être absente d'un habitat adapté (Figure 5 C-D).

Il est important de rappeler ici que la niche devrait être définie à partir d'observations empiriques d'individus qui se reproduisent avec succès, et que toute la population a un taux de croissance positif. La plupart des SDMs sont basés sur de simples observations de présence-absence, ou parfois sur des valeurs d'abondance, mais en pratique il est difficile de mesurer des paramètres de reproduction sexuelle à partir d'une seule ou de quelques visites de terrain (Guisan & Thuiller 2005). Ces considérations récentes du concept de niche ont inspiré des modélisateurs à inclure des paramètres comme la dispersion (Dullinger *et al.* 2004) et les dynamiques de population (Changhui 2000) pour expliquer et prédire les patrons biogéographiques observés.

Quand le concept de niche est appliqué dans une modélisation statique de la distribution des espèces, sans l'inclusion d'éléments dynamiques, il est fait le postulat que les espèces sont en équilibre avec les conditions environnementales contemporaines et que la distribution observée est directement indicative des tolérances environnementales et des ressources nécessaires à l'espèce. Il est suggéré que ce postulat est d'autant plus respecté que les modèles biologiques d'intérêt sont mobiles et réagissent rapidement à des perturbations (Guisan & Zimmermann 2000) comme par exemple les oiseaux par rapport aux plantes.

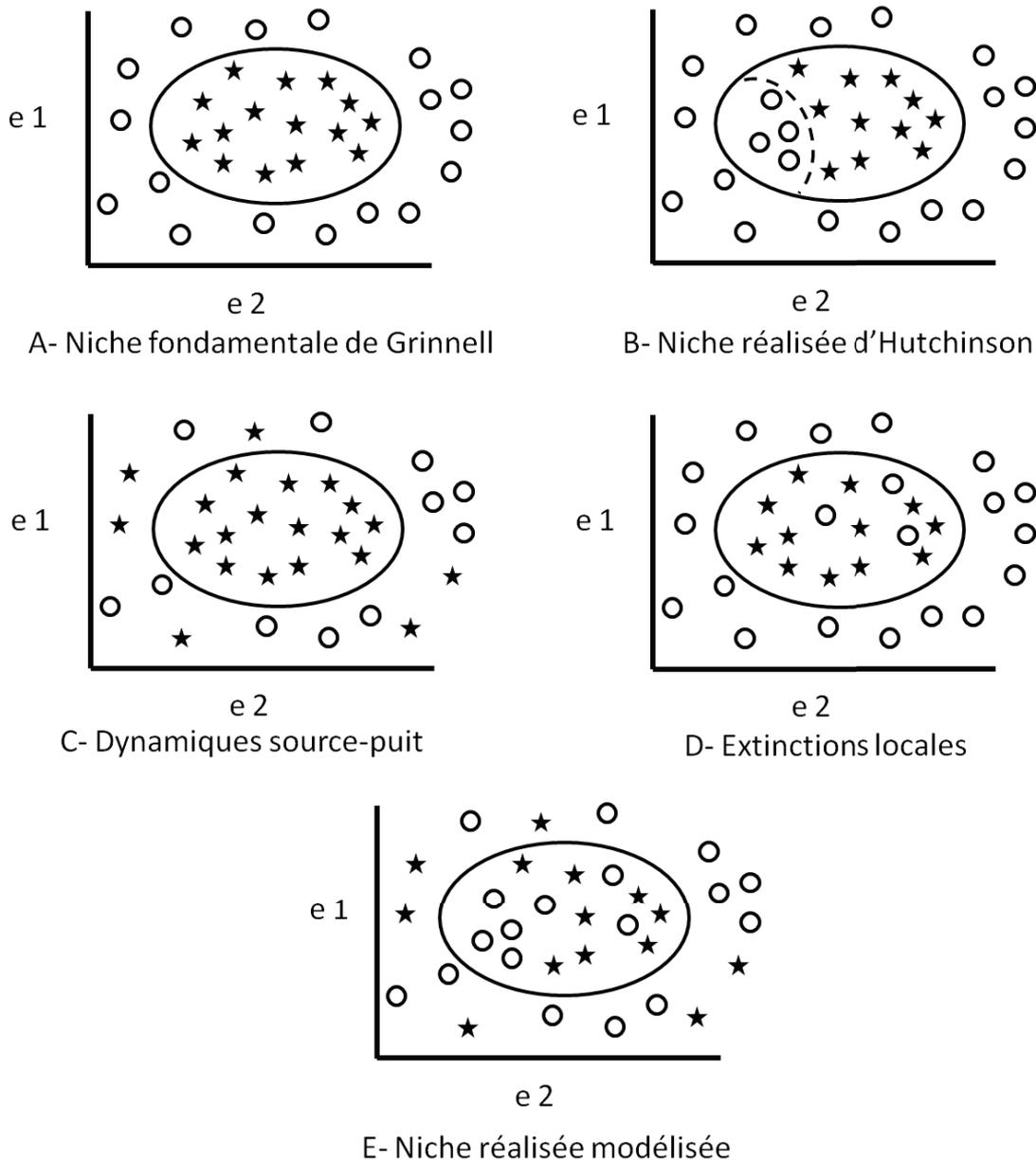


Figure 5 Cinq représentations de la relation entre la niche et la distribution d'une espèce. Dans chaque diagramme, l'ellipse solide représente la niche fondamentale ou la combinaison des facteurs environnementaux (e_1 et e_2) pour laquelle l'espèce a un taux de croissance égal ou supérieur à 1. Les étoiles indiquent la présence de l'espèce dans une tache d'habitat caractérisée par des valeurs particulières de e_1 et e_2 , les cercles indiquent l'absence de l'espèce dans une tache d'habitat. A- L'espèce se trouve dans toutes les taches où l'habitat est favorable. B- L'espèce est absente dans des portions de sa niche fondamentale occupées par un compétiteur dominant. C- En accord avec la théorie source-puit, l'espèce peut être présente dans des taches où le taux de croissance est inférieur à 1. D- Les dynamiques de métapopulation et les potentielles capacités limitées de dispersion induisent que l'espèce peut être absente de taches d'habitat adaptées. E- Vue combinée des quatre représentations précédentes. (Adapté de Pulliam 2000)

3. Les données biologiques et les métriques paysagères

3.1. Les données biologiques

Les données biologiques utilisées dans les SDMs peuvent être des données en présence-absence ou des données d'abondance (on peut aussi utiliser de simples présences, mais je n'utilise pas ce type de données dans la thèse). Une caractéristique de beaucoup d'ensembles de données, quelle que soit leur nature, est leur tendance à contenir une large proportion d'absences (Martin 2005). Les absences proviennent de quatre sources, deux d'entre elles mènent à de 'vraies absences' et les deux autres à de 'fausses absences' (Martin 2005). La première source de vraies absences provient des processus écologiques, des traits de vie de l'espèce, qui mènent au fait que les sites ne sont pas occupés (i.e. habitat inadapté). Deuxièmement, une vraie absence peut se produire simplement par hasard, parce que l'espèce ne sature pas entièrement l'habitat adapté (e.g. à cause d'extinctions locales causées par de la stochasticité démographique). Le premier type de fausse absence est causé par l'observateur qui n'enregistre pas une espèce qui occupe un site, car elle n'était pas présente au moment du recensement. Ce biais d'échantillonnage peut être dû à une surface ou un temps d'échantillonnage trop réduit. Le second type de fausse absence provient d'un problème de détectabilité, c'est à dire quand l'espèce occupe un site, est présente au moment de l'échantillonnage, mais l'observateur ne l'a pas détectée. Ce type d'erreur est le plus commun pour les espèces discrètes. Je reviendrai dans le troisième chapitre de cette partie sur la sensibilité des modèles oiseaux-habitat aux probabilités de détection des espèces d'oiseaux.

3.2. Les métriques paysagères : des variables proximales ou distales pour expliquer la distribution des espèces ?

Austin (2002) a classé les facteurs qui affectent les distributions des espèces en deux groupes : les facteurs proximaux (causals) et les facteurs distaux (substituts). Les facteurs proximaux sont des ressources directes pour les organismes. Un exemple d'utilisation de variables proximales se trouve dans l'étude de Vanreusel *et al.* (2007) où ils modélisent la distribution de deux espèces de papillons en fonction de ressources directement reliées aux fonctions écologiques (plante hôte, sources de nectar, abri, microclimat) plutôt qu'à des variables de remplacement. Les facteurs distaux expliquent indirectement la distribution des espèces et sont supposés bien corrélés aux facteurs proximaux. Ces facteurs sont souvent plus faciles à mesurer que les facteurs proximaux. Lillevosk & Parrent (2007) expliquent par exemple que, pour modéliser la distribution des champignons mycorrhiziens, la latitude, la topographie, la géologie, le climat, la déposition de l'azote et l'ozone atmosphérique sont beaucoup plus faciles à mesurer que l'humidité du sol, la texture du sol ou le carbone sous le sol alloué par l'arbre hôte.

Dans cette thèse, j'ai utilisé des variables de composition et de structure des paysages (le pourcentage des différents types d'utilisations du sol et un indice de Shannon pour refléter hétérogénéité des paysages) pour expliquer la distribution des espèces et la structure des communautés d'oiseaux. Ces variables peuvent être vues comme intermédiaires le long d'un gradient proximal-distal. En effet, les différents types d'utilisations du sol comme par exemple les haies, les forêts ou les cultures permettent d'expliquer directement le lieu de nidification des espèces qui nichent dans les arbres ou sur le sol des cultures. En revanche, ces variables sont indirectes pour refléter les ressources en nourriture. On fait par exemple implicitement le postulat que des prairies

extensives, avec un couvert permanent, sont corrélées positivement plus fortement avec la disponibilité en insectes que les grandes cultures traitées aux pesticides et dont le travail du sol perturbe le cycle de vie des insectes.

4. La modélisation statistique

4.1. Modéliser pour expliquer ou pour prédire ?

L'utilisation des modèles de distributions d'espèces est faite dans un objectif explicatif et/ou prédictif (Araujo & Guisan 2006, Elith & Leathwick 2009). Dans certains cas, les modèles peuvent permettre de comprendre les processus à l'origine des patrons écologiques ou des relations entre une espèce et son environnement (Heikkinen *et al.* 2007). Dans ce cas, l'objectif est de savoir si la combinaison des variables explicatives introduites dans le modèle statistique permet d'expliquer correctement les variations de la variable réponse. On mesure le degré de concordance entre les observations et les valeurs ajustées par le modèle (Pearce & Ferrier 2000). Pour quantifier cette performance, différentes mesures existent selon le type de méthodes statistiques. Il peut s'agir par exemple d'un R^2 pour les modèles linéaires ou d'un pourcentage de déviance expliquée pour les GLMs (Modèle Linéaire Généralisé) et les GAMs (Modèle Additif Généralisé).

Dans d'autres cas, les SDMs sont extrapolés pour prédire la distribution des espèces dans des domaines géographiques non échantillonnés (e.g. Randin *et al.* 2006, McAlpine *et al.* 2008, Vallecillo *et al.* 2009). Ces modèles peuvent être également couplés à de multiples scénarios alternatifs d'évolution de l'environnement (e.g. du climat ou des paysages) pour évaluer les impacts des changements environnementaux potentiels sur les communautés d'espèces (e.g. Jetz *et al.* 2007, Buisson & Grenouillet 2009). Cet intérêt pour la prédiction s'est considérablement développé dans les études des dernières années (Guisan & Thuiller 2005). Il s'agit de quantifier la capacité du modèle statistique calibré à reproduire une distribution observée de présence-absence ou d'abondance. Différents types de mesures existent pour évaluer les performances des modèles à prédire des présence-absence, par exemple l'AUC de courbe ROC (Area Under the Curve of Receiver Operating Characteristic) ou à prédire des abondances, par exemple le coefficient de corrélation de rang de Spearman.

Dans cette thèse, j'ai construit différents modèles soit à visée explicative et/ou prédictive en fonction des objectifs posés (voir Tableau 1 du Chapitre 2).

4.2. De nombreuses méthodes mathématiques disponibles

Deux grands groupes de méthodes statistiques sont couramment utilisés dans la littérature dans un objectif explicatif. Le premier groupe est celui des méthodes de régression (e.g. Modèle Linéaire, GLM ou encore GAM). Ces méthodes sont univariées car une seule variable réponse est reliée à plusieurs variables explicatives (e.g. Sanderson *et al.* 2009, Wretenberg *et al.* 2010). Les méthodes de régressions sont largement utilisées par les écologues et elles peuvent être étendues à des types de données complexes. Par exemple, quand le nombre de zéros (i.e. absences) est tellement important que les données ne peuvent pas s'ajuster à des distributions standards (e.g. la distribution de poisson pour des données d'abondance), l'ensemble de données est dit 'gonflé à zéro'. Dans ce cas, les méthodes classiques de régressions (comme par exemple un GLM avec une distribution de poisson) ne sont pas adaptées. Des modèles alternatifs comme les modèles 'gonflés à zéros' ou les modèles

mélangés ont été développés pour remédier à ce problème (Martin *et al.* 2005, Potts & Elith 2006). Dans cette thèse, j'ai utilisé ces types de modèles dans le chapitre 1 de la partie 2 pour modéliser des abondances d'espèces. Le deuxième groupe est celui des méthodes d'ordination (e.g. Analyse Canonique des Correspondances (CCA), Ordination quadratique sous contraintes (CQO)) dans lesquelles les espèces sont ordonnées le long de gradients qui sont des combinaisons linéaires des variables explicatives. Ces méthodes sont multivariées car plusieurs variables réponses (e.g. la distribution de plusieurs espèces) sont simultanément reliées aux variables explicatives (e.g. Cushman & MacGarigal 2004, Sirami *et al.* 2007).

Plus récemment, des chercheurs ont spécialement développé des méthodes pour la prédiction, incluant les méthodes de classification et les méthodes par apprentissage (e.g. les réseaux de neurones artificiels, Lek & Guégan 1999, Olden *et al.* 2004, Monteil *et al.* 2005 et les forêts d'arbres décisionnels, Prasad *et al.* 2006, Cutler *et al.* 2007). Certaines de ces méthodes fournissent des sélections de variables et des estimations de coefficient bien contrôlées, et plusieurs sont capables de détecter et d'ajuster automatiquement des interactions entre variables prédictives (Elith & Leathwick 2009). En conséquence, les performances prédictives de ces nouvelles méthodes peuvent dépasser celles des techniques plus conventionnelles (Elith *et al.* 2006). La nature complexe et parfois 'boite noire' de ces techniques a probablement limité leur utilisation, particulièrement pour les études se focalisant sur l'interprétation écologique des modèles. Cependant, des outils pour visualiser et résumer les sorties de ces modèles sont en développement (Monteil *et al.* 2005, Elith & Leathwick 2009).

En fonction des objectifs des études et des types de variables réponses mesurées, j'ai utilisé différentes méthodes statistiques mentionnées dans le Tableau 1 du Chapitre 2. La justification du choix de ces méthodes est détaillée dans les différents chapitres du manuscrit.

Références

- Araujo, M. B., and A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* **33**:1677-1688.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* **157**:101-118.
- Buisson, L., and G. Grenouillet. 2009. Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions* **15**:613-626.
- Changhui, P. 2000. From static biogeographical model to dynamic global vegetation model: a global perspective on modelling vegetation dynamics. *Ecological Modelling* **135**:33-54.
- Cushman, S. A., and K. MacGarigal. 2004. Hierarchical analysis of forest bird species-environment relationships in the Oregon Coast Range. *Ecological Applications* **14**:1090-1105.
- Cutler, D. R., T. C. Edwards, K. H. Beard, A. Cutler, K. T. Hess, J. Gibson, and J. J. Lawler. 2007. Random forests for classification in ecology. *Ecology* **88**:2783-2792.
- Dullinger, S., T. Dirnbock, and G. Grabherr. 2004. Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology* **92**:241-252.
- Elith, J., H. Graham, P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier, A. Guisan, J. Hijmans, F. Huettmann, R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, G. Lohmann, A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, C. M. Overton, P. A. Townsend, J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, S. Wisz, and E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**:129-151.

- Elith, J., and J. R. Leathwick. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **40**:677-697.
- Elton C. S. 1927. *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* **34**: 427–433.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**:993-1009.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147-186.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, R. Virkkala, R. G. Pearson, and J. H. Korber. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography* **16**:754-763.
- Heinanen, S., and M. von Numers. 2009. Modelling species distribution in complex environments: an evaluation of predictive ability and reliability in five shorebird species. *Diversity and Distributions* **15**:266-279.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22** (2): 415–427
- Jetz, W., D. S. Wilcove, and A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *Plos Biology* **5**:1211-1219.
- Kearney, M., and W. P. Porter. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* **85**:3119-3131.
- Lek, S., and J. F. Guégan. 1999. Artificial neural networks as a tool in ecological modelling, an introduction. *Ecological Modelling* **120**:65-73.
- Lilleskov, E. A., and J. L. Parrent. 2007. Can we develop general predictive models of mycorrhizal fungal community-environment relationships? *New Phytologist* **174**:250-256.
- Martin, T. G., B. A. Wintle, J. R. Rhodes, P. M. Kuhnert, S. A. Field, S. J. Low-Choy, A. J. Tyre, H. P. Possingham, and M. Anderson. 2005. Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters* **8**:1235-1246.
- McAlpine, C. A., J. R. Rhodes, M. E. Bowen, D. Lunney, J. G. Callaghan, D. L. Mitchell, and H. P. Possingham. 2008. Can multiscale models of species' distribution be generalized from region to region? A case study of the koala. *Journal of Applied Ecology* **45**:558-567.
- Monteil, C., M. Deconchat, and G. Balent. 2005. Simple neural network reveals unexpected patterns of bird species richness in forest fragments. *Landscape Ecology* **20**:513-527.
- Olden, J. D., M. K. Joy, and R. G. Death. 2004. An accurate comparison of methods for quantifying variable importance in artificial neural networks using simulated data. *Ecological Modelling* **178**:389-397.
- Potts, J. M., and J. Elith. 2006. Comparing species abundance models. *Ecological Modelling* **199**:153-163.
- Prasad, A., L. Iverson, and A. Liaw. 2006. Newer Classification and Regression Tree Techniques: Bagging and Random Forests for Ecological Prediction. *Ecosystems* **9**:181-199.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* **132**:652-661.

- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**:349-361.
- Randin, C. F., T. Dirnbock, S. Dullinger, N. E. Zimmermann, M. Zappa, and A. Guisan. 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography* **33**:1689-1703.
- Sanderson, F., A. Kloch, K. Sachanowicz, and P. Donald. 2009. Predicting the effects of agricultural change on farmland bird populations in Poland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **129**.
- Sirami, C., L. Brotons, and J. L. Martin. 2007. Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* **13**:42-52.
- Vallecillo, S., L. Brotons, and W. Thuiller. 2009. Dangers of predicting bird species distributions in response to land-cover changes. *Ecological Applications* **19**:538-549.
- Vanreusel, W., Maes, D., and Van Dyck H. 2007. Transferability of Species Distribution Models: a FunctionalHabitat Approach for Two Regionally Threatened Butterflies. *Conservation Biology* **21**:201-212
- Vetaas, O. R. 2002. Realized and potential climate niches: a comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography* **29**:545-554.
- Wretenberg, J., T. Part, and A. Berg. 2010. Changes in local species richness of farmland birds in relation to land-use changes and landscape structure. *Biological Conservation* **143**:375-381.

Chapitre 2

Ensembles de données biologiques utilisés

J'ai utilisé trois ensembles de données biologiques pour répondre aux différents objectifs de la thèse. Deux ensembles ont été recueillis sur le site d'étude 'Vallée et Coteaux de Gascogne'. Le troisième ensemble a été recueilli sur les trois sites d'études du programme ANR BiodivagriM (incluant le site des Vallées et Coteaux de Gascogne) (Figure 6).

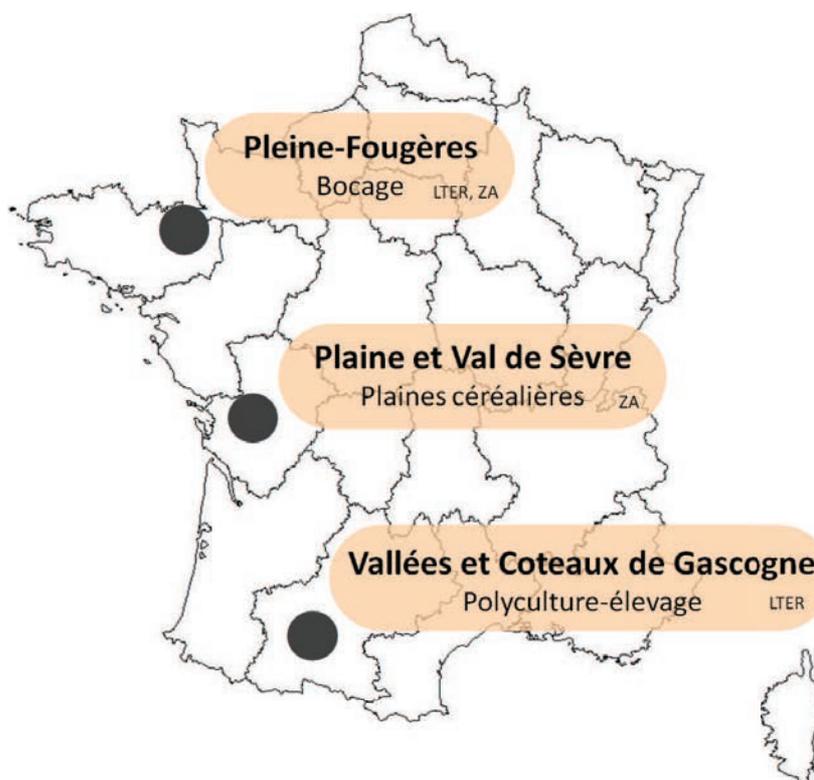


Figure 6 Les trois sites d'étude et leurs systèmes agricoles dominants dans lesquels ont été recueillies les données utilisées dans cette thèse

1. Les sites d'étude

1.1. Le site LTER des Vallées et Coteaux de Gascogne

Le site des 'Vallées et Coteaux de Gascogne' est localisé sur le canton d'Aurignac, au sud-ouest de Toulouse (Figure 6). Ce site est étudié depuis 1981 par des chercheurs de l'INRA-SAD à l'initiative de Gérard Balent. Il constitue un des terrains pilotes de l'UMR Dynafor, depuis la création de cette dernière en 2003. La profondeur temporelle des recherches et leur nature interdisciplinaire développée dans le cadre de l'UMR (Deconchat *et al.* 2007) lui a valu d'être labélisé site d'étude écologique à long terme (LTER : Long Term Ecological Research). Les travaux à long terme engagés sur ce site, permettent maintenant de comparer de nombreuses données écologiques, agronomiques et sociologiques collectées à différentes périodes.

Le relief de ce site se caractérise par des coteaux orientés nord-sud parallèles entre eux, séparés par des vallons au fond desquels coulent des ruisseaux, le plus souvent non permanents. Ces coteaux se terminent au sud par une vallée plus large orientée est-ouest. L'altitude varie de 250 m au fond des vallons jusqu'à 400 m au sommet des coteaux. Le climat est tempéré avec des influences méditerranéennes et océaniques. L'hiver est doux et

humide et les étés sont chauds et secs. La température annuelle moyenne est de 11°C et la quantité annuelle de précipitations cumulées représente 750 mm.

Actuellement, le système de polyculture-élevage est le système agricole dominant de cette région. La mosaïque paysagère est composée de petits bois (souvent pas plus de quelques hectares), de prairies dans les zones accidentées et de cultures localisées dans les fonds de vallées.

Avant la modernisation agricole, les activités agricoles étaient très diversifiées dans cette région et orientées vers l'autosubsistance : céréales, bovins, ovins, porcs, volailles, vignes, bois. Au début des années 1960, la zone d'étude était décrite comme un pays à structure homogène où dominaient les exploitations de 20-30 hectares (Choisis 2010). Entre les recensements agricoles de 1970 et 2000, le nombre d'exploitations du canton d'Aurignac a été divisé par 2,3. Au niveau du paysage, cette évolution agricole a mené à un agrandissement de la taille moyenne des parcelles et à une diminution de la quantité de prairies. Cependant, la surface des éléments boisés qui étaient des ressources en bois de chauffage et en bois d'œuvre, est restée relativement stable. Les haies sont notamment restées assez présentes, probablement grâce à l'organisation sociale agricole dite 'à maison', caractéristique du sud-ouest de la France (Sourdril 2006). Ce système se caractérise par une permanence des patrimoines fonciers des 'maisons' sur le territoire et des relations entre voisins.

1.2. La Zone Atelier de Pleine-Fougères

Le site de Pleine-Fougères est situé au nord-est du département d'Ille-et-Vilaine, au sud de la Baie du Mont-Saint-Michel. La pluviométrie annuelle est de 750 mm par an, répartie uniformément toute l'année ; la température moyenne est de 6°C en janvier et de 18,2°C en Août. Ce site se caractérise par une structure du paysage contrastée : le sud de la zone a encore un réseau de haies dense avec une forte densité d'arbres, beaucoup de petites prairies et des petits bois, alors que le nord de la zone a peu de haies, de prairies et de bois. Ce site est membre du réseau 'Zone Atelier' de l'Institut Ecologie et Environnement du CNRS qui vise à favoriser les approches interdisciplinaires pour mener des recherches sur les relations entre les sociétés et leur environnement. Cela implique des observations sur plusieurs années, des enquêtes sur un site central avec des travaux sur un environnement plus large (régional) et des sites complémentaires sur lesquels sont analysées de nouvelles situations. Ce site est aussi membre du réseau européen LTER-Europe et du réseau international ILTER de sites de recherche à long terme en écologie, ce qui permet de mener des recherches en réseau aux niveaux national, européen et international. Ce terrain d'étude est principalement utilisé par des laboratoires de recherche membres du Caren (Centre armoricain de recherche en environnement).

1.3. La Zone Atelier de Plaine et Val de Sèvre

Cette Zone Atelier se situe au sud du département des Deux-Sèvres en région Poitou-Charentes. Les précipitations moyennes annuelles sont de 780 mm ; la température moyenne est de 5,6°C en hiver et 18,9°C en été. Le paysage est une plaine céréalière intensive de près de 500 km² (céréales, maïs, tournesol, pois et colza) dans laquelle l'élevage (bovins, caprins) est encore présent mais en forte diminution : environ 15% des parcelles sont occupées par des prairies (temporaires ou permanentes) contre 60 % en 1970.

Ce site est aussi membre du réseau « zone atelier » du CNRS et est principalement le terrain d'étude des chercheurs du CEBC (Centre d'Etude Biologique de Chizé).

Pleine-Fougères (bocage)



<http://www.caren.univ-rennes1.fr/pleine-fougères/>

Zone de bocage dense



<http://www.caren.univ-rennes1.fr/pleine-fougères/>

Zone de bocage lâche

Plaine et Val de Sèvre (plaine céréalière)



<http://www.zaplainevaldesevre.fr/>



S.Bonthoux

Vallées et Coteaux de Gascogne (polyculture élevage)



J.Willm



J.Willm

Figure 7 Représentation du paysage des trois sites d'étude

2. Données recueillies sur le site des Coteaux de Gascogne

2.1. 256 points de comptage en 1982 et 2007 pour l'étude de la dynamique des communautés

Des membres de l'unité Dynafor ont répété 256 points de comptage en 1982 et en 2007 sur le canton d'Aurignac, dans l'objectif d'étudier simultanément les dynamiques des communautés d'oiseaux et des paysages. En 1982, suite à une étude préalable sur l'ensemble du canton d'Aurignac, G.Balent et B.Courtiade ont réparti les 256 points de façon stratifiée dans les paysages agricoles, de sorte à maximiser l'étendue des gradients des différentes utilisations du sol (Figure 8). Balent & Courtiade (1992) ont ensuite utilisé ces données pour construire un modèle oiseau-paysage. En 2007, plusieurs membres de Dynafor (G.Balent, M.Deconchat, P.Caniot et L.Raison) ont répété ces mêmes points, dans l'objectif de mettre en parallèle l'évolution des paysages et des communautés d'oiseaux sur une période de 25 ans. Aux deux dates, en mai, l'abondance des espèces d'oiseaux a été enregistrée sur chaque point, dans un rayon de 125 m, pendant la période du pic d'activité vocal des oiseaux (6h00 à 11h00). La durée des points de comptage était de 20 minutes. J'ai utilisé ces données à deux dates dans trois chapitres de cette thèse (P1C1, P3C1 et P3C2 ; voir Tableau 1)

2.2. Grille systématique de points de comptage sur 4 communes pour comparer les communautés dans les territoires des systèmes agricoles

Les agronomes de Dynafor ont recueilli en 2006 des données spatialisées sur les territoires d'exploitations agricoles de quatre communes du canton d'Aurignac, situées dans la vallée de la Nère. Dans l'objectif de comparer les communautés d'oiseaux entre les territoires des différents systèmes de production, nous (G.Balent, S.Bonthoux, B.Couillens, F.Blanc, L.Raison et M.Deconchat) avons effectué des points de comptage en mai-juin 2009 sur le territoire de ces quatre communes. Cet ensemble de données est constitué de 676 points de comptage, répartis sur une grille systématique avec une maille de 250 m (Figure 8). Nous avons recueilli ces points avec la même méthode standardisée que pour les points décrits précédemment. J'ai pu ensuite recouper cette grille de points de comptage avec le territoire des exploitations agricoles. J'ai utilisé ces données dans le chapitre P2C2.

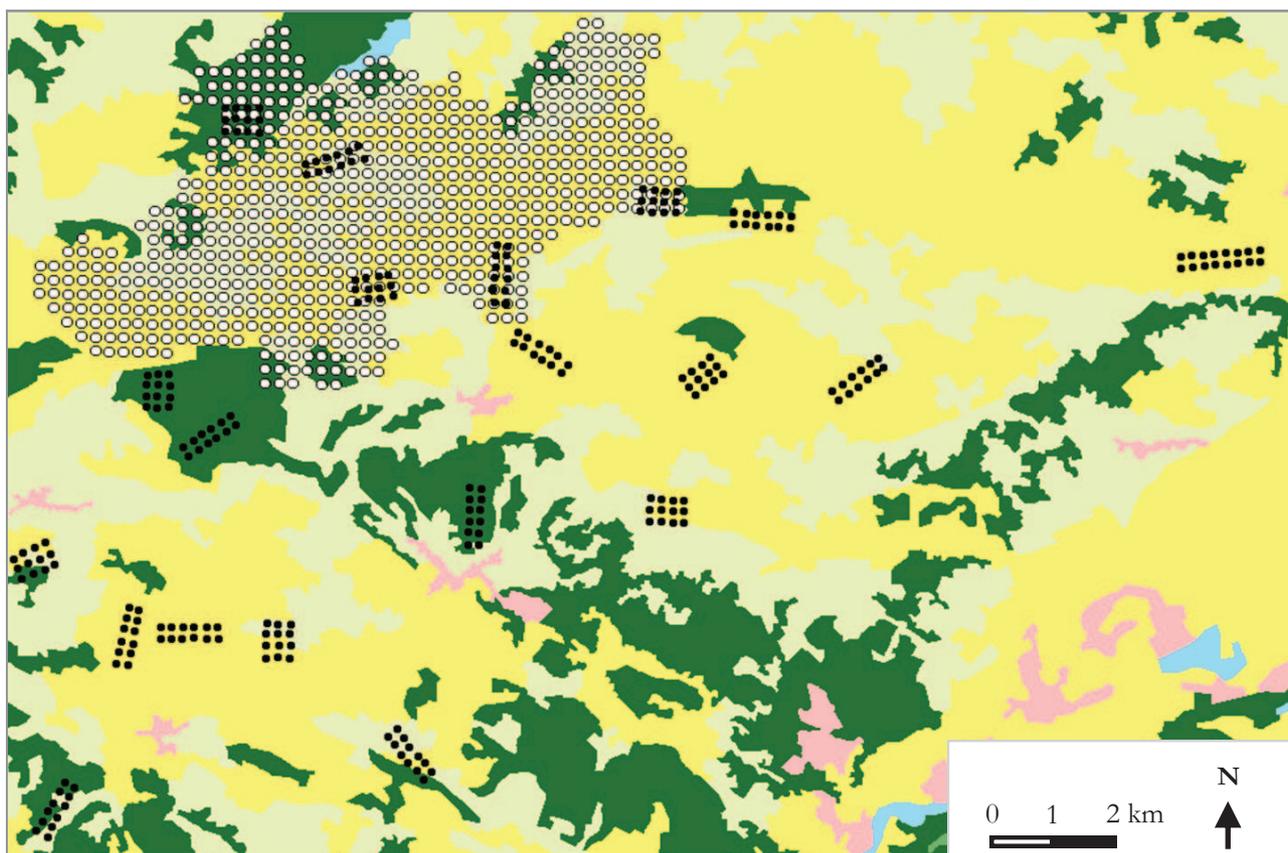


Figure 8 Distribution des points de comptage des deux ensembles de données recueillis sur le site des Vallées et Coteaux de Gascogne : 256 points effectués en 1982 et 2007 (points noirs) et 676 points effectués en 2009, répartis sur une grille systématique couvrant le territoire de quatre communes (points blancs). Afin de donner une idée des utilisations du sol, un fond de carte issu de Corine Land Cover 2006 a été ajouté (jaune : culture, vert clair : prairie, vert foncé : forêt, rose : bâti et bleu : eau)

3. Données recueillies sur les trois sites d'étude de BiodivAgriM pour vérifier la généricité des modèles oiseaux-habitat

Comme vu précédemment, les trois sites d'étude ont l'avantage de présenter des paysages différents : bocage à Pleine-Fougère, grandes cultures à Chizé et polyculture-élevage en Gascogne (Figure 7). Dans le cadre du dispositif sur les relations oiseaux-paysage de ce projet, nous (un ou plusieurs ornithologues dans chaque site) avons répété 320 points de comptage, en 2009 et en 2010, sur chacun des sites. Nous avons réparti ces points de façon systématique au sein de 20 carrés de 1 km de côté. Comme il a été montré que le taux de boisement est le gradient paysager qui explique le mieux la variabilité des assemblages d'oiseaux dans les mosaïques agricoles (Balent & Courtiade 1992, Berg 2002), nous avons distribué ces carrés dans le paysage, de sorte à couvrir un gradient de boisement (Figure 10). Sur le site 'Vallées et Coteaux de Gascogne', nous avons localisé les 20 carrés parmi la grille de points de comptage mentionnée au dessus pour réduire le temps de terrain en 2009 sur ce site. Comme pour les deux autres dispositifs précédents, nous avons fait les points de comptage

entre 6h00 et 11h00, dans des conditions météorologiques favorables. Pour ces données, la durée des points d'écoute a été réduite de 20 minutes à 5 minutes. J'ai montré dans le chapitre 3 de cette partie que la réduction du temps d'échantillonnage n'affecte pas les performances des modèles oiseaux-habitat. Par ailleurs, cette réduction nous a permis d'augmenter le nombre de points et la puissance statistique des modèles (i.e. capacité à rejeter l'hypothèse nulle). J'ai utilisé ces données dans le chapitre P2C1.

Tableau 1 Synthèse des objectifs, des données, des approches et des méthodes utilisés dans les chapitres des différentes parties constituant cette thèse. CQO = Constrained Quadratic Ordination, GLM = Generalized Linear Model

	Objectif	Données utilisées	Niveau biologique		Objectifs des modèles		Méthodes statistiques
			Espèce	Communauté	Explicatif	Prédictif	
P1 C3	Evaluer la sensibilité des performances des modèles oiseaux-habitat à la durée des points de comptage	2 x 256 points Gascogne en 1982 et 2007	Pres-Abs	Composition	X	dans le temps	Biomod (niv. esp.), CQO (niv. com.)
P2 C1	Evaluer la transférabilité des modèles oiseaux-habitat entre régions, années et grains d'analyses	3 sites x 320 points en 2009 et 2010	Pres-Abs, Abdce	Richesse spécifique	X	dans l'espace	GLM, Hurdle model (Abce)
P2 C2	Comparer les communautés d'oiseaux dans différents systèmes de production agricole	grille 673 points Gascogne en 2009		Richesse spécifique, Composition	X		GLM, Analyse Factorielle Discriminante
P3 C1	Quantifier l'impact de la dynamique des paysages sur la distribution des espèces et des assemblages	2 x 256 points Gascogne en 1982 et 2007	Pres-Abs	Richesse spécifique, Spécialisation	X		GLM
P3 C2	Comparer les performances de deux approches de modélisation pour prédire l'impact des changements des paysages sur les assemblages d'oiseaux	2 x 256 points Gascogne en 1982 et 2007	Pres-Abs	Richesse spécifique, Composition		dans le temps	GLM (niv. esp.), CQO (niv. com.)

Références

- Balent, G., and B. Courtiade. 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* **6**:195-211.
- Berg, A. 2002. Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland-forest mosaic landscapes. *Bird Study* **49**:art-165.
- Choisin, J. P., A. Sourdril, M. Deconchat, G. Balent, and A. Gibon. 2010. Understanding regional dynamics of mixed crop-livestock agricultural systems to support rural development in South-western France uplands. *Cahiers Agricultures* **19**:97-103.
- Deconchat, M., A. Gibon, A. Cabanettes, G. Du Bus de Warnaffe, A. J. M. Hewison, E. Garine, A. Gavaland, J. P. Lacombe, S. Ladet, C. Monteil, A. Ouin, J. P. Sarthou, A. Sourdril, and G. Balent. 2007. How to set up research framework to analyse socio-ecological interactive processes in a rural landscape. *Ecology and Society* **12**:15.
- Sourdril A. 2006. Paysage ouvert, territoire fermé ? Recomposition du territoire d'une société paysanne dite « à maison » du Sud-Ouest de la France (Haute-Garonne). *ethnographiques.org* 10.

Chapitre 3

Durée des points de comptage et performances des modèles oiseaux-habitat

Point count duration: 5 minutes are usually sufficient to model the distribution of bird species and study the structure of communities for a French landscape

Sébastien Bonthoux ^a, Gérard Balent ^a

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

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

Tel: (+33) 5 61 28 54 96; Fax: (+33) 5 61 28 54 11. sebastien.bonthoux@toulouse.inra.fr

Abstract

The point count method is very widely used for estimating bird abundances. In studies of bird-environment relationships the used duration of point counts varies considerably from one study to another. Short counting times may increase the number of false absences while long counting times increase the probability that birds initially absent immigrate during the counting period. This study aims to quantify the effect of point count duration on the performance of bird distribution models and on the estimated structure of the communities. We used a sample of 256 point counts collected in south western France and we compared four count durations (5, 10, 15 and 20 minutes). After comparing the predictive performance of seven statistical methods, we constructed one GAM (Generalized additive model) per counting time to link the presence-absence data of each species with seven landscape variables. We evaluated the models by examining explained deviance and by comparing predicted and observed values for an independent data using AUC and TSS. At the community level, we constructed one CQO (Constrained quadratic ordination) per counting time then we compared the species' scores along the latent environmental variables. For the 21 species studied, the overall performance of GAMs only improves very moderately with a lengthening of the counting time (mean $D^2 = 25\%$ for 5 min and 28 % for 20 min; mean TSS = 0.40 for 5 min and 0.43 for 20 min), with an increase for some species and a decrease for others. The latent environmental variables of the four CQOs were associated with the same explanatory variables and the scores of the species along the latent variables were highly correlated (between 5 and 20 minutes, $p < 2.10^{-16}$, $\rho = 0.99$). In the perspective of building reliable bird distribution models, our results thus show that a point count duration of 5 minutes is sufficient in temperate regions such as France.

Keywords: point count duration, species distribution model, detectability, model performance

1. Introduction

The point count method (Blondel et al. 1970; Bibby et al. 2000) is one of the most widely used methods for taking censuses of bird populations (Rosenstock et al. 2002; Simons et al. 2009). A point count is defined as a period of time during which an observer records the auditory and visual signals of the individuals on predetermined sites. This method is used to study bird population trends (Jiguet et al. 2007; Thompson and La Sorte 2008; Lloyd and Doyle 2011), examine bird-environment relations (Brotons et al. 2005; Pabian and Brittingham 2007; Tozer et al. 2010) and evaluate the responses of populations to environmental changes (Wretenberg et al. 2006; Smucker et al. 2005).

There are many factors that can affect the probability of correctly detecting birds during the point counts (Simons et al. 2009). In order to resolve this problem, in part, standardized methods are generally used to perform point counts (Rosenstock et al. 2002): low wind levels and rainfall, calibration of observers, surveys carried out early in the morning when the birds' singing activity is at its most intense. The environmental conditions at the time of point counts are therefore quite similar from one study to another. Nevertheless, significant differences remain in the length of the point counts adopted. For example, in European studies lengths generally vary between 5 minutes (Brotons et al. 2005; Jiguet et al. 2007; Batary et al. 2010) and 20 minutes (Monteil et al. 2005; Sirami et al. 2007; Jacquet and Prodon 2009) with intermediate times of 10 minutes (Siriwardena et al. 2007; Caprio et al. 2009; Fonderflick et al. 2010). Too short listening times may increase the number of false absences, particularly for not very easily detectable species. Long listening times, on the contrary, increase the probability that birds that were not initially present in the counting area may enter during the counting period (Buckland et al. 2001; Johnson 2008). Counting time variations such as these between studies are therefore likely to have an influence on the species abundance and presence-absence estimates and make it difficult to compare results between studies.

The consequences of the length of point counts have been discussed in various studies regarding the species richness estimate (Drapeau et al. 1999), population trend estimates (Thompson et al. 2002), total abundance of a community's individuals (Fuller and Langslow 1984) or abundance per species (Lee and Marsden 2008). To our knowledge, only one study examines the effect of the length of counting on bird distribution models (Dettmers et al. 1999).

Species distribution models are increasingly being used in ecology and they link the species presence-absence data to the environmental data (Guisan and Thuiller 2005). These models have two main functions, each requiring a specific evaluation procedure: (i) they can be explanatory to understand the processes at the origin of ecological patterns; (ii) they can play a predictive role because they can be projected to different places or to different dates (Guisan and Thuiller 2005; Araujo and Guisan 2006; Elith and Leathwick 2009). Various distribution models have been constructed for birds with a view to evaluating the effects of land cover changes on communities (Virkkala et al. 2005; Vallecillo et al. 2008; Boatman et al. 2010) or to predicting the responses of populations to climate change (Araujo et al. 2005; Virkkala et al. 2005; Hu et al. 2010). Because it has been shown that false absence can lead to bias in parameters estimations (Tyre et al. 2003; Gu and Swihart 2004), a challenge is to build species distribution models based on reliable data (Jimenez-Valverde et al. 2008; Cushman and Huettmann 2010).

This study aims to quantify the effect of point count duration on the performance of bird distribution models

and on the estimated structure of the communities. We attempt to answer this question using 256 point counts performed in a French landscape. The point counts lasted 20 minutes during which time the birds were recorded for four consecutive 5-minute periods. This method led it to compare the effect of four different counting durations: 5, 10, 15 et 20 minutes. First, we test whether the explanatory and predictive performance of bird species distribution models is sensitive to point count durations. Dettmers et al. (1999) has shown that an increase in listening time from 3 to 20 minutes allows a moderate improvement in these models' fit for species with low detection rates (Explained deviance for the logistic regression increases as much as 0.14). In this study they have looked at the models' explanatory performance, only considering 6 bird species, all from a forest environment in Tennessee. Our study, however, focus simultaneously on the explanatory and predictive performance of the models and on the bird species associated with a broad range of habitats going from open farmland to forests. Second, it has been argued that species that are difficult to detect are likely to have more incomplete occurrence data. This may result in lower accurate distribution models for these species (Seoane et al. 2005). In this study, we test whether increasing the length of the point counts makes it possible, above all, to improve the models' explanatory and predictive performance for species with a low detection probability. Third, we test whether the representation of the estimated structure of the communities varies with the length of the point counts. Species distribution models are often built at species level by constructing each model individually per species (Ferrier and Guisan 2006). An alternative would be to construct these models at community level in a single modelling step. This approach can take into account species' co-occurrence patterns and makes it possible to analyze the collective properties of species distributions such as the assemblage of species within communities (Ferrier and Guisan 2006). The length of the point counts is likely to modify species occurrence patterns differently according to the species depending on their detectability. It is therefore possible that lengthening the counting times has an effect on the perceived structure of bird communities. We propose to examine this in our study to give a general rule on multispecies inventories.

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 Long Term Ecological Research "Coteaux de Gascogne" site (LTER_EU_FR_003). This is a hilly region (200-400 m), dissected by north-south valleys, within a sub-Atlantic climate subject to both Mediterranean and mountain influences. The forests are fragmented and cover 15% of the area. Land use consisted 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. Birds and environmental data

Two-hundred-fifty-six point counts were performed twice on the same points in 1982, and as well in 2007. In 1982, the point counts were organised in a stratified pattern with respect to different land-use types (Figure 9). These point counts were carried out during the month of May during the breeding period. The individuals were recorded within a radius of 125 m around the point. The surveys were carried out between 6 a.m. and 11 a.m.

during the birds' vocal activity peak (Bibby et al. 2000). Very windy (> 20 km/h) and rainy conditions were avoided. Counting only began 3 minutes after the arrival at point to limit the disturbances caused by the observer on the detection of individuals (Bibby et al. 2000). The point counts lasted 20 minutes during which time the birds were recorded for four consecutive 5-minute periods. This method made it possible, on the one hand, to calculate a detection probability for each species and (see below), on the other hand, to compare the effect of four different counting periods – 5, 10, 15 et 20 minutes – taking the data from one, two, three or four consecutive 5-minute periods. The individuals were recorded in presence-absence to limit the biases associated with the abundance data such as double-counts. Furthermore, we only used presences based on auditory signals in the analysis to minimize the bias due to the difference in visual detectability between habitats which can be very great (Brewster and Simons 2009).

To calculate the total extent of the land-use types, we used 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). Following Balent and Courtiade (1992), seven variables pertinent for explaining bird distributions were used on the 256 stations to describe the land uses in 1982 and 2007. We calculated the percentage of wood, fallow land, juniper fallow land, grassland, crops as well as the hedge length using ArcGIS (version 9.2). We also calculated the Shannon index from the percentage of each land use as an indicator of landscape heterogeneity (Wu et al. 2002).



Figure 9 Map of the study area showing the 256 point counts performed in 1982 as well as 2007. Represented land uses are woods (black), grasslands (dark grey), crops (light gray) and buildings (hatched) (European Union – SOeS, CORINE Land Cover, 2006 ; this map was not used to calculate land-use percentages in analyses, see in the method section).

2.3. Estimating detection probabilities

There are a variety of methods available for estimating the detection probabilities in bird point counts which are ‘distance sampling’ (Buckland et al. 2001), using multiple observers (Nichols et al. 2000) and repeated counting methods (MacKenzie et al. 2002; Alldredge et al. 2007). Our data were not censused in order to use the first two methods. Furthermore, it has been shown that the Distance Sampling method which is very often successful for mammals generally detected from visual signals (Buckland et al. 2001), may lead in some cases to poor estimations with auditory bird point counts for which it is very difficult to locate individuals precisely (Alldredge et al. 2008)

We therefore chose the method proposed by (MacKenzie et al. 2002) based on an extension of the theory of the capture-recapture of closed populations. On each site, the four five-minute listening periods were processed as if they were independent visits. This method made it possible to estimate the probability for each species that it would be detected during one five-minute period given that it is present at the station (p). The probability of recording a false absence is therefore $1 - p$. This method postulates that (1) on each site, the presence or absence of species is constant during each five-minute period, (2) the species are correctly identified and (3) the probability of detecting one species on a site is independent from detecting the species on all the other sites.

We recognize that our four listening periods are probably not fully independent, which might lead to overestimations of p -value. However, we believe that this bias is strongly reduced by the fact that we used relatively long sampling periods (4 x 5 min) relatively to the frequency of songs during the breeding season.

2.4. Modelling at species level and evaluating predictive performance

There are many statistical methods available for constructing species distribution models. The predictive performance of these methods has been compared in several studies (Segurado and Araujo 2004; Elith et al. 2006; Pearson et al. 2006), the results of these studies remain contrasted however (Heikkinen et al. 2006). Here we used several modelling methods for each species in order to cope with any possible performance variability between these different methods, we then selected the methods whose performance was the most reliable (Heikkinen et al. 2006).

The presence-absence of each bird species was linked to the environmental variables for each of the four counting times, using seven different statistical methods, applied broadly to model the distributions of species (Thuiller et al. 2009). These seven methods were: Generalized Linear Model (GLM), Generalized Additive Model (GAM), Artificial Neural Networks (ANN), Boosted Regression Trees (BRT), Breiman and Cutler’s random forest (RF), Mixture Discriminant Analysis (MDA) and Multivariate Adaptive Regression (MARS). These methods were developed using BIOMOD (Thuiller et al. 2009) implemented in the R statistical software (R Development Core Team 2007). Any species found in fewer than 20 stations for 5 minutes’ counting were excluded from the analyses to avoid problems modelling rare species (Stockwell and Peterson 2002). These distribution models were built from the 256 stations used in 1982.

One of the main goals of using SDMs is to predict changes in species distributions further to environmental changes. The most reliable method for evaluating the predictive performance is to use a different dataset from the one used for calibration, collected at a different place or time (Araujo et al. 2005; Heikkinen et al. 2006; Elith and Leathwick 2009). In our study we projected the species-environment relations established with the

models in 1982 on to the 2007 environmental data to evaluate the predictive capacities of our models. We are aware that some degree of dependence between both datasets exists, as they were recorded in the same area at two time periods. However, in practical terms, we assume that these two datasets are independent events, as samplings were carried out 25 years apart. Between 1982 and 2007, the amount of grassland decreased by almost half and the amount of crops increased sharply in the 256 stations.

We compared the distributions observed in 2007 with the projected distributions by calculating the area under the curve (AUC) of the receiver operating characteristic (ROC) curve. Prediction accuracy is considered to be no better than random for AUC valued <0.5 , poor when they are in the range 0.5-0.7, and useful in the range 0.7-0.9. AUC values that are greater than 0.9 are considered to be excellent (Swets 1988).

Recently, the use of AUC statistics for model evaluation has been criticized (Lobo et al. 2008). Additionally, we used the true skill statistic (TSS) instead of the popular Kappa statistic, as Kappa is influenced by prevalence (Allouche et al. 2006). It uses a confusion matrix to calculate sensitivity plus specificity minus one. The following ranges were used to interpret TSS statistics: values from 0.2 to 0.4 were poor, values from 0.4 to 0.8 were useful, and values larger than 0.8 were good to excellent. We used the prevalence of each species in the calibration set as a cut-off for converting the predicted probabilities into presence-absence scores (Liu et al. 2005). A bootstrap procedure was used to obtain a variance of the AUC and TSS values. This approach was used to produce a more robust validation of the models. One hundred bootstrap datasets, each made up of 256 stations, were generated by re-sampling the 256 stations from 2007 with replacements.

Among the seven statistical methods used, we chose the one that on average had the best predictive performance between the different species and the four counting times. For this method we compared the predictive performance of the species distribution models associated with the four counting times.

To test whether lengthening the point count times makes it possible, above all, to improve the predictive performance of the models for species with a low detection probability, we performed a Spearman rank correlation test between the gain (or loss) of predictive capacities when the counting time was increased and the species detection probabilities.

2.5. Modelling at community level

We constructed a Constrained Quadratic Ordination (CQO) (Yee 2004) for each counting time to link the bird data and explanatory variables at community level with the 256 stations used in 1982. The species included in the models were the same as those in the distribution models at species level. To study the sensitivity of species assemblage to the counting time, we compared the species' scores along the first latent variable of the four CQOs with a Spearman rank correlation test. We also compared the stations' scores between the four CQOs in a similar way.

3. Results

3.1. Number of occurrences and detection probability per species

Table 2 presents the number of occurrences for the four counting times and the estimations of the detection probabilities for each species. Twenty-one species with a number of occurrences higher than 20 for 5 minutes'

counting were listed. For 20-minute point counts, the most frequently detected species was *Sylvia atricapilla* with 192 occurrences at the 256 stations. On average per species, 77 % of the occurrences were collected in 5 minutes with respect to 20 minutes, 81 % in 10 minutes and 90 % in 15 minutes. The probabilities of detecting species at a station during one 5-minute counting period extended from 0.55 for *Certhia Brachydactyla* to 0.90 for *Sylvia atricapilla* and the average detection probability among all the species was 0.75 (Table 2).

Table 2 Number of species occurrences listed in 1982 for the 4 counting times at the 256 stations and estimations of the detection probabilities (p) for the species. At the 256 stations listed, each 5-minute counting period was considered to be an independent sample. p was estimated using a maximum likelihood approach (MacKenzie et al. 2002), assuming that this probability was constant between the sites.

Scientific name	English name	5 min	10 min	15 min	20 min	p
<i>Alauda arvensis</i>	Skylark	48	58	62	70	0.66
<i>Anthus trivialis</i>	Tree pipit	48	50	60	63	0.79
<i>Certhia brachydactyla</i>	Short-toed Treecreeper	31	34	39	51	0.55
<i>Emberiz̃a calendra</i>	Corn Bunting	45	45	47	51	0.86
<i>Emberiz̃a cirrus</i>	Cirl Bunting	44	46	57	67	0.67
<i>Emberiz̃a citrinella</i>	Yellowhammer	85	93	105	112	0.71
<i>Erithacus rubecula</i>	European Robin	94	98	103	107	0.85
<i>Fringilla coelebs</i>	Common Chaffinch	40	41	48	55	0.74
<i>Hypolais poliglotta</i>	Melodious warbler	24	25	27	32	0.73
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Common Nightingale	49	51	53	57	0.83
<i>Oriolus oriolus</i>	Eurasian Golden Oriole	20	22	26	28	0.59
<i>Parus caeruleus</i>	Eurasian Blue Tit	80	95	108	118	0.68
<i>Phylloscopus collybita</i>	Common Chiffchaff	65	67	72	76	0.81
<i>Parus major</i>	Great Tit	95	99	115	132	0.67
<i>Regulus ignicapilla</i>	Common Firecrest	20	23	26	32	0.60
<i>Sylvia atricapilla</i>	Eurasian Blackcap	177	178	185	192	0.90
<i>Sylvia communis</i>	Common Whitethroat	90	90	97	105	0.84
<i>Saxicola torquata</i>	European Stonechat	43	48	55	64	0.71
<i>Turdus merula</i>	Common Blackbird	112	118	131	145	0.76
<i>Turdus philomelos</i>	Song Thrush	30	31	34	36	0.82
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Winter Wren	118	124	130	136	0.86

3.2. Performance of the models at species level

Among the seven types of models, we selected the GAM type model, which had the highest average AUC and TSS values for the 21 species and the four counting times (Appendix 1). We found evidence of no significant spatial auto-correlation between the models' residuals based on non parametric spline correlograms (nfcf R package, Bjørnstad 2008) (Appendix 2), indicating that non-spatial statistical models were appropriate (Dormann et al. 2007).

The mean explained deviance among the models associated with the 21 species increases slightly from 5 to 20 minutes' counting time (mean explained deviance of 25% for 5 minutes, 25% for 10 minutes, 26% for 15

minutes and 28% for 20 minutes) (Table 3). The mean explained deviance per species increases or decreases as the point count time increases. Between 5 and 10 minutes, the explained deviance increases for 11 species, decreases for 6 species and remains unchanged for 4 species. The greatest increase in explained deviance was 10 % between 5 minutes and 20 minutes' counting for *Anthus trivialis* and *Phylloscopus collybita*. The greatest decrease was 19 % between 5 minutes and 15 minutes' counting for *Oriolus oriolus* (Table 3). There was no significant relation between the variation of the explained deviance between the counting times and the species detection probability (Spearman rank correlation test between p and (exp.dev 20 min – exp.dev 5 min), $p = 0.25$).

The TSS and AUC values were highly correlated among the 21 species and 4 listening times (Spearman rank correlation test, $\rho=0.90$, $p<0.001$). We have chosen to present only the TSS values in the results to evaluate predictive performance. The average TSS values among the 21 species are correct for the four counting times and increase slightly from 5 to 20 minutes' counting (mean TSS value of 0.40 for 5 minutes, 0.42 for 10, 0.41 for 15 and 0.43 for 20 minutes) (Table 3). The TSS values per species increase or decrease as the point count time increases. Between 5 and 10 minutes, the TSS values increase for 11 species, decrease for 3 species and stay the same for 7 species. The greatest increase of TSS was 0.22 between 5 and 15 minutes for *Oriolus oriolus*. The greatest decrease of TSS was 0.30 between 5 and 15 minutes for *Anthus trivialis*. There was no significant relation between the variation of the TSS values between the counting times and the species detection probability (Spearman rank correlation test between p and (TSS 20 min – TSS 5 min), $p = 0.77$).

3.3. Community structure

The latent variables of the four CQOs associated with the four counting times were related with the same land occupation variables (Appendix 3). This variable describes an opening gradient from wooded sites to non-wooded sites dominated by arable crops which confirms the results obtained using other methods (Balent and Courtiade 1992). The scores for 256 sites along the latent variables were highly correlated between the four counting times (Spearman rank correlation test between 5 and 20 minutes, $p < 2.10^{-16}$, $\rho = 0.99$). Likewise, the scores for the species along the latent variables were highly correlated between the four counting times (Spearman rank correlation test between 5 and 20 minutes, $p < 2.10^{-16}$, $\rho = 0.99$).

Table 3 Evaluation of the explanatory (D^2) and predictive performance (TSS) of the GAMs for each species. The GAMs were calibrated with 256 point counts collected in 1982. These models were then projected on to 256 point counts collected in 2007. The agreement between the predictions and observations was evaluated by calculating TSS (true skill statistic) values for each model. A bootstrap procedure was used to calculate a TSS variance and test the differences of TSS between the listening times using a t test. For any given species, two different letters indicate TSS values that are significantly different between counting durations.

	D^2 (%)				TSS			
	5 min	10 min	15 min	20 min	5 min	10 min	15 min	20 min
<i>Alauda arvensis</i>	35	34	38	41	0.38 ^a	0.37 ^a	0.44 ^b	0.40 ^c
<i>Anthus trivialis</i>	18	20	24	28	0.63 ^a	0.52 ^b	0.33 ^c	0.51 ^b
<i>Certhia brachydactyla</i>	18	20	16	19	0.44 ^a	0.41 ^b	0.34 ^c	0.40 ^b
<i>Emberizæa calendra</i>	32	32	37	29	0.23 ^a	0.24 ^a	0.16 ^b	0.22 ^a
<i>Emberizæa cirius</i>	12	13	16	17	0.45 ^a	0.26 ^b	0.17 ^c	0.18 ^c
<i>Emberizæa citrinella</i>	12	12	15	15	0.32 ^a	0.34 ^a	0.30 ^b	0.30 ^b
<i>Erethacus rubecula</i>	34	38	41	40	0.62 ^a	0.68 ^b	0.65 ^c	0.72 ^d
<i>Fringilla coelebs</i>	35	34	38	30	0.42 ^a	0.51 ^b	0.50 ^b	0.49 ^b
<i>Hypolais poliglotta</i>	19	18	16	17	0.20 ^a	0.33 ^b	0.30 ^c	0.25 ^d
<i>Luscinia megarhynchos</i>	15	21	20	20	0.35 ^a	0.36 ^a	0.36 ^a	0.39 ^b
<i>Oriolus oriolus</i>	42	25	23	28	0.40 ^a	0.42 ^a	0.62 ^b	0.56 ^c
<i>Parus caeruleus</i>	11	12	16	16	0.30 ^a	0.41 ^b	0.41 ^b	0.40 ^b
<i>Phylloscopus collybita</i>	36	38	42	46	0.58 ^a	0.61 ^b	0.63 ^c	0.63 ^c
<i>Parus major</i>	9	11	12	13	0.22 ^a	0.31 ^b	0.34 ^c	0.36 ^d
<i>Regulus ignicapilla</i>	43	40	30	39	0.52 ^a	0.56 ^a	0.68 ^b	0.69 ^c
<i>Sylvia atricapilla</i>	37	37	38	41	0.37 ^a	0.36 ^a	0.43 ^b	0.40 ^c
<i>Sylvia communis</i>	21	21	24	29	0.35 ^a	0.39 ^b	0.38 ^b	0.41 ^c
<i>Saxicola torquata</i>	14	16	20	22	0.38 ^a	0.41 ^b	0.35 ^c	0.40 ^b
<i>Turdus merula</i>	19	20	22	28	0.20 ^a	0.25 ^b	0.23 ^b	0.28 ^c
<i>Turdus philomelos</i>	39	40	38	42	0.58 ^a	0.60 ^b	0.53 ^c	0.54 ^c
<i>Troglodytes troglodytes</i>	22	21	23	26	0.36 ^a	0.42 ^b	0.41 ^c	0.45 ^d

4. Discussion

Species distribution models are very often used in bird ecology. It is therefore essential to evaluate the effect of the data collection methods on the reliability of those models. Our study is, to our knowledge, the first to have evaluated the effect of point count duration on the predictive performance of the distribution models (AUC, TSS metric) and on the representation of the structure of bird communities. The bird species we chose for our analysis represent a varied collection in terms of their occupation rate on the study site, their preferred habitats going from open spaces to wooded areas and their detectability. We believe that the results could make it

possible to make a better comparison between earlier studies that used point counts of different durations and that they will have important implications for the future construction of protocols using point counts in temperate regions.

Our results show that the number of occurrences collected for each species increases as the counting time increases. This is in agreement with earlier works (Fuller and Langslow 1984). The majority of the occurrence detections were made in the first five minutes of the point counts (Hutto et al. 1986; Ralph et al. 1995). However, this increase in the number of occurrences differs depending on the species according to the detection probabilities (Gonzalo-Turpin et al. 2008). We then examined whether this increase in the number of occurrences as the counting time increased made it possible to improve the models' performance.

Dettmers et al. (1999) found for 6 species of forest birds that the increase in the number of occurrences as the counting time increased beyond 3 minutes provided a moderate improvement in the models' explanatory performance (measured by the percentage of explained deviance). Our results show more broadly for 21 bird species with very different habitat preferences that the increase in the number of occurrences as the counting time increases above 5 minutes' counting only enables a very moderate improvement in the overall explanatory performance of the models. For some species the models are more explanatory with a long listening time and for others with a short listening time. In this last case, we believe that decrease in explanatory performance is due to movements of individuals within the point count that increase with counting duration. However the variation in the explanatory performance of our models as the listening time increases was not linked to the detectability of the species.

It has been shown that biological data containing false absences lead to biases when estimating the parameters for species distribution models, which may lead to erroneous predictions regarding the responses of species to changes of habitat (Tyre et al. 2003; Gu and Swihart 2004). Those authors therefore recommend that the data collection methods should be improved and standardized to limit the number of false absences and get better predictions. In a context of landscape change, our results show that the overall predictive performance of the bird distribution models (measured by TSS and AUC) only improves very moderately or even deteriorates with a lengthening of the point count duration and an increase in the number of occurrences collected. The variation in the models' performance as the length of counting varied was not linked to species detectability. Our study does not make it possible, however, to know whether the increase in the number of occurrences collected per species as the length of counting increases is due to the decrease in the number of false absences or to the fact that new individuals enter the station during counting. It is probable that these two processes take place simultaneously, resulting in a very slight or irrelevant improvement of the models' performance.

At community level, our results show that our representation of the bird species assemblage along environmental gradients is the same whatever the counting duration. Gauch (1982) showed already that the ordination methods are robust, giving consistently useful results despite variation in the properties of diverse data sets, and despite noisy data. The moderate variation observed in the number of occurrences in relation to the counting duration on our stations therefore only exerted a very slight influence on our representation of the structure of bird communities.

However we have noted a limit in the utilization of short-duration point counts. The least detectable species are more difficult to model with short-duration point counts. Indeed, it is recommended that each species should

only be included in a distribution model if it is present at a statistical minimum number of stations to avoid biases in the models due to small-sized samples (Stockwell and Peterson 2002). As the number of occurrences of species increases with the duration of the point counts, more species can be modelled with long point counts. If we want to model the maximum number of species in a community on a study site, it will be necessary to carry out longer point counts. It has also been shown that long point counts are favourable for estimating species richness. In a study conducted in six types of forest in Canada, Drapeau et al. (1999) found a substantial decline in the species richness detected at each point between 25 and 10 minutes' counting and they prescribed long counting times in order to obtain a good estimation of the species richness. It is perhaps unrealistic to give a single recommendation on point count duration. So, by providing a number of directives instead of just one to establish the length of point counts might make it possible to adapt better to the different goals of research projects.

Our study is a start towards better predictions, supported by an 'optimal' research design; these questions are not trivial. But we still see two main limitations to our results and for improvement: First, we used presence-absence data for model building and results may be different with abundance data. One can expect that the ratio of counts between species with high and low detectabilities is higher with abundance data, which may lead to a stronger effect of species detectability on model performances. Second, this study was conducted in a European temperate region and it can be expected that a longer counting duration is required in regions with higher species diversity as in tropical ecosystems (Turner 1996). However in line with our results, (Lee and Marsden 2008) found that short point count duration, less than 10 minutes, are suitable for estimating the abundance of birds in Philippine forests.

In ecology, the time spent in the field collecting data represents a large proportion of the total time allocated to a research topic. It is therefore necessary to optimize the ratio between the cost generated and the benefits gained. In the perspective of building reliable bird distribution models, and for a reliable rapid assessment our study suggests that it is not necessary to carry out point counts longer than 5 minutes for common species in temperate landscape when using presence absence data. The time saved could thus be used to improve data management, metadata, and other methodological aspects such as increasing the size of the sample of stations inventoried which is a key parameter for improving the predictive performance of species distribution models (Brotons et al. 2007).

Acknowledgements

We sincerely thank Falk Huettmann for his precious advice when writing this paper, 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 the cartographic documents required for field work and Valéry Rasplus for developing an IT tool for entering the point-counts data in 5-minute bands. Lastly, we would like to thank Huw ap Thomas (Aextrad) for translating the manuscript into English. Both 1982 and 2007 field work has been funded by INRA. This research was supported through a National Research Agency grant BIODIVAGRIM (ANR-07-BDIV-002) "Conserving biodiversity in agro-ecosystems: a spatially explicit landscape modelling approach".

References

1. Alldredge MW, Pacifici K, Simons TR, Pollock KH (2008) A novel field evaluation of the effectiveness of distance and independent observer sampling to estimate aural avian detection probabilities. *Journal of Applied Ecology* 45:1349-1356. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01517.x
2. Alldredge MW, Pollock KH, Simons TR, Collazo JA, Shriner SA (2007) Time-of-detection method for estimating abundance from point-count surveys. *Auk* 124:653-664
3. Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43:1223-1232. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
4. Araujo MB, Guisan A (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677-1688. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x
5. Araujo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11:1504-1513. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.001000.x
6. Balent G, Courtiade B (1992) Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* 6:195-211. doi:10.1007/BF00130031
7. Batary P, Matthiesen T, Tschardt T (2010) Landscape-moderated importance of hedges in conserving farmland bird diversity of organic vs. conventional croplands and grasslands. *Biological Conservation* 143:2020-2027. doi:10.1016/j.biocon.2010.05.005
8. Bibby C, Burgess N, Hill D, Mustoe S (2000) *Bird Census Techniques*. New York
9. Blondel J, Ferry C, Frochot B (1970) La méthode des indices ponctuels d'abondance I.P.A. ou des relevés d'avifaune par "points d'écoute". *Alauda* 38:55-71
10. Boatman ND, Pietravalle S, Parry HR, Crocker J, Irving PV, Turley DB, Mills J, Dwyer JC (2010) Agricultural land use and Skylark *Alauda arvensis*: a case study linking a habitat association model to spatially explicit change scenarios. *Ibis* 152:63-76
11. Brewster JP, Simons TR (2009) Testing the importance of auditory detections in avian point counts. *Journal of Field Ornithology* 80:178-182
12. Brotons L, Herrando S, Pla M (2007) Updating bird species distribution at large spatial scales: applications of habitat modelling to data from long-term monitoring programs. *Diversity and Distributions* 13:276-288. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00339.x
13. Brotons L, Wolff A, Paulus G, Martin JL (2005) Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. *Biological Conservation* 124:407-414. doi:10.1016/j.biocon.2005.01.046
14. Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L (2001) *Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. New York
15. Caprio E, Ellena I, Rolando A (2009) Assessing habitat/landscape predictors of bird diversity in managed deciduous forests: a seasonal and guild-based approach. *Biodiversity and Conservation* 18:1287-1303
16. Cushman SA, Huettmann F (2010) *Spatial Complexity, Informatics, and Wildlife Conservation*. New York
17. Dettmers R, Buehler DA, Bartlett JG, Klaus NA (1999) Influence of Point Count Length and Repeated Visits on Habitat Model Performance. *Journal of Wildlife Management* 63:815-823

18. Dormann F, MacPherson M, Araujo B, Bivand R, Bolliger J, Carl G, Davies G, Hirzel A, Jetz W, Kissling WD, Kuhn I, Ohlemuller R, Peres-Neto R, Reineking B, Schroder B, Schurr M, Wilson R (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30:609-628
19. Drapeau P, Leduc A, MacNeil R (1999) Refining the use of point counts at the scale of individual points in studies of bird-habitat relationships. *J Avian Biology* 30:367-382
20. Elith J, Graham H, Anderson P, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans J, Huettmann F, Leathwick R, Lehmann A, Li J, Lohmann G, Loiselle A, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton CM, Townsend PA, Phillips J, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire E, Soberon J, Williams S, Wisz S, Zimmermann E (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151
21. Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:677-697
22. Ferrier S, Guisan A (2006) Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43:393-404
23. Fonderflick J, Caplat P, Lovaty F, Thevenot M, Prodon R (2010) Avifauna trends following changes in a Mediterranean upland pastoral system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137:337-347. doi:10.1016/j.agee.2010.03.004
24. Fuller RJ, Langslow DR (1984) Estimating Numbers of Birds by Point Counts - How Long Should Counts Last. *Bird Study* 31:195-202
25. Gauch HG (1982) Noise reduction by eigenvector ordinations. *Ecology* 63:1643-1649
26. Gonzalo-Turpin H, Sirami C, Brotons L, Gonzalo L, Martin JL (2008) Teasing out biological effects and sampling artifacts when using occupancy rate in monitoring programs. *Journal of Field Ornithology* 79:159-169
27. Gu WD, Swihart RK (2004) Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation* 116:195-203. doi:10.1016/S0006-3207(03)00190-3
28. Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
29. Heikkinen RK, Luoto M, Araujo MB, Virkkala R, Thuiller W, Sykes MT (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30:751-777
30. Hu J, Hu H, Jiang Z (2010) The impacts of climate change on the wintering distribution of an endangered migratory bird. *Oecologia* 164. doi:10.1007/s00442-010-1732-z
31. Hutto RL, Pletschet SM, Hendricks P (1986) A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *The Auk* 103:593-602
32. Jacquet K, Prodon R (2009) Measuring the postfire resilience of a bird-vegetation system: a 28-year study

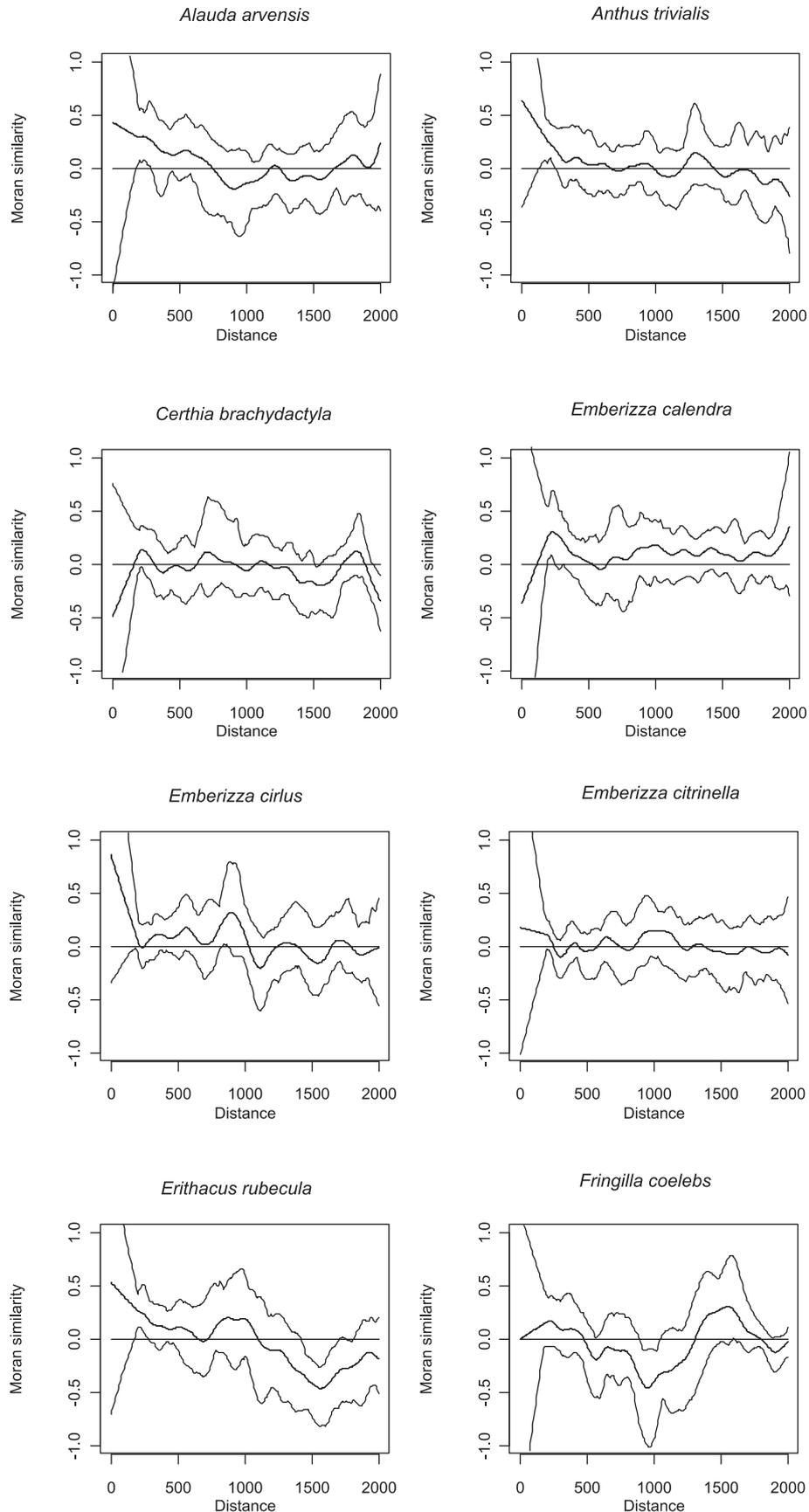
- in a Mediterranean oak woodland. *Oecologia* 161:801-811
33. Jiguet F, Gadot AS, Julliard R, Newson SE, Couvet D (2007) Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13:1672-1684. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x
 34. Jimenez-Valverde A, Lobo JM, Hortal J (2008) Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14:885-890
 35. Johnson DH (2008) In Defense of indices: The case of bird surveys. *Journal of Wildlife Management* 72:857-868
 36. Lee DC, Marsden SJ (2008) Adjusting count period strategies to improve the accuracy of forest bird abundance estimates from point transect distance sampling surveys. *Ibis* 150:315-325. doi:10.1111/j.1474-919X.2007.00790.x
 37. Liu C, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28:385-393
 38. Lloyd JD, Doyle T (2011) Abundance and population trends of mangrove landbirds in southwest Florida. Abundancia o tendencias poblacionales de aves terrestres de manglares en el suroeste de Florida. *Journal of Field Ornithology* 82:132-139. doi:10.1111/j.1557-9263.2011.00315.x
 39. Lobo JM, Jimenez-Valverde A, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17:145-151
 40. MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83:2248-2255
 41. Monteil C, Deconchat M, Balent G (2005) Simple neural network reveals unexpected patterns of bird species richness in forest fragments. *Landscape Ecology* 20:513-527. doi:10.1007/s10980-004-3317-x
 42. Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, Fallon FW, Fallon JE, Heglund PJ (2000) A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *The Auk* 117:393-408
 43. Pabian SE, Brittingham MC (2007) Terrestrial liming benefits birds in an acidified forest in the northeast. *Ecological Applications* 17:2184-2194
 44. Pearson RG, Thuiller W, Araujo MB, Martinez-Meyer E, Brotons L, McClean C, Miles L, Segurado P, Dawson TP, Lees DC (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33:1704-1711
 45. Ralph CJ, Sauer JR, Droege S (1995) Monitoring bird populations by point count. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report PSW-149
 46. Rosenstock SS, Anderson DR, Giesen KM, Leukering T, Carter MF (2002) Landbird counting techniques: current practices and an alternative. *The Auk* 119:46-53. doi:10.1642/0004-8038(2002)119[0046:LCTCPA]2.0.CO;2
 47. Segurado P, Araujo MB (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31:1555-1568
 48. Seoane J, Carrascal LM, Alonso CL, Palomino D (2005) Species-specific traits associated to prediction errors in bird habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* 185:299-308. doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.12.012
 49. Simons TR, Pollock KH, Wettroth JM, Alldredge MW, Pacifici K, Brewster J (2009) Sources of

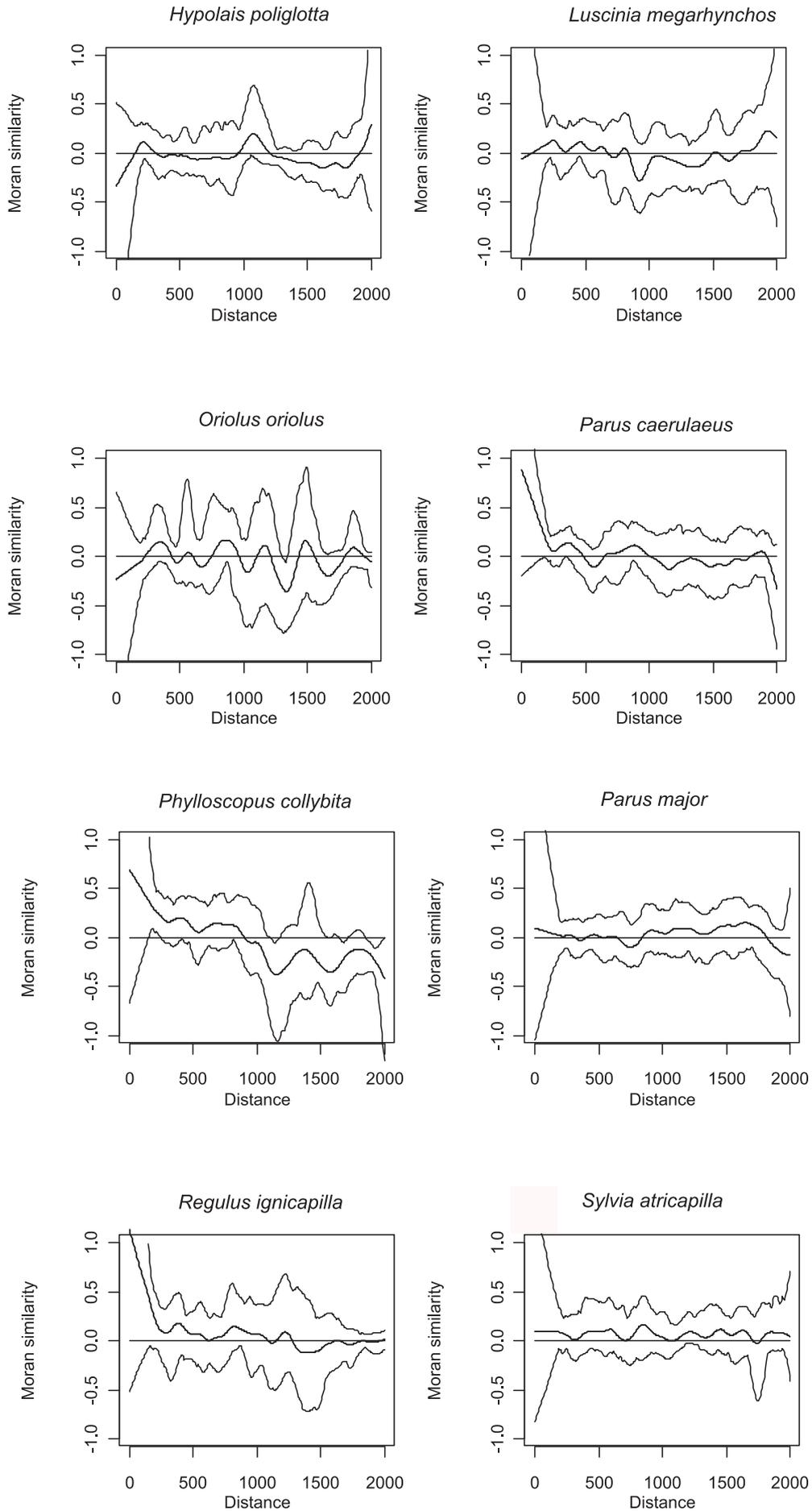
- measurement error, misclassification error, and bias in auditory avian point count data. In: Thomson et al. (ed), *Modeling Demographic Processes in Marked Populations*, Environmental and Ecological Statistics 3, Springer Science and Business Media, New York, pp 237-254
50. Sirami C, Brotons L, Martin JL (2007) Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* 13:42-52. doi:10.1111/j.1472-4642.2006.00297.x
 51. Siriwardena GM, Stevens DK, Anderson GQA, Vickery JA, Calbrade NA, Dodd S (2007) The effect of supplementary winter seed food on breeding populations of farmland birds: evidence from two large-scale experiments. *Journal of Applied Ecology* 44:920-932
 52. Smucker KM, Hutto RL, Steele BM (2005) Changes in bird abundance after wildfire: Importance of fire severity and time since fire. *Ecological Applications* 15:1535-1549
 53. Stockwell DRB, Peterson AT (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148:1-13. doi:10.1016/S0304-3800(01)00388-X
 54. Swets JA (1988) Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems. *Science* 240:1285-1293
 55. Thompson FR, Burhans DE, Root B (2002) Effects of point count protocol on bird abundance and variability estimates and power to detect population trends. *Journal of Field Ornithology* 73:141-150. doi:10.1648/0273-8570(2002)073[0141:EOPCPO]2.0.CO;2
 56. Thompson FR, La Sorte FA (2008) Comparison of Methods for Estimating Bird Abundance and Trends From Historical Count Data. *The Journal of Wildlife Management* 72:1674-1682. doi:10.2193/2008-135
 57. Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araujo MB (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32:369-373
 58. Tozer DC, Burke DM, Nol E, Elliott KA (2010) Short-term effects of group-selection harvesting on breeding birds in a northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 259:1522-1529
 59. Turner IM (1996) Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33:200-209
 60. Tyre AJ, Tenhumberg B, Field SA, Niejalke D, Parris K, Possingham HP (2003) Improving precision and reducing bias in biological surveys: Estimating false-negative error rates. *Ecological Applications* 13:1790-1801
 61. Vallecillo S, Brotons L, Herrando S (2008) Assessing the response of open-habitat bird species to landscape changes in Mediterranean mosaics. *Biodiversity and Conservation* 17:103-119
 62. Virkkala R, Luoto M, Heikkinen RK, Leikola N (2005) Distribution patterns of boreal marshland birds: modelling the relationships to land cover and climate. *Journal of Biogeography* 32:1957-1970
 63. Wretenberg J, Lindström A, Svensson S, Thierfelder T, Pärt T (2006) Population trends of farmland birds in Sweden and England: similar trends but different patterns of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* 43:1110-1120. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01216.x
 64. Wu JG, Shen WJ, Sun WH, Tueller PT (2002) Empirical patterns of the effects of changing scale on landscape metrics. *Landscape Ecology* 17:761-782
 65. Yee TW (2004) A new technique for maximum-likelihood canonical Gaussian ordination. *Ecological Monographs* 74:685-701

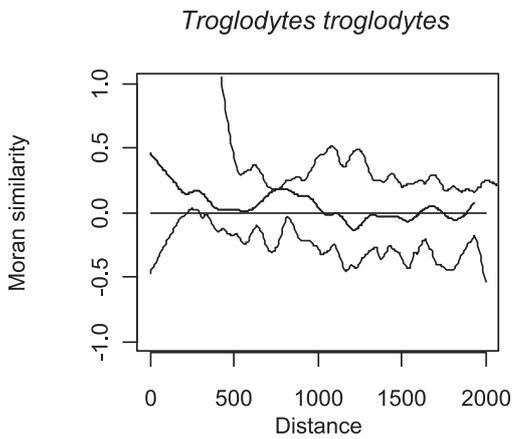
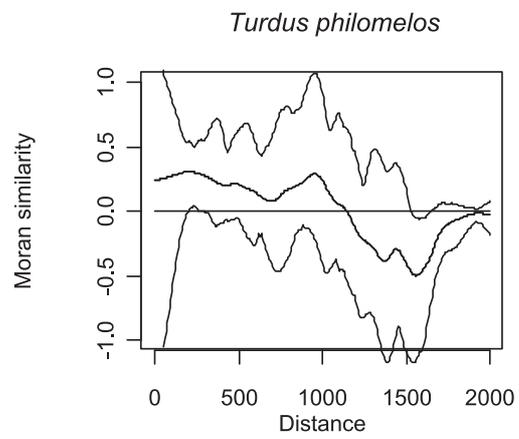
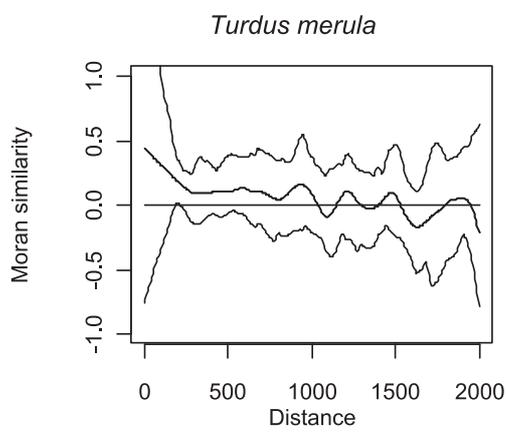
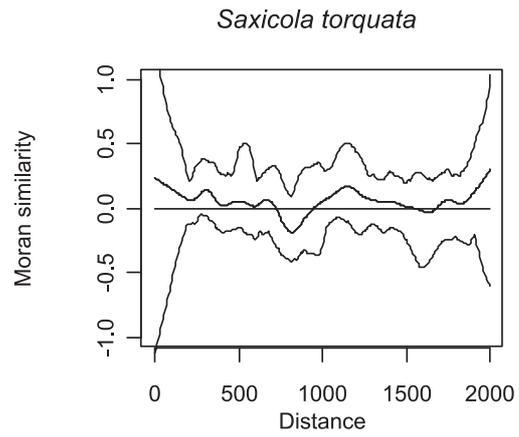
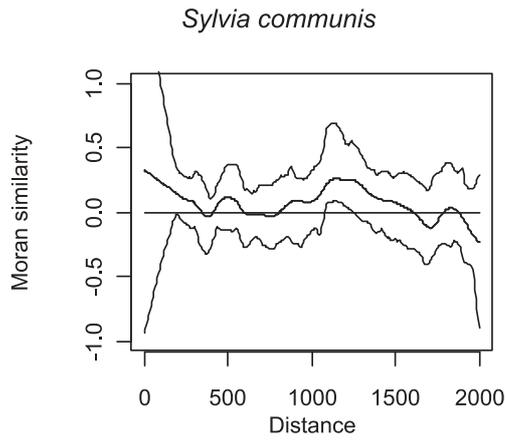
Appendix 1 Comparison of the predictive performance of seven types of model using the BIOMOD package (Thuiller 2009). These models are: Generalized Linear Model (GLM), Generalized Additive Model (GAM), Classification Tree Analysis (CTA), Artificial Neural Networks (ANN), Boosted Regression Trees (BRT), Breiman and Cluter's random forest (RF), Mixture Discriminant Analysis (MDA) and Multivariate Adaptive Regression (MARS). The mean values of AUC and TSS were calculated among the models for 21 bird species and the four listening durations.

	AUC	TSS
ANN	0.71 (0.07)	0.33 (0.19)
GAM	0.75 (0.08)	0.41 (0.16)
BRT	0.75 (0.07)	0.40 (0.16)
GLM	0.75 (0.07)	0.40 (0.16)
MARS	0.74 (0.08)	0.38 (0.17)
FDA	0.75 (0.08)	0.36 (0.19)
RF	0.73 (0.09)	0.32 (0.18)

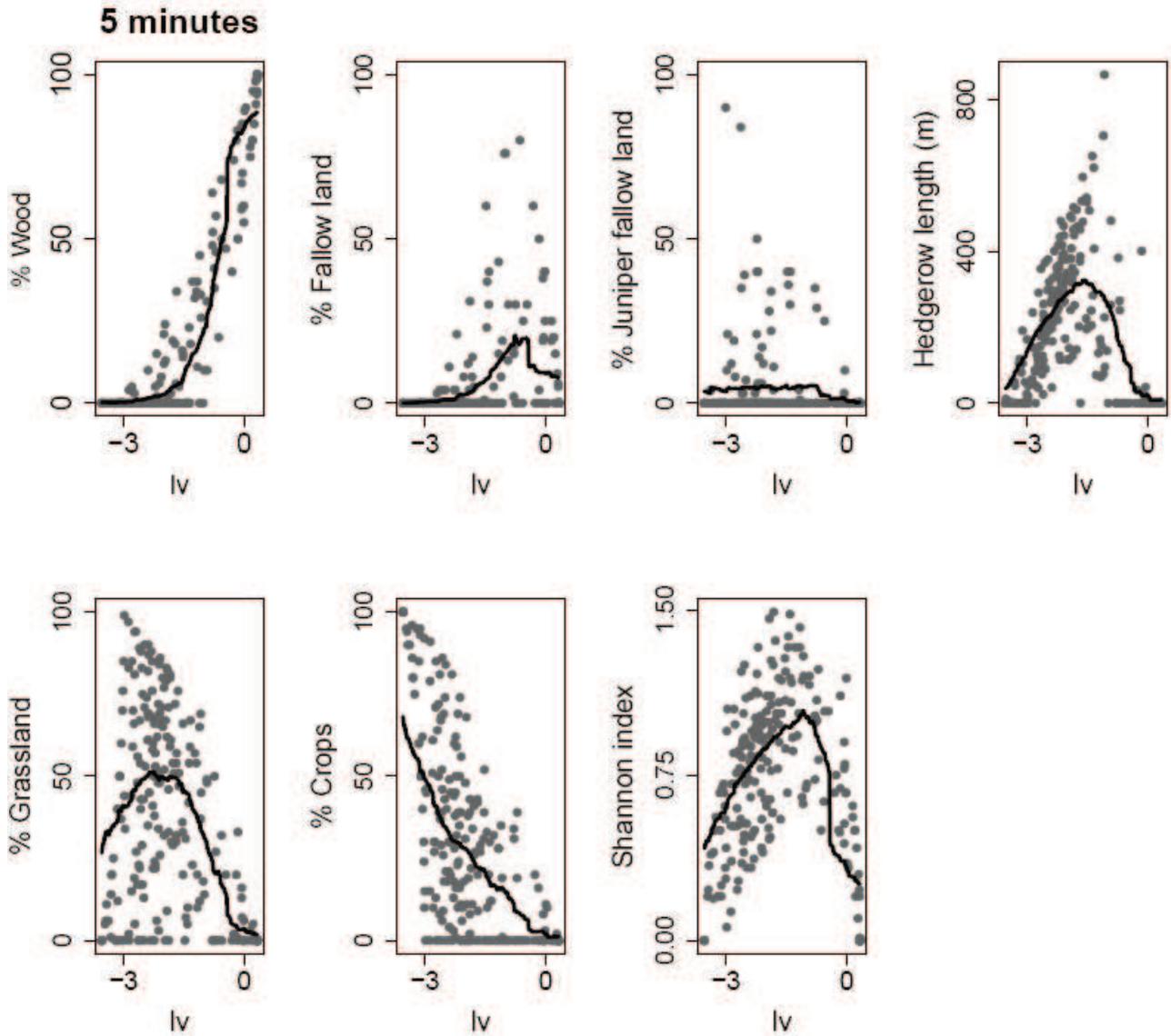
Appendix 2 Spline correlogrammes, with 95 % pointwise bootstrap confidence intervals of the Pearson residuals from binomial GAMs, including all the significant explanatory variables, fitted to the data. We found evidence of no significant spatial auto-correlation between the models' residuals based on non parametric spline correlograms, indicating that non-spatial statistical models were appropriate.



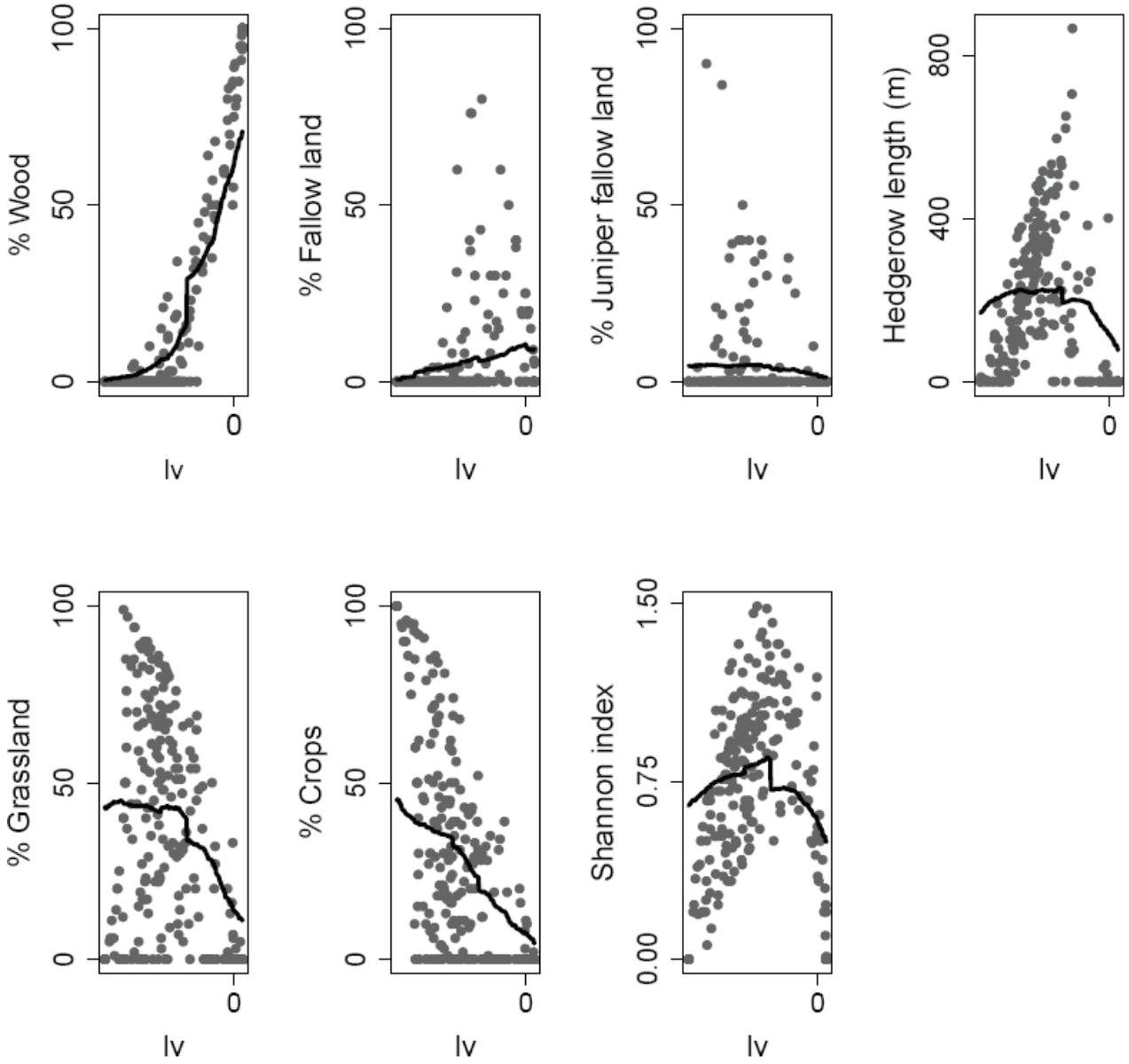


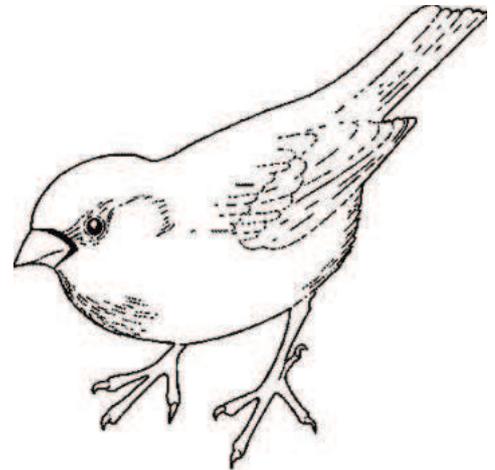


Appendix 3 Link between the latent variable of the CQOs and the 7 environmental variables for 5 minutes' and 20 minutes' counting (n=256). The black line is a Nadaraya-Watson kernel regression estimate with a bandwidth of 1.5. For 5 and 20 minutes this latent variable represents an opening gradient going from wooded sites to open farmland sites.



20 minutes





Partie 2

**Les relations synchroniques entre
les communautés d'oiseaux et les
paysages agricoles**

Introduction de la partie

Dans le premier chapitre de cette partie, nous vérifions la généralité géographique des relations entre les oiseaux et leurs habitats. L'analyse des relations entre les communautés d'oiseaux et la structure des paysages a déjà fait l'objet de nombreuses études. La plupart de ces études utilisent des données recueillies dans une seule région, de sorte que l'on ne sait pas dans quelle mesure les résultats obtenus sont extrapolables à une autre région. Connaître le degré de transférabilité géographique de ces résultats est primordiale pour préconiser des recommandations de gestion : les recommandations sont-elles facilement transférables entre régions ou doit-on les adapter en fonction de chaque région ? Cette question va se traduire pour les décideurs politiques et les gestionnaires en : Peut-on élaborer des politiques agri-environnementales à une échelle nationale ou faut-il les adapter localement ? Pour répondre à cela, nous avons quantifié le niveau de généralité de modèles oiseaux-habitat entre trois régions de France. Dans chacune de ces régions, nous avons analysé les relations entre les patrons de distribution de l'alouette des champs, les patrons de richesse spécifique totale en oiseaux et la structure des paysages. Nous montrons que globalement les relations entre l'occurrence de l'alouette, la richesse spécifique et les métriques paysagères considérées sont bien généralisables entre les trois régions.

En plus de connaître si les mesures de gestion doivent être adaptées localement ou pas, l'élaboration de politiques agri-environnementales efficaces requiert de connaître les processus écologiques qui se déroulent spécifiquement aux niveaux des processus de gestion des paysages agricoles. Dans le deuxième chapitre de cette partie, nous avons comparé la structure et la composition des communautés d'oiseaux dans cinq types de systèmes agricoles du site Vallées et Coteaux de Gascogne. Ces systèmes se répartissent le long d'un gradient d'intensité de production allant des systèmes extensifs de polyculture-élevage aux systèmes de culture. Nous avons montré que contrairement aux attentes, les territoires des différents systèmes abritent une richesse spécifique et une composition des communautés d'oiseaux assez similaires.

Article 1

Bonthoux S., Augiron S., Balent G., Baudry J., Bretagnolle V. Tester la transférabilité géographique des modèles d'habitat. Cet article est en préparation pour soumettre au journal *Ecology*.

Article 2

Bonthoux S., Choisis, J.P., Gibon, A., Ladet, A., Balent G. Des systèmes agricoles aux intensités de production contrastées abritent une diversité en oiseaux similaire dans un paysage du Sud-Ouest de la France. Cet article est en préparation pour soumettre au journal *Agriculture, Ecosystems and Environment*.

Une partie du travail présenté dans cet article a été exposée lors d'une **communication orale** au colloque IALE US 2010.

Bonthoux, S., Choisis, J.P., Gibon, A., Balent, G. 2010. Linking farming systems to farmland bird diversity: an interdisciplinary approach. Is What Humans Do Natural? 2010 US-IALE Twenty-fifth Anniversary Symposium. Athens (Georgia)

Chapitre 1

Transférabilité géographique des modèles oiseaux-habitat

Tester la transférabilité géographique des modèles d'habitat

Bonthoux Sébastien^a, Augiron Steve^b, Balent Gérard^a, Baudry Jacques^c, Bretagnolle Vincent^a

a : INRA, UMR DYNAFOR, Castanet-Tolosan, France

b : Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, Beauvoir sur Niort, France

c : INRA, UMR SAD Paysage, Rennes, France

Résumé

Alors que de nombreuses études ont quantifié les relations entre les communautés d'espèces et les paysages agricoles, peu ont évalué la généralité de ces relations. Dans cette étude, nous testons la transférabilité des relations entre la distribution de l'alouette des champs, de la richesse spécifique et la structure du paysage. Pour tester cela, nous avons effectué 320 points de comptage deux années consécutives dans trois régions de France. Nous avons tout d'abord comparé les coefficients estimés des variables paysagères entre régions et entre années. Puis, nous avons testé les performances prédictives des modèles projetés entre régions et entre années. Nous avons trouvé que les effets (sens et magnitude) des variables paysagères pour expliquer la distribution de l'alouette et la richesse spécifique sont globalement bien généralisables entre régions et entre années. Nous avons également trouvé des performances discriminatives moyennes correctes des modèles, mais asymétriques en fonction de la région vers laquelle sont projetés les modèles. Les performances de calibration des modèles de régression étaient bien supérieures après avoir pris en compte les différences de prévalence entre régions en recalibrant l'intercept, suggérant que les études futures devraient utiliser plus souvent cette méthode pour avoir un bon accord entre les observations et les prédictions. Ces résultats montrent que dans certains cas les modèles d'habitat sont correctement généralisables sur de larges étendues géographiques. Cela suggère que les gestionnaires et les décideurs politiques peuvent adopter des programmes de conservation homogènes à large échelle, sans avoir à les adapter localement.

1. Introduction

La perte et la dégradation de l'habitat sont actuellement reconnues comme des menaces majeures pour la biodiversité (Sala *et al.* 2000). Les tentatives pour expliquer ou prédire l'impact des changements d'habitat sur les assemblages d'espèces sont le plus souvent effectuées à l'aide de modèles statistiques d'habitat (Guisan & Zimmermann 2000, Guisan & Thuiller 2005, Elith & Leathwick 2009). L'utilisation de ces modèles permet une meilleure compréhension des facteurs de la distribution des espèces et répond aussi aux besoins croissants d'outils nécessaires pour assurer une gestion réussie dans un monde changeant. Beaucoup d'études de modélisation ont été conduites pour prédire ou simuler les distributions des espèces sous divers scénarios de changement global (Pearson *et al.* 2004, Jetz *et al.* 2007, Vallecillo *et al.* 2009).

L'application et l'extrapolation de ces modèles à des objectifs de gestion ou de conservation implique de faire des postulats, l'un des plus fondamentaux étant la constance de l'effet des facteurs environnementaux (Dormann 2007). Cependant, comme ces modèles sont souvent construits localement, sur un nombre relativement faible d'années et sont souvent évalués dans la région où ils ont été construits, la question se pose si ces modèles sont généralisables entre régions ou entre années (Vaughan & Ormerod 2005, Heikkinen *et al.* 2006, Elith & Leathwick 2009). Même quand les données sont collectées sur une large étendue géographique, les résultats sont souvent regroupés en un seul ensemble de données et la question se pose sur la fiabilité locale de ces modèles (Bamford *et al.* 2009). Ce problème est celui de la transférabilité géographique ou temporelle des modèles d'habitat qui a été encore peu testée (Randin *et al.* 2006, Whittingham *et al.* 2007, McAlpine *et al.* 2008, Riffell & Gutzwiller 2009).

La transférabilité des modèles d'habitat est une question qui est loin d'être triviale. Il existe des évidences que des différences régionales dans les caractéristiques écologiques des espèces peuvent mener à des variations de niche apparente à l'intérieur de leur répartition géographique (Murphy & Lovett-Doust 2007, Osborne *et al.* 2007, Vallecillo *et al.* 2011). L'utilisation de facteurs explicatifs directs plutôt que des substituts (comme par exemple l'altitude ou la topographie) doit permettre une meilleure transférabilité des modèles (Guisan & Zimmermann 2000, Austin 2002, Vanreusel *et al.* 2007). Cependant, la niche réalisée d'une espèce peut varier en fonction de la disponibilité des habitats préférés par l'espèce (Brown 1995). De plus, quand il y a de la compétition interspécifique, comme le pool d'espèces varie dans l'espace, des changements locaux de pression biotique engendreront des modifications de la niche réalisée des espèces (Pulliam 2000), entravant ainsi la transférabilité des relations espèce-habitat.

Il n'y a actuellement pas de consensus entre les études sur la transférabilité des modèles d'habitat entre taxons ou même entre les espèces d'un même taxon. L'évidence d'une transférabilité correcte a été trouvée pour des espèces de papillons (Vanreusel *et al.* 2007), de poissons (Freeman *et al.* 1997, Sundblad *et al.* 2009), de reptiles (Arntzen 2006) de mammifère (Barbosa *et al.* 2009) et d'oiseaux (Fielding & Haworth 1995, Whittingham *et al.* 2003). Cependant, d'autres études ont montré des variations géographiques des relations entre les espèces et l'habitat. Zanini *et al.* (2009) ont trouvé que les effets des variables du paysage varient géographiquement en Suisse pour expliquer la distribution de plusieurs espèces d'amphibiens. De manière analogue, Whittingham *et al.* (2007) ont aussi trouvé une variation de l'effet des prédicteurs pour plusieurs espèces d'oiseaux entre l'Angleterre et le Pays de Galles. Enfin, McAlpine *et al.* (2008) ont trouvé en Australie

une faible capacité d'extrapolation des modèles de distribution du koala entre plusieurs régions.

Dans cette étude, nous testons l'hypothèse de la transférabilité des relations entre différents patrons écologiques et la structure du paysage. Dans un protocole spécialement conçu pour répondre à cette question, nous avons recueilli des données sur l'avifaune dans trois régions de France pendant deux années consécutives. L'avantage de notre dispositif est de pouvoir bénéficier d'une large superposition des gradients des variables paysagères entre régions, limitant l'effet des problèmes de transférabilité des modèles d'ordre méthodologique (Thuiller *et al.* 2004, Menke *et al.* 2009). Nous avons étudié la transférabilité de l'occurrence et de l'abondance de l'alouette des champs, espèce qui est abondante et qui peut être bien modélisée les trois régions. Dans les études, la transférabilité des modèles a pour l'instant été testée au niveau de l'espèce et très peu souvent au niveau de la communauté. Cependant, les mesures de conservation sont souvent appliquées dans le but de maximiser le nombre d'espèces (May 1988, Kerr 1997). Ici, nous montrons que les relations entre la richesse spécifique en oiseaux et les métriques de structure du paysage sont bien transférables entre régions et entre années.

Les auteurs des différentes études utilisent plusieurs stratégies pour tester la transférabilité des modèles, ce qui peut rendre difficile la comparaison et la synthèse de leurs conclusions. Les deux principales stratégies sont (i) la comparaison des coefficients des variables explicatives entre les modèles construits dans des zones géographiques différentes (Whittingham *et al.* 2007, Zanini *et al.* 2009, Schaub *et al.* 2011) et (ii) l'extrapolation des modèles entre régions ou/et entre années suivie de la comparaison des prédictions et des observations (Araujo *et al.* 2005, Randin *et al.* 2006, Heikkinen *et al.* 2011). Dans cette étude, nous utilisons simultanément ces deux méthodes.

Gastón & García-Vinas (2010) ont récemment encouragé les études où des modèles de régression sont extrapolés dans des conditions différentes, à utiliser des méthodes de recalibration pour améliorer la transférabilité des modèles. La recalibration n'améliore pas les performances discriminatives des modèles (i.e. capacité des modèles à ordonner les sites en fonction de leur adéquation pour accueillir l'espèce) mais les performances de calibration (i.e. niveau d'accord entre les probabilités prédites et les données réelles) (Steyerberg *et al.* 2004, Gastón & García-Vinas 2010). Des différences dans l'abondance des espèces et dans la richesse spécifique entre régions peuvent entraîner des différences d'intercepts entre modèles et un faible accord entre les observations et les prédictions. Dans cette étude, nous montrons que la recalibration de l'intercept des modèles lors de leur extrapolation peut permettre de bien améliorer les performances de calibration.

2. Méthode

2.1. Zones d'études et protocole d'échantillonnage

Nous avons recueilli des données dans trois sites en France, choisis pour leurs paysages contrastés : le site de Pleine-Fougères (PF), en Bretagne, avec un paysage de bocage et un climat océanique de bord de mer, le site Plaine et Val de Sèvre (PVS), en Poitou-Charentes avec un paysage de grandes cultures et un climat océanique doux et le site des Vallées et Coteaux de Gascogne (VCG), en Midi-Pyrénées, avec un climat tempéré et des influences océaniques et un paysage de polyculture-élevage (Figure 10).

Dans chaque site, nous avons répété 320 points de comptage en 2009 et en 2010. Nous avons réparti ces points

de façon systématique à l'intérieur de 20 carrés de 1 km de côté (Figure 10). Nous avons distribué ces carrés dans le paysage de sorte à couvrir un gradient de boisement dans chaque zone, car il a été montré que le taux de boisement est le facteur paysager qui explique le mieux la variabilité des assemblages d'oiseaux dans les mosaïques agricoles (Balent & Courtiade 1992, Berg 2002).

Lors de la réalisation des points de comptage, nous avons recensé tous les individus vus et entendus dans un rayon de 125 mètres durant une période de 5 minutes, qui est une durée adaptée pour construire des modèles de distribution d'espèce (Bonthoux & Balent 2011 in press). Nous avons conduit les comptages en mai et juin, pendant la période de nidification, entre 6h00 et 11h00 du matin durant le pic d'activité vocal des oiseaux. Nous avons évité les conditions très ventées (< 20 km/h) et pluvieuses pour limiter les problèmes de détectabilité.

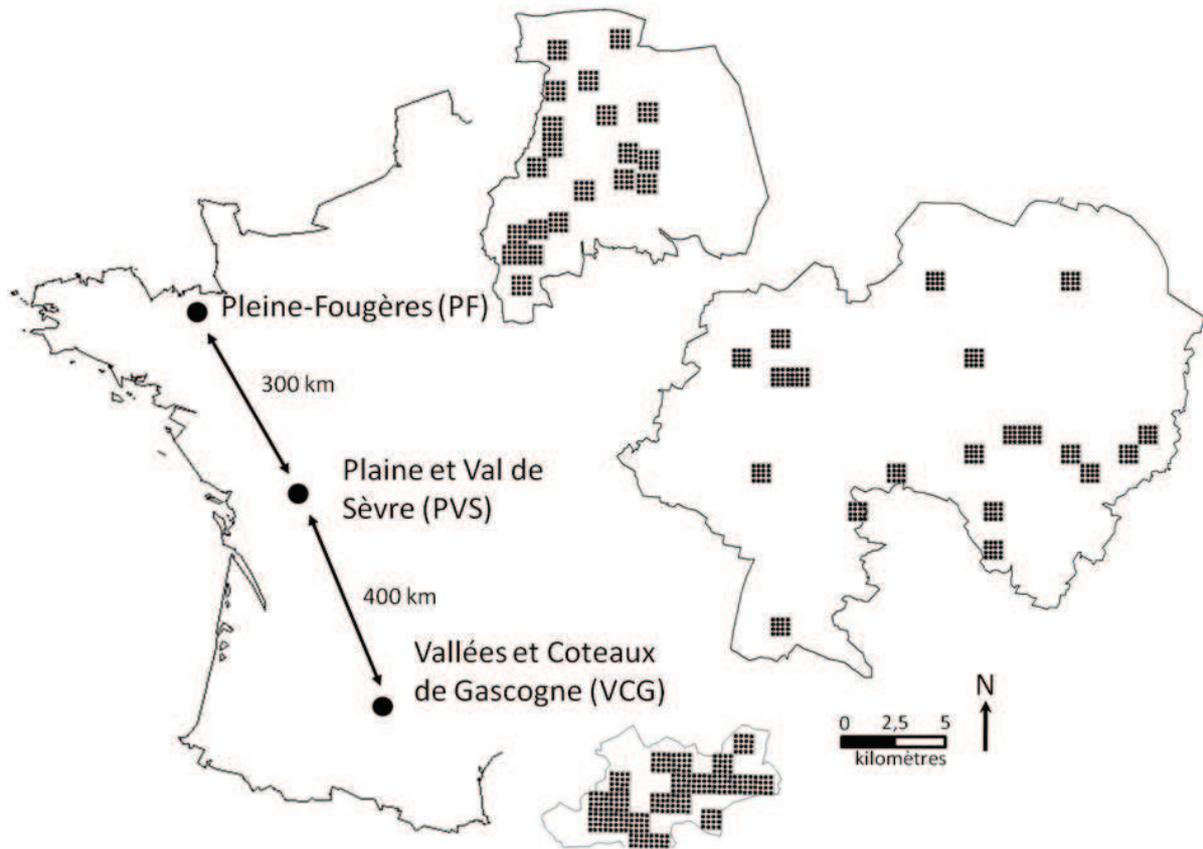


Figure 10 Localisation des trois zones d'études et distribution des 320 points de comptage à l'intérieur des 20 carrés de 1km x 1km dans chaque zones

2.1. Variables réponses

Dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) qui est l'espèce la mieux représentée sur les trois sites étudiés. Cette espèce est spécialiste des milieux agricoles et niche sur le sol. Comme pour de nombreuses espèces de milieu agricole, les populations de cette espèce sont en déclin dans plusieurs pays d'Europe (Gregory *et al.* 2005, Wretenberg *et al.* 2006, Reif *et al.* 2008). Pour chaque station, nous avons considéré les données de l'alouette en présence-absence et en abondance. Au niveau de la communauté, nous avons considéré la richesse spécifique, calculée comme la somme de toutes les espèces recensées dans

chaque station.

2.2. Variables paysagères

Dans chaque station, nous avons initialement calculé cinq métriques paysagères qui sont reconnues comme des facteurs importants pour expliquer la distribution des espèces et des assemblages d'oiseaux : le pourcentage de Culture, le pourcentage de Prairie, le pourcentage de Bois, le linéaire Haie et un indice de Shannon pour représenter l'hétérogénéité du paysage (Balent & Courtiade 1992, Berg 2002, Heikkinen *et al.* 2004). Comme la variable Culture et la variable Prairie étaient fortement corrélées (au maximum, $r=-0.83$), nous avons retiré la variable Prairie pour laquelle les modèles étaient les moins performants. Le restant des variables n'étaient pas fortement corrélées entre elles ($r < |0.65|$) (Graham 2003) (Tableau 4). Nous avons calculé ces variables avec le logiciel ArcView à partir de photographies aériennes contemporaines aux recensements des oiseaux et à partir de validation sur le terrain. L'amplitude des gradients de ces variables étaient proches entre les régions (Tableau 4), ce qui est recommandé pour l'étude de la transférabilité des modèles entre différents ensembles de données (Menke *et al.* 2009).

Tableau 4 Données biologiques et variables paysagères dans les trois sites aux deux années d'étude. La taille totale de l'échantillon est de 1920 stations.

		Régions et Années					
		PF.09 (n=320)	PF.10 (n=320)	PVS.09 (n=320)	PVS.10 (n=320)	VCG.09 (n=320)	VCG.10 (n=320)
<i>Alauda arvensis</i>	Prévalence	0.07	0.11	0.43	0.42	0.15	0.22
	Abondance totale	50	80	481	403	106	128
Richesse spécifique moyenne (min-max)		5.37 (0-14)	8.03 (0-16)	5.02 (0-14)	6.13 (0-15)	5.38 (1-12)	6.15 (0-12)
Culture (%) moyenne (min-max)		50 (0-100)	49 (0-100)	68 (0-100)	66 (0-100)	55 (0-100)	51 (0-100)
Bois (%)		7 (0-94)	7 (0-94)	7 (0-100)	7 (0-100)	14 (0-100)	14 (0-100)
Haie (m)		368 (0-1392)	368 (0-1392)	324 (0-1709)	324 (0-1709)	225 (0-850)	225 (0-850)
Shannon		0.59 (0-1.18)	0.59 (0-1.18)	0.36 (0-1.08)	0.36 (0-1.11)	0.63 (0-1.34)	0.65 (0-1.31)

2.3. Analyses

2.3.1. Comparaison des coefficients des variables paysagères entre régions et années

Pour chaque région et pour chaque année, nous avons construit des régressions simples entre les trois variables réponses et les variables paysagères. Pour modéliser l'occurrence de l'alouette nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM) avec une distribution binomiale et une fonction de lien logit. Pour modéliser l'abondance, nous avons utilisé des modèles 'hurdle'. Le hurdle model est un modèle en deux étapes, consistant en un modèle de présence-absence (un GLM binomial dans notre cas) et d'un modèle d'abondance positif (tronqué) (tous les zéros exclus). Les deux modèles sont fusionnés en multipliant leurs prédictions. Ce type de modèle permet de prendre en compte l'excès de zéros souvent trouvé dans les données écologiques (Martin *et*

al. 2005, Potts & Elith 2006). La régression de poisson standard, la plus souvent utilisée pour des données de comptage, peut ne pas être adaptée pour des données avec un excès de zéros car elle suppose que les données sont équi-dispersées (i.e. que sa variance est égale à sa moyenne) (Potts & Elith 2006). Nous avons construit ces modèles dans R avec le package ‘pscl’ (Zeileis 2008). Nous avons utilisé des GLMs avec un lien log pour modéliser la richesse spécifique.

Nous avons aussi construit des modèles globaux en regroupant les données des trois régions et des deux années ($n=3 \times 2 \times 320=1920$) dans lesquels nous avons inclus des termes d’interactions entre une variable région à trois modalités et les différentes variables paysagères et entre une variable année à deux modalités et les variables. Nous avons utilisé les trois mêmes types de modèles statistiques que précédemment. Pour chaque modèle, nous avons sélectionné le meilleur en faisant une stepwise basée sur l’AIC.

2.3.2. Projections des modèles entre régions et entre années

Nous avons relié les variables réponses aux quatre variables paysagères en construisant un modèle par région et par année ($n=320/\text{modèle}$). Pour modéliser l’occurrence de l’Alouette, nous avons utilisé des GLMs avec un lien logit en incluant des termes quadratiques pour les variables paysagères, puis nous avons fait une sélection stepwise AIC. Parce que le degré de transférabilité peut être influencé par la relative simplicité des GLMs, nous avons aussi utilisé des ‘Boosted Tree Regressions’ (BRT), une méthode qui a montré des capacités prédictives supérieures à celle des régressions classiques dans plusieurs situations (Elith *et al.* 2006, Leathwick *et al.* 2006, Moisen *et al.* 2006). Les BRTs combinent les avantages de deux algorithmes : les arbres de régressions (modèles qui relient une réponse à des variables par des divisions récursives binaires) et le boosting (une méthode adaptative qui combine plusieurs modèles simples pour améliorer les performances prédictives) (Elith *et al.* 2008). Etant donné notre objectif de produire des modèles généralisables, nous avons utilisé une procédure de 50 validations croisées pour identifier le nombre d’arbres qui maximise la capacité d’un modèle à faire des prédictions fiables sur des sites indépendants en évitant une complexité du modèle excessive. Nous avons construit tous les modèles BRT dans R en utilisant le paquet ‘gbm’ (Ridgeway 2005). Pour associer l’abondance de l’alouette aux variables paysagères, nous avons utilisé des GLMs avec un lien log, des modèles hurdle et des BRT avec une distribution de Poisson. Pour modéliser la richesse spécifique, nous avons utilisé des GLMs avec une distribution de Poisson et des BRTs avec une distribution de Poisson.

2.3.3. Evaluation des performances prédictives des modèles

Nous avons évalué les modèles construits à partir des données récoltées une année sur une région en le projetant sur les données récoltées dans la même région l’autre année et sur les données des deux autres régions des deux années (i.e. chaque modèle est évalué sur 5 ensembles de données externes).

Nous avons évalué les performances de discrimination et de calibration des modèles. La discrimination décrit la capacité d’un modèle à distinguer entre les sites occupés et les sites inoccupés (Pearce & Ferrier 2000). La capacité d’un modèle à discriminer est le problème le plus important si l’on veut identifier les sites les plus adaptés (e.g. pour sélectionner une réserve dans un territoire). Nous avons testé la discrimination pour la présence-absence de l’Alouette en calculant l’aire sous la courbe ROC (AUC) à l’aide du package ‘Design’ (Harrel 2009). Une valeur d’AUC de 0.5 indique que le modèle a une performance qui n’est pas

meilleure qu'un modèle aléatoire, alors qu'une valeur de 1 indique que le modèle est capable de distinguer entre les sites occupés et inoccupés dans 100% des cas, ce qui signifie une discrimination parfaite. Les valeurs d'AUC comprises entre 0.7 et 0.8 indiquent une discrimination correcte, entre 0.8 et 0.9 une bonne discrimination et les valeurs supérieures à 0.9 une très bonne discrimination. Pour évaluer la discrimination des modèles d'abondance et de richesse spécifique, nous avons calculé une corrélation de rang de Spearman qui examine la similarité entre les rangs des valeurs prédites et des valeurs observées. Une forte corrélation indique que l'ordre des prédictions est correcte (Potts & Elith 2006). Cependant, une parfaite discrimination ($\rho=1$ ou $AUC=1$) n'implique pas nécessairement des prédictions globales parfaites, car toutes les prédictions peuvent être biaisées dans une direction, d'où l'intérêt de quantifier aussi la calibration des prédictions (Potts & Elith 2006).

La calibration décrit le niveau d'accord entre les probabilités prédites et les données observées (e.g. si des sites avec une probabilité prédite de 40 % sont occupés à 0.40). La calibration est importante si des estimations de probabilité d'occurrence fiables sont nécessaires (Pearce & Ferrier 2000). Il a été montré que la recalibration des modèles de régression lors de leur extrapolation sur des données externes, peut améliorer de façon importante la calibration des modèles (Steyerberg *et al.* 2004, Gastón & García-Vinas 2010). La recalibration consiste en la ré-estimation de l'intercept et/ou des coefficients estimés des variables. Bien qu'utilisée depuis plusieurs années en modélisation clinique (Steyerberg *et al.* 2004), cette approche n'a été que très rarement testée en écologie, dans le cadre de la modélisation de distributions d'espèces (Gastón & García-Vinas 2010). Dans cette étude où nous souhaitons évaluer la transférabilité de l'effet des variables paysagères, la qualité de la calibration est susceptible d'être fortement réduite par de fortes différences d'intercept entre régions et entre années dues à des différences de prévalence ou d'abondance entre régions. Nous avons donc recalibré les intercepts des modèles de régressions (GLMs et modèles hurdle) lors de leurs projections sur les ensembles de données externes. Pour cela, nous avons suivi la méthode décrite par Steyerberg *et al.* (2004). Nous avons tout d'abord calculé la variable réponse Y_1 pour la méthode sans mise à jour de l'intercept comme $Y_1 = \alpha_1 + \sum \beta_{i1} \cdot x_i$ où α_1 est l'intercept, β_i sont les coefficients de régressions qui ont été antérieurement ajustés à l'ensemble de données de calibration et x_i sont les valeurs des variables explicatives de l'échantillon d'évaluation. Dans un deuxième temps, nous avons mis à jour l'intercept en ajustant cette régression à l'ensemble de données d'évaluation. Dans ce modèle, l'intercept α était le seul paramètre libre et les prédicteurs étaient basés sur le modèle calibré comme une variable offset (i.e., la pente est fixée comme unité) : $Y_2 = \alpha + Y_1$. Pour quantifier les performances de calibration, Cox (1958) a formalisé une approche pour détecter le biais et la dispersion en utilisant une régression logistique reliant les occurrences observées au logit des probabilités prédites. Pour un modèle avec une calibration parfaite, l'intercept (α) de cette régression vaut 0 et la pente (β) 1. Nous avons utilisé l'indice de fiabilité U , qui est la différence dans $-2 \log$ de la vraisemblance d'un modèle avec α et β comme paramètres libres et d'un modèle avec $\alpha = 0$ et $\beta = 1$ (Miller 1993). Cette statistique est redimensionnée en divisant par le nombre de sites. Un index proche de 0 est attendu pour les modèles bien calibrés. Nous avons appliqué la même méthode pour les données d'abondance et de richesse spécifique, en reliant les observations et les prédictions par une régression gaussienne (Potts & Elith 2006).

Enfin pour quantifier les performances globales des modèles, nous avons utilisé l'indice de Brier qui mesure la moyenne des différences quadratiques entre les valeurs observées et les valeurs prédites pour les données d'occurrence et le RMSE (l'erreur quadratique moyenne) pour les données d'abondance et de richesse spécifique.

3. Résultats

3.1. Patrons de distributions

Il y a des variations considérables dans la prévalence et l'abondance totale de l'alouette des champs entre les zones étudiées (Tableau 4). La prévalence et l'abondance sont la plus forte sur le site PVS. En revanche, la variation de la richesse spécifique est plus faible. La richesse spécifique moyenne est la plus forte pour PF 2010.

3.2. Effets des variables paysagères

Nous avons relié les trois variables réponses aux quatre variables paysagère avec des régressions simples dans les trois régions et aux deux années ($4 \times 3 \times 2 = 24$ régressions). Pour l'occurrence de l'alouette et la richesse spécifique, les effets des variables paysagères, estimés à partir de régressions simples, sont significatifs dans la majorité des cas (19/24 cas pour l'occurrence, 23/24 cas pour la richesse spécifique). Ces effets sont peu souvent significatifs pour l'abondance de l'alouette (2/24 cas) (Figure 11). Pour chaque variable réponse, les signes des coefficients significatifs sont les mêmes dans les trois régions, aux deux dates. L'occurrence et l'abondance de l'Alouette sont corrélées positivement au pourcentage de Culture et corrélées négativement à l'indice de Shannon, au linéaire de Haie et au pourcentage de Bois. La richesse spécifique totale est corrélée négativement à la quantité de Culture et corrélée positivement à l'indice de Shannon, au linéaire de Haie et au pourcentage de Bois. Pour chaque variable explicative, l'intensité des coefficients est globalement proche. Cependant, dans les trois meilleurs modèles globaux, il y a une interaction entre la variable Culture et la Région (Tableau 5).

Tableau 5 Résultats de la sélection des meilleurs modèles par stepwise AIC incluant les interactions entre régions et les variables paysagères et entre les années et les variables paysagères (n = 1920 pour chaque modèle)

Modèle sélectionné avec le plus petit AIC		
<i>Alauda arvensis</i>	occurrence	Région + Culture + Bois + Haie + Shannon + Région:Culture
	abondance	Région + Année + Culture + Bois + Haie + Shannon + Région:Culture
Richesse spécifique		Région + Année + Culture + Bois + Haie + Shannon + Région:Culture

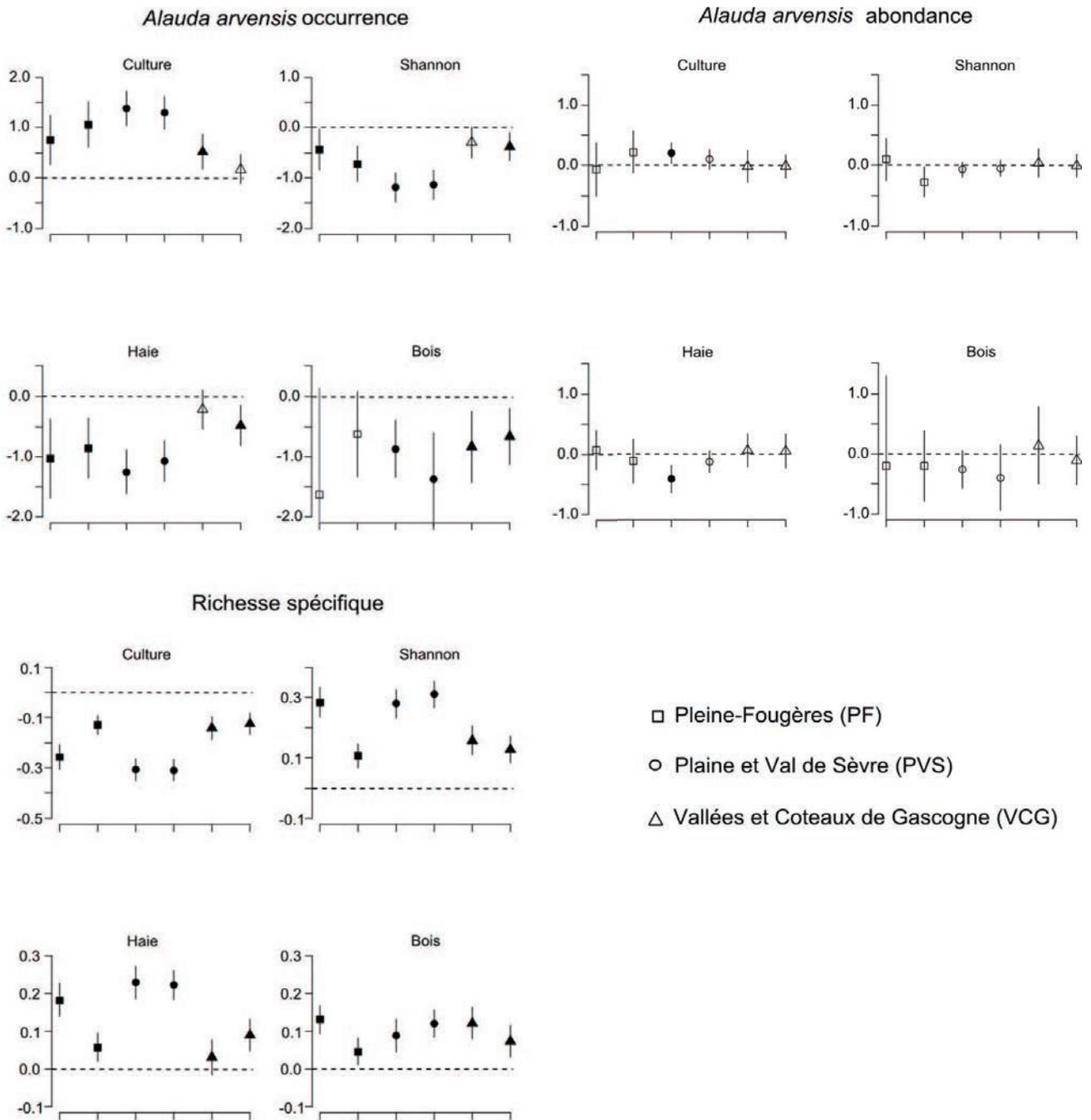


Figure 11 Estimation des paramètres à partir de régressions simples entre l'occurrence et l'abondance de l'alouette des champs, la richesse spécifique totale et les variables d'habitat dans les trois régions de l'étude pour 2009 et 2010 ($n=320$ pour chaque régression). Pour une région donnée, 2009 correspond au symbole de gauche et 2010 à celui de droite. L'occurrence a été modélisée avec des GLMs et un lien logit, l'abondance avec des modèles hurdle et la richesse spécifique avec des GLMs et un lien log. Les symboles ouverts se réfèrent à des effets non significatifs (i.e. l'intervalle de confiance ne contient pas 0) et les symboles pleins se réfèrent aux effets significatifs (i.e. 0 est exclu).

3.3. Projections des modèles

La Figure 12 présente les performances prédictives globales de tous les types de modèles. Pour prédire la présence de l'alouette, le GLM et le BRT ont des capacités globales à discriminer similaires. Ces deux types de modèles ont une capacité discriminative moyenne modérée (AUC moyen = 0.75, ET = 0.07 pour GLM). La calibration est meilleure pour les GLMs avec les intercepts recalibrés (GLM.r) (U moyen = 0.03, ET=0.06). Pour prédire l'abondance de l'Alouette, GLM, HM et BRT ont aussi des capacités discriminatives très proches et correctes (ρ moyen = 0.36 et SE=0.18 pour HM). La calibration est la meilleure pour HM avec la recalibration de l'intercept (U moyen = 0.82, SE=0.06). Pour la richesse spécifique, GLM et BRT ont des capacités discriminatives similaires et bonnes (ρ moyen = 0.51, SE=0.16 pour BRT). La calibration et le RMSE sont les meilleurs pour GLM avec l'intercept recalibré. Nous n'avons pas trouvé d'autocorrélation spatiale dans les résidus dans les modèles de régression, indiquant que des modèles spatiaux n'étaient pas nécessaires (Dormann 2007).

Nous avons trouvé de fortes différences de performances en fonction de la région vers laquelle sont projetés les modèles (Figure 13). Les performances discriminatives (AUC et ρ) sont systématiquement plus élevées quand les données sont projetées vers le site PVS. En revanche, la calibration et les performances globales tendent à être les moins bonnes pour cette région.

Des projections des valeurs prédites et observées pour l'occurrence de l'alouette et pour la richesse spécifique sont données dans l'Annexe 1.

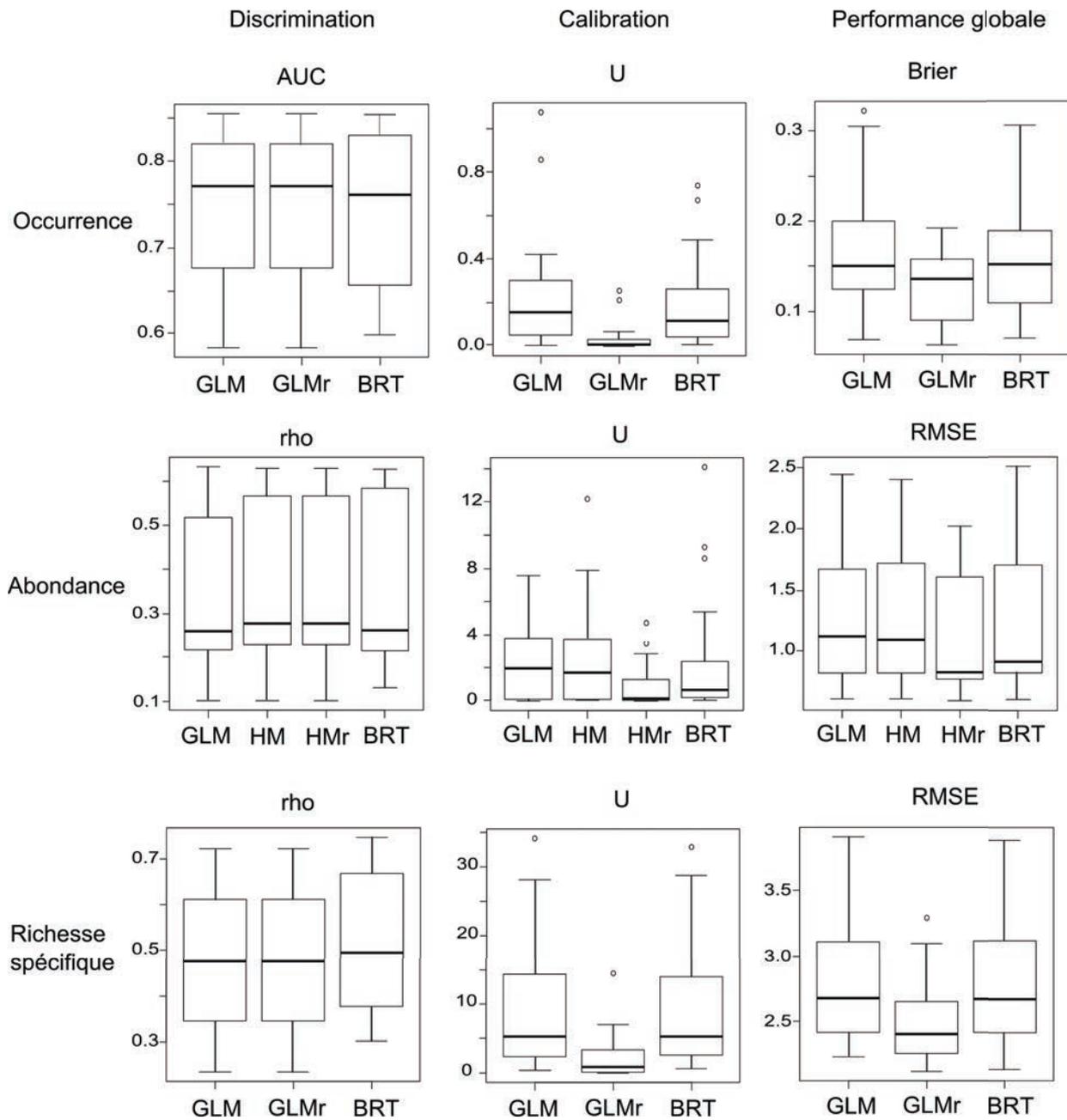


Figure 12 Comparaison des performances prédictives (discrimination, calibration et performance globale) des différents types de modèles pour l'occurrence et l'abondance de l'alouette des champs et la richesse spécifique. GLM = Modèle Linéaire Généralisé, GLMr = GLM avec recalibration de l'intercept, BRT = Boosted Regression Tree, HM= Hurdle Model, HMr = HM avec recalibration de l'intercept

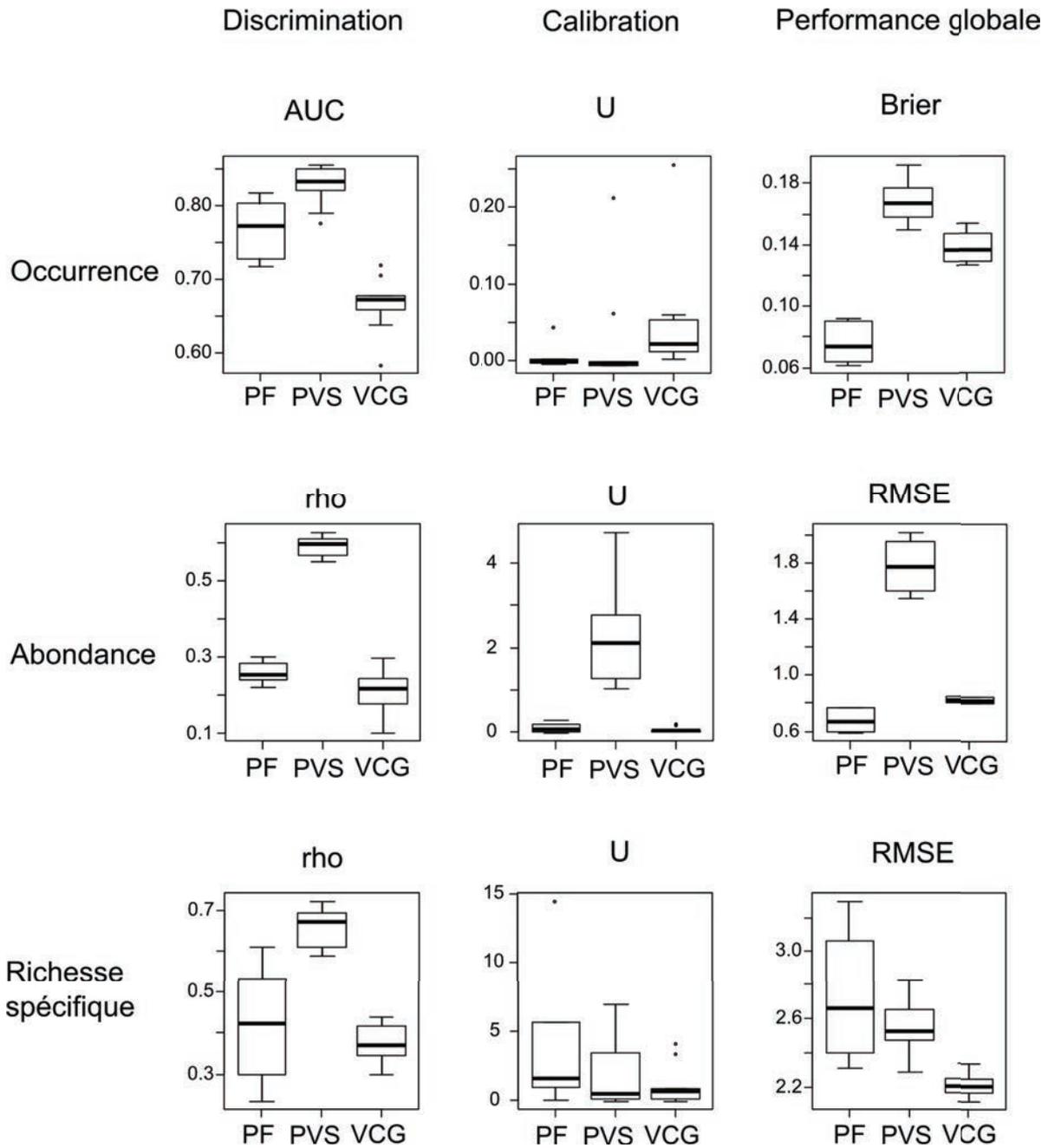


Figure 13 Comparaison des performances prédictives en fonction des régions vers lesquelles les modèles sont projetés. L'occurrence de l'alouette a été modélisée avec des GLMs binomiaux et une recalibration de l'intercept lors des projections, l'abondance avec des hurdle model et une recalibration de l'intercept et la richesse spécifique avec des GLMs poisson et une recalibration de l'intercept. PF = Pleine-Fougères, PVS = Plaine et Val de Sèvre, VCG = Vallées et Coteaux de Gascogne

4. Discussion

4.1. Considérations biologiques

Evaluer le degré de généralité des relations entre les espèces, les communautés et leur habitat représente un grand défi tant pour l'écologie fondamentale et la théorie de la niche que pour des objectifs de conservation (Guisan & Thuiller 2005, Pearman *et al.* 2008). Dans notre étude, basée sur un large ensemble de données spécialement conçu pour l'évaluation de la transférabilité des modèles entre régions et entre années, nous avons trouvé une bonne transférabilité globale pour les relations entre l'occurrence et l'abondance de l'alouette, la richesse spécifique et la structure des paysages. Même si nous avons trouvé que les meilleurs modèles globaux contenaient une interaction entre la région et la culture, les effets significatifs des variables paysagères avaient tous la même direction et avaient une magnitude proche. Ce résultat est conforté par des performances prédictives correctes à bonnes des modèles quand ils sont extrapolés entre régions et entre dates.

(Schaub *et al.* 2011) ont trouvé que les associations densité-habitat ne sont pas géographiquement transférables en Suisse pour 13 espèces de milieu agricole. Parmi ces espèces se trouve l'alouette. Ils trouvent pour cette espèce que le meilleur modèle (sur la base de l'AIC) est celui qui contient des interactions entre les variables d'habitat et les régions. Cependant, ils ne trouvent aucun effet significatif des variables paysagères par région, si bien que nous pensons qu'il est difficile de conclure sur la transférabilité de l'association alouette-habitat à partir de cette étude. De façon contrastée, Whittingham *et al.* (2003) ont montré qu'à l'échelle de la parcelle, l'abondance de l'alouette répond de manière similaire à la plupart des prédicteurs (type de culture, structure de la culture, structure de la parcelle) entre trois régions du Sud de l'Angleterre. En ligne avec cette étude, nos résultats montrent qu'à l'échelle du paysage les effets des variables explicatives sont très similaires entre trois régions de France. Dans une autre étude, Whittingham *et al.* (2007) ont trouvé une transférabilité correcte des taux d'occupation de 11 espèces d'oiseaux de milieu agricole entre différents types de production agricole (prairies vs cultures) et différentes classes de densité de population (haute vs basse), mais pas parmi les régions géographiques d'Angleterre et du Pays de Galles. Ces auteurs ont considéré des espèces plus généralistes que l'alouette des champs qui est une espèce spécialiste des milieux très ouverts des paysages agricoles (Julliard *et al.* 2006, Christian *et al.* 2009). Or il a été montré par plusieurs études que les performances explicatives et prédictives des modèles de distribution d'espèces sont souvent meilleures pour les espèces avec une niche étroite et bien définie que pour celles avec des niches larges (Mitchell *et al.* 2001, McPherson & Jetz 2007). Il est probable que la transférabilité des modèles dépend fortement des espèces en fonction de leurs caractéristiques écologiques.

Plusieurs études ont analysé la relation entre la richesse spécifique et la structure des paysages. La majorité de ces études s'accordent sur le fait que la richesse spécifique en oiseaux est favorisée par la présence d'éléments boisés et par l'hétérogénéité des paysages (Balent & Courtiade 1992, Aauri & de Lucio 2001, Fuller *et al.* 2001, Herzog & O'Hara 2007, Wretenberg *et al.* 2010). Ici, nous montrons spécifiquement que l'association richesse spécifique-habitat peut être hautement transférable entre régions et entre années. Nous suggérons que dans les études futures, la transférabilité de métriques au niveau de la communauté soit plus largement testée.

Nous avons trouvé de meilleures performances discriminatives lors de l'extrapolation des modèles vers le site de Plaine et Val de Sèvre que vers les deux autres sites. D'autres études ont également trouvé une transférabilité

asymétrique des modèles (Randin *et al.* 2006, Barbosa *et al.* 2009). Ces auteurs suggèrent qu'une telle transférabilité asymétrique peut être en partie causée par des différences dans l'amplitude des variables environnementales considérées entre les régions. Nous pensons que cela est limité dans notre cas où les amplitudes des variables d'habitat étaient assez similaires dans les trois régions étudiées. Nous pensons que les performances sont plus faibles pour les régions Pleine-Fougères et Vallées et Coteaux de Gascogne, car des variables environnementales, importantes pour expliquer la distribution de l'alouette dans ces deux sites, n'ont pas été incluses dans les modèles. Ce type de variable peut être la structure du paysage dans un contexte plus large que celui dans lequel nous l'avons mesuré. Cependant, il est reconnu que le contexte paysager a un effet limité par rapport au contexte local pour expliquer les patrons d'oiseaux (Cushman & MacGarigal 2004, Coreau & Martin 2007).

4.2. Considérations méthodologiques

Dans une étude sur la génécité spatiale et temporelle de modèle d'association insecte-habitat, Strauss & Biedermann (2007) ont trouvé que malgré de bonnes performances discriminatives, les modèles ne sont souvent pas bien calibrés. Ils attribuent cette mauvaise calibration à une forte différence de prévalence entre les différents sites. Dans le même sens, Zanini *et al.* (2009), ont trouvé dans des modèles d'association amphibiens-habitat que les effets des variables paysagères explicatives sont très proches entre régions mais que les intercepts sont très différents à cause d'une forte différence de prévalence entre régions.

Lors de l'évaluation de la transférabilité des modèles de régression, nous pensons que ce n'est pas la différence d'intercept entre régions qui importe mais les différences de direction et d'intensité des variables explicatives d'intérêt. Dans l'optique d'améliorer la calibration des modèles, nous avons montré que recalibrer l'intercept lors de l'extrapolation de modèles de régression permet d'améliorer considérablement l'accord entre les observations et les prédictions.

A notre connaissance, en écologie, seule une étude a procédé à des recalibrations de modèles lors de l'extrapolation (Gastón & García-Vinas 2010) alors que cette méthode est utilisée depuis plus longtemps en prédictions cliniques (Steyerberg *et al.* 2004). Dans les études passées, dans le cas le plus fréquent où seules les performances discriminatives sont mesurées (e.g. Araujo *et al.* 2005, Randin *et al.* 2006, McAlpine *et al.* 2008), les conclusions seront les mêmes après une recalibration car elle n'agit pas sur la discrimination. Par contre, dans le cas où des mesures de performances de calibration et performances globales (e.g. par RMSE) sont faites (e.g. Heinanen & von Numers 2009), des résultats meilleurs peuvent être attendus après une recalibration de l'intercept. Dans un objectif d'augmenter la fiabilité des modèles, nous recommandons que cette méthode soit appliquée plus largement dans les études à venir. Cependant, comme cette méthode de recalibration ne peut s'adapter qu'à des modèles de régressions, d'autres méthodes devront être développées pour les méthodes statistiques par apprentissage.

Notre étude suggère que les gestionnaires peuvent avoir confiance en appliquant des mesures de conservation pour l'alouette ou pour la richesse spécifique en oiseaux basées sur nos modèles d'association à l'habitat. Ces mesures incluent l'ouverture des paysages agricoles pour l'alouette et au contraire le maintien des structures boisées et de l'hétérogénéité des paysages pour promouvoir la richesse spécifique. Notre étude montre aussi

qu'une extrapolation directe des résultats d'une région à une autre ne donne pas forcément des prédictions quantitatives fiables si les modèles ne sont pas recalibrés en fonction de la région vers laquelle ils sont extrapolés.

References

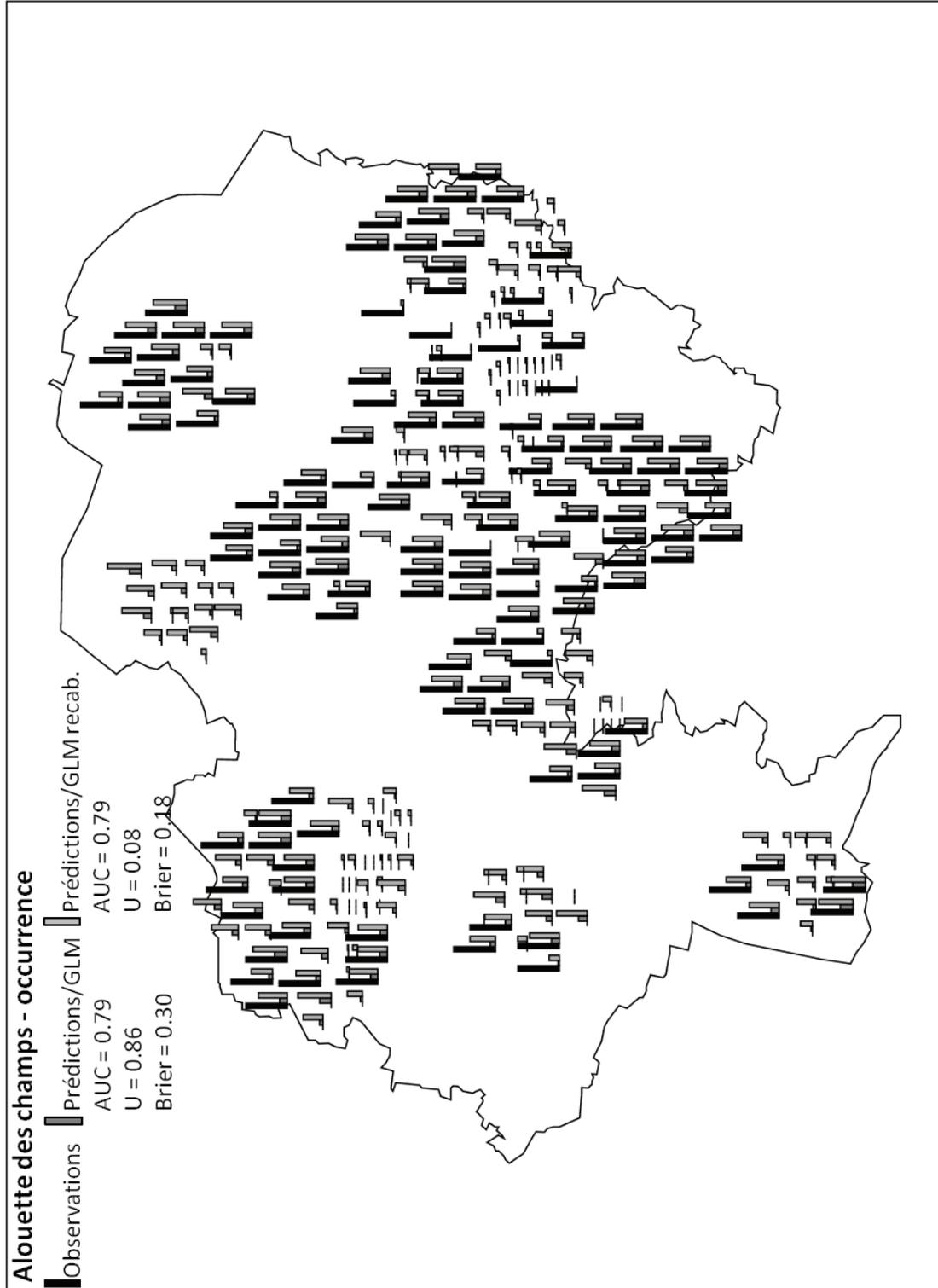
- Araujo, M. B., R. G. Pearson, W. Thuiller, and M. Erhard. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* **11**:1504-1513.
- Arntzen, J. M. 2006. From descriptive to predictive distribution models: a working example with Iberian amphibians and reptiles. *Frontiers in Zoology* **3**.
- Atauri, J. A., and J. V. de Lucio. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* **16**:147-159.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* **157**:101-118.
- Balent, G., and B. Courtiade. 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* **6**:195-211.
- Bamford, A. J., A. Monadjem, M. D. Anderson, A. Anthony, W. D. Borello, M. Bridgeford, P. Bridgeford, P. Hancock, B. Howells, J. Wakelin, and I. C. W. Hardy. 2009. Trade-offs between specificity and regional generality in habitat association models: a case study of two species of African vulture. *Journal of Applied Ecology* **46**:852-860.
- Barbosa, A. M., R. Real, and J. M. Vargas. 2009. Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. *Ecological Modelling* **220**:747-754.
- Berg, A. 2002. Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland-forest mosaic landscapes. *Bird Study* **49**:art-165.
- Brown J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press.
- Christian, K., L. V. Isabelle, J. Frederic, and D. Vincent. 2009. More species, fewer specialists: 100-áyears of changes in community composition in an island biogeographical study. *Diversity and Distributions* **15**:641-648.
- Coreau, A., and J. L. Martin. 2007. Multi-scale study of bird species distribution and of their response to vegetation change: a Mediterranean example. *Landscape Ecology* **22**:747-764.
- Cox DR. Two further applications of a model for binary regression. *Biometrika* 1958; 45:562-565.
- Cushman, S. A., and K. MacGarigal. 2004. Hierarchical analysis of forest bird species-environment relationships in the Oregon Coast Range. *Ecological Applications* **14**:1090-1105.
- Dormann, C. F. 2007. Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology* **8**:387-397.
- Elith, J., H. Graham, P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier, A. Guisan, J. Hijmans, F. Huettmann, R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, G. Lohmann, A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, C. M. Overton, P. A. Townsend, J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, S. Wisz, and E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**:129-151.

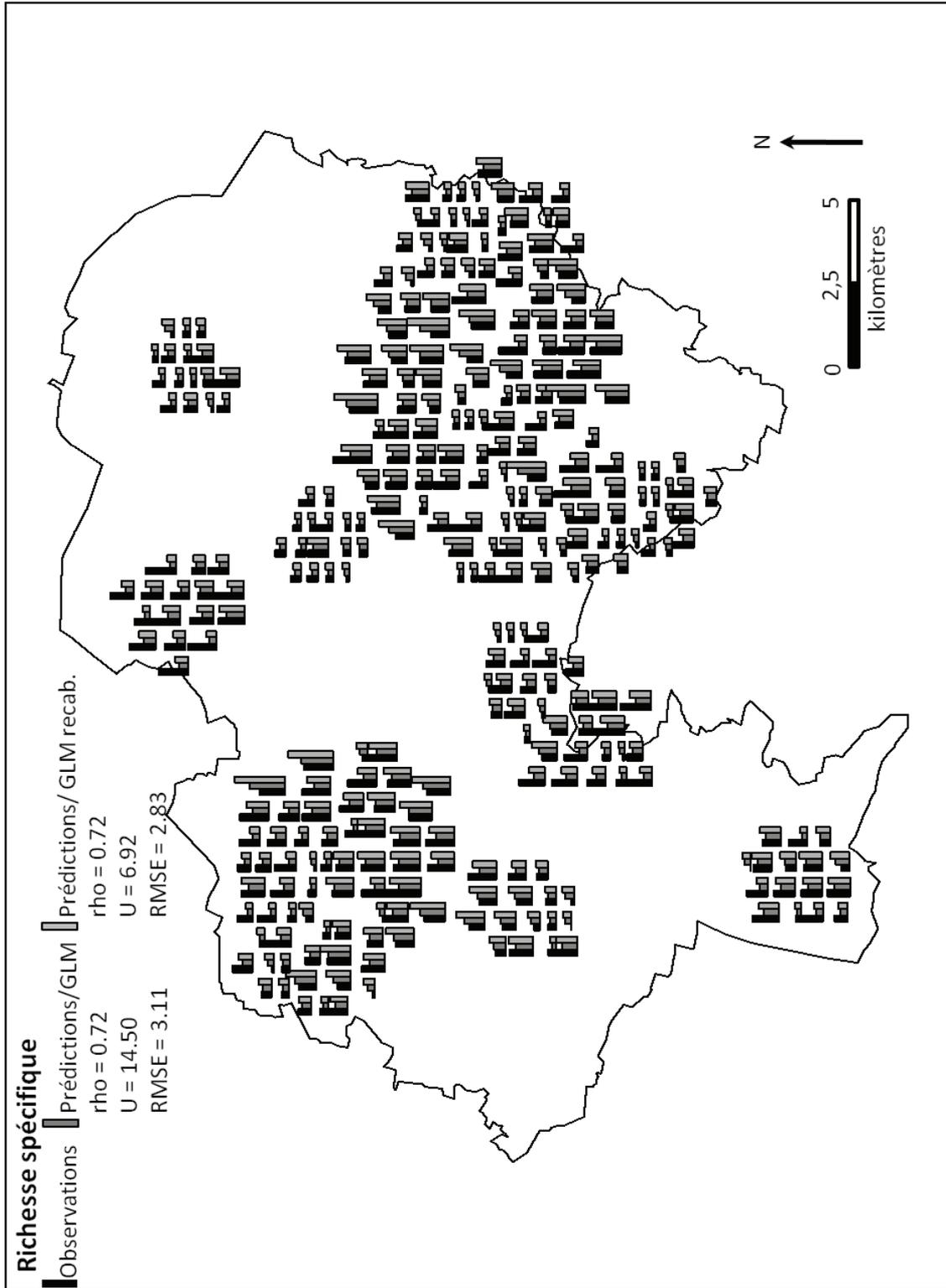
- Elith, J., J. Leathwick, and T. Hastie. 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* **77**:802-813.
- Elith, J., and J. R. Leathwick. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **40**:677-697.
- Fielding, A. H., and P. F. Haworth. 1995. Testing the generality of bird-habitat models. *Conservation Biology* **9**:1466-1481.
- Freeman, M. C., Z. H. Bowen, and J. H. Crance. 1997. Transferability of Habitat Suitability Criteria for Fishes in Warmwater Streams. *North American Journal of Fisheries Management* **17**:20-31.
- Fuller, R. J., D. E. Chamberlain, N. H. K. Burton, and S. J. Gough. 2001. Distributions of birds in lowland agricultural landscapes of England and Wales: how distinctive are bird communities of hedgerows and woodland? *Agriculture, Ecosystem, Environment* **84**:79-92.
- Gastón, A., and J.I García-Vinas 2010. Updating coarse-scale species distribution models using small fine-scale samples. *Ecological Modelling* **221**:2576-2581.
- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* **84**:2809-2815.
- Gregory, R. D., A. Van Strien, P. Vorisek, A. W. Gmelig Meyling, D. G. Noble, R. P. B. Foppen, and D. W. Gibbons. 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Serie B)* **360**:269-288.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**:993-1009.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147-186.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, M. B. Araujo, R. Virkkala, W. Thuiller, and M. T. Sykes. 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* **30**:751-777.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, R. Virkkala, and K. Rainio. 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology* **41**:824-835.
- Heikkinen, R. K., M. Marmion, and M. Luoto. 2011. Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability? *Ecography* no.
- Heinanen, S., and M. von Numers. 2009. Modelling species distribution in complex environments: an evaluation of predictive ability and reliability in five shorebird species. *Diversity and Distributions* **15**:266-279.
- Herzon, I., and R. B. O'Hara. 2007. Effects of landscape complexity on farmland birds in the Baltic States. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **118**:297-306.
- Jetz, W., D. S. Wilcove, and A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *Plos Biology* **5**:1211-1219.
- Julliard, R., J. Clavel, V. Devictor, F. Jiguet, and D. Couvet. 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* **9**:1237-1244.
- Kerr, J. T. 1997. Species Richness, Endemism, and the Choice of Areas for Conservation. *Conservation Biology* **11**:1094-1100.

- Leathwick, J. R., J. Elith, M. P. Francis, T. Hastie, and P. Taylor. 2006. Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology-Progress Series* **321**:267-281.
- Martin, T. G., B. A. Wintle, J. R. Rhodes, P. M. Kuhnert, S. A. Field, S. J. Low-Choy, A. J. Tyre, H. P. Possingham, and M. Anderson. 2005. Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters* **8**:1235-1246.
- May, R. M. 1988. How Many Species Are There on Earth? *Science* **241**:1441-1449.
- McAlpine, C. A., J. R. Rhodes, M. E. Bowen, D. Lunney, J. G. Callaghan, D. L. Mitchell, and H. P. Possingham. 2008. Can multiscale models of species' distribution be generalized from region to region? A case study of the koala. *Journal of Applied Ecology* **45**:558-567.
- McPherson, J. M., and W. Jetz. 2007. Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models. *Ecography* **30**:135-151.
- Menke, S. B., D. A. Holway, R. N. Fisher, and W. Jetz. 2009. Characterizing and predicting species distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. *Global Ecology and Biogeography* **18**:50-63.
- Miller, M.E., C.D., Langefeld, W.M. Tierney, S.L. Hui and C.L. McDonald. 1993. Validation of probabilistic predictions. *Medical Decision Making* **13**:49-58.
- Mitchell, M. S., R. A. Lancia, and J. A. Gerwin. 2001. Using landscape-level data to predict the distribution of birds on a managed forest: effects of scale. *Ecological Applications* **11**:1692-1708.
- Moisen, G. G., E. A. Freeman, J. A. Blackard, T. S. Frescino, N. E. Zimmermann, and T. C. Edwards. 2006. Predicting tree species presence and basal area in Utah: A comparison of stochastic gradient boosting, generalized additive models, and tree-based methods. *Ecological Modelling* **199**:176-187.
- Murphy, H. T., and J. Lovett-Doust. 2007. Accounting for regional niche variation in habitat suitability models. *Oikos* **116**:99-110.
- Osborne, P. E., G. M. Foody, and S. Suarez-Seoane. 2007. Non-stationarity and local approaches to modelling the distributions of wildlife. *Diversity and Distributions* **13**:313-323.
- Pearce, J., and S. Ferrier. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* **133**:225-245.
- Pearman, P. B., A. Guisan, O. Broennimann, and C. F. Randin. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* **23**:149-158.
- Pearson, R. G., T. P. Dawson, and C. Liu. 2004. Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* **27**:285-298.
- Potts, J. M., and J. Elith. 2006. Comparing species abundance models. *Ecological Modelling* **199**:153-163.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**:349-361.
- Randin, C. F., T. Dirnbock, S. Dullinger, N. E. Zimmermann, M. Zappa, and A. Guisan. 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography* **33**:1689-1703.
- Reif, J., P. Vorisek, K. Stastny, V. Bejcek, and J. Petr. 2008. Agricultural intensification and farmland birds: new insights from a central European country. *Ibis* **150**:596-605.
- Riffell, S. K., and K. J. Gutzwiller. 2009. Interannual variation in bird-landscape relations: understanding sources of a pervasive conservation dilemma. *Oikos* **118**:45-54.

- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**:1770-1774.
- Schaub, M., M. Kery, S. Birrer, M. Rudin, and L. Jenni. 2011. Habitat-density associations are not geographically transferable in Swiss farmland birds. *Ecography* no.
- Steyerberg, E. W., G. J. J. M. Borsboom, H. C. van Houwelingen, M. J. C. Eijkemans, and J. D. Habbema. 2004. Validation and updating of predictive logistic regression models: a study on sample size and shrinkage. *Statistics in Medicine* **23**:2567-2586.
- Strauss, B., and R. Biedermann. 2007. Evaluating temporal and spatial generality: How valid are species-habitat relationship models? *Ecological Modelling* **204**:104-114.
- Sundblad, G. r., M. HSrmS, A. Lappalainen, L. Urho, and U. Bergström. 2009. Transferability of predictive fish distribution models in two coastal systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **83**:90-96.
- Thuiller, W., L. Brotons, M. B. Araujo, and S. Lavorel. 2004. Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography* **27**:165-172.
- Vallecillo, S., L. Brotons, and W. Thuiller. 2009. Dangers of predicting bird species distributions in response to land-cover changes. *Ecological Applications* **19**:538-549.
- Vallecillo, S., L. Brotons, and P. E. Osborne. 2011. Geographical variation in the distributional constraints along a gradient of population aggregation. *Acta Oecologica* **36**:666-674.
- Vanreusel, W., D. Maes, and H., Van Dyck. 2007. Transferability of species distribution models: a functional habitat approach for two regionally threatened butterflies. *Conservation Biology* **21**:201-212.
- Vaughan, I. P., and S. J. Ormerod. 2005. The continuing challenges of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology* **42**:720-730.
- Whittingham, M. J., J. R. Krebs, R. D. Swetnam, J. A. Vickery, J. D. Wilson, and R. P. Freckleton. 2007. Should conservation strategies consider spatial generality? Farmland birds show regional not national patterns of habitat association. *Ecology Letters* **10**:25-35.
- Whittingham, M. J., J. D. Wilson, and P. F. Donald. 2003. Do habitat association models have any generality? Predicting skylark *Alauda arvensis* abundance in different regions of southern England. *Ecography* **26**:521-531.
- Wretenberg, J., A. Lindström, S. Svensson, T. Thierfelder, and T. Pärt. 2006. Population trends of farmland birds in Sweden and England: similar trends but different patterns of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* **43**:1110-1120.
- Wretenberg, J., T. Part, and A. Berg. 2010. Changes in local species richness of farmland birds in relation to land-use changes and landscape structure. *Biological Conservation* **143**:375-381.
- Zanini, F., J. Pellet, and B. R. Schmidt. 2009. The transferability of distribution models across regions: an amphibian case study. *Diversity and Distributions* **15**:469-480.
- Zeileis, A., C., Kleiber, and S. Jackman 2008. Regression Models for Count Data in R. *Journal of Statistical Software* **27**(8).

Annexe 1 Valeurs prédites et observées de l'occurrence de l'alouette et de la richesse spécifique pour PVS 2010. Pour l'occurrence de l'alouette, les valeurs prédites proviennent de GLMs binomiaux avec et sans recalibration de l'intercept construit avec les données de PF 2009 et pour la richesse spécifique, les valeurs prédites proviennent de GLMs Poisson avec et sans recalibration construit avec les données PF 2009.





Chapitre 2

Comparaison des communautés d'oiseaux dans des systèmes de production agricole contrastés

Des systèmes agricoles aux intensités de production contrastées abritent une diversité en oiseaux similaire dans un paysage du Sud-Ouest de la France

Bonthoux S.^a, Choisis J.P.^a, Gibon A.^a, Ladet S.^a, Balent G.^a

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

Abstract

L'élaboration de politiques agri-environnementales efficaces nécessite de comprendre les processus écologiques à l'échelle des processus de gestion des territoires agricoles. Dans cette étude, nous testons l'hypothèse que les territoires des systèmes de production agricoles extensifs abritent des communautés d'oiseaux plus diversifiées que ceux des systèmes intensifs. Pour cela, dans un paysage du Sud-Ouest de la France, nous avons comparé la structure et la composition des communautés d'oiseaux le long d'un gradient d'intensité de production agricole, allant des systèmes extensifs d'élevage en conditions défavorisées aux systèmes de culture de fond de vallées. Les proportions relatives de culture et de prairie permanente diffèrent fortement entre ces différents systèmes, les systèmes les plus extensifs ayant la plus forte proportion de prairie. En revanche, les surfaces de bois et de haies sont très semblables entre tous les systèmes. Nous avons trouvé une richesse spécifique et une composition des communautés très similaires le long du gradient d'intensité de production, simultanément à l'échelle du point de comptage et à l'échelle du territoire des systèmes. Ce résultat inattendu suggère que le maintien de paysage hétérogène comme celui étudié peut permettre d'atténuer l'impact négatif de l'intensification agricole sur les communautés.

1. Introduction

Depuis plusieurs dernières décennies, des changements importants de biodiversité se sont déroulés dans les paysages agricoles en réponse aux changements des pratiques. Dans les zones les plus fertiles, la modernisation de l'agriculture a entraîné une conversion des systèmes traditionnels de polyculture élevage vers des systèmes plus intensifs céréaliers menant à un appauvrissement des communautés (Donald *et al.* 2001, Chamberlain *et al.* 2002, Butler *et al.* 2007). A l'opposée, les zones les moins favorables ont souvent été abandonnées, entraînant un enrichissement des paysages et un changement de la composition des communautés au profit des espèces les plus forestières (Sirami *et al.* 2007).

Comprendre les causes des variations des communautés d'espèces dans les paysages agricoles est une question majeure qui a été abordée par plusieurs études. Dans ces travaux, les relations entre les organismes et les paysages sont souvent appréhendées à deux échelles : la parcelle et le paysage. A l'échelle de la parcelle agricole, plusieurs études ont comparé l'importance des pratiques locales de gestion par rapport à la structure du paysage environnant pour expliquer différents patrons de biodiversité (Moreira *et al.* 2005, Renfrew & Ribic 2008, Fischer *et al.* 2011). A l'échelle du paysage (i.e. quelques hectares à plusieurs km²), les études analysent souvent les relations entre les patrons d'assemblages d'espèces et la composition et configuration des mosaïques paysagères (Atauri & de Lucio 2001, Heikkinen *et al.* 2004, Billeter *et al.* 2008). Ces études ne tiennent cependant pas compte de l'échelle du territoire des exploitations agricoles et des systèmes de production à laquelle sont prises les mesures de gestion. Or, c'est à cette échelle que doivent être développés des indicateurs environnementaux (Halberg *et al.* 2005) qui seront utiles pour construire des politiques agri-environnementale. Pour améliorer l'efficacité de ces politiques, il est nécessaire de comprendre les processus écologiques à l'échelle des processus de gestion des territoires agricoles (Pelosi *et al.* 2010).

Les populations européennes d'oiseaux de milieu agricole sont globalement en déclin depuis plusieurs décennies et l'intensification agricole a été identifiée comme un facteur clé (Donald *et al.* 2001, Stoate *et al.* 2001, Chamberlain *et al.* 2002, Robinson & Sutherland 2002). Dans cette étude, nous testons l'hypothèse que des territoires de systèmes de production agricole différents abritent des assemblages d'oiseaux différents. Pour tester cette hypothèse, nous avons récolté des données dans les territoires de différentes exploitations agricoles situées dans un paysage du sud-ouest de la France. Nous nous attendons à ce que les systèmes agricoles les plus extensifs abritent des communautés d'oiseaux plus riches et plus diversifiées que les systèmes intensifs.

2. Méthode

2.1. Site d'étude

Le site d'étude couvre quatre communes dans le sud-ouest de la France (43°16'28" N, 0°51'11" E, WGS 93 1984 et est une partie un site de recherche à long terme (Long Term ecological Research) « Vallées et Coteaux de Gascogne » (LTER_EU_FR_003). Cette région est vallonnée (200-400m) et marquée par des vallées Nord-Sud. Le climat est tempéré soumis aux influences méditerranéennes et montagnardes. Les forêts sont fragmentées et couvrent 15 % de la zone. Les utilisations du sol consistent en une combinaison de céréales, maïs, colza, sorgho, tournesol, cultures fourragères, prairies permanentes et de petits bois.

2.1. Données sur les exploitations agricoles et typologie des systèmes de production

Ce travail est issu du mémoire de Faggion (2009). 34 exploitations ont été enquêtées en 2006 sur le territoire des quatre communes (Figure 14). Ces exploitations se distinguent par leurs productions agricoles et la disposition topographique de leur territoire. Pour chacune de ces exploitations, des données ont été acquises (i) sur les caractéristiques sociales, techniques et historiques exploitations et (ii) sur l'organisation spatiale des territoires d'exploitation comme le niveau de morcellement du parcellaire, la taille moyenne des parcelles et la pente moyenne des parcelles. A partir de ces données, les 34 exploitations ont été classées en cinq systèmes de production répartis le long d'un gradient d'intensité de production, allant du système d'élevage extensif au système de culture. Les principales caractéristiques de ces systèmes de production sont données dans le Tableau 6. Les proportions relatives de culture et de prairie permanente diffèrent fortement entre les différents systèmes. En revanche, les proportions de bois et de haies sont très semblables entre tous les systèmes (Figure 15).

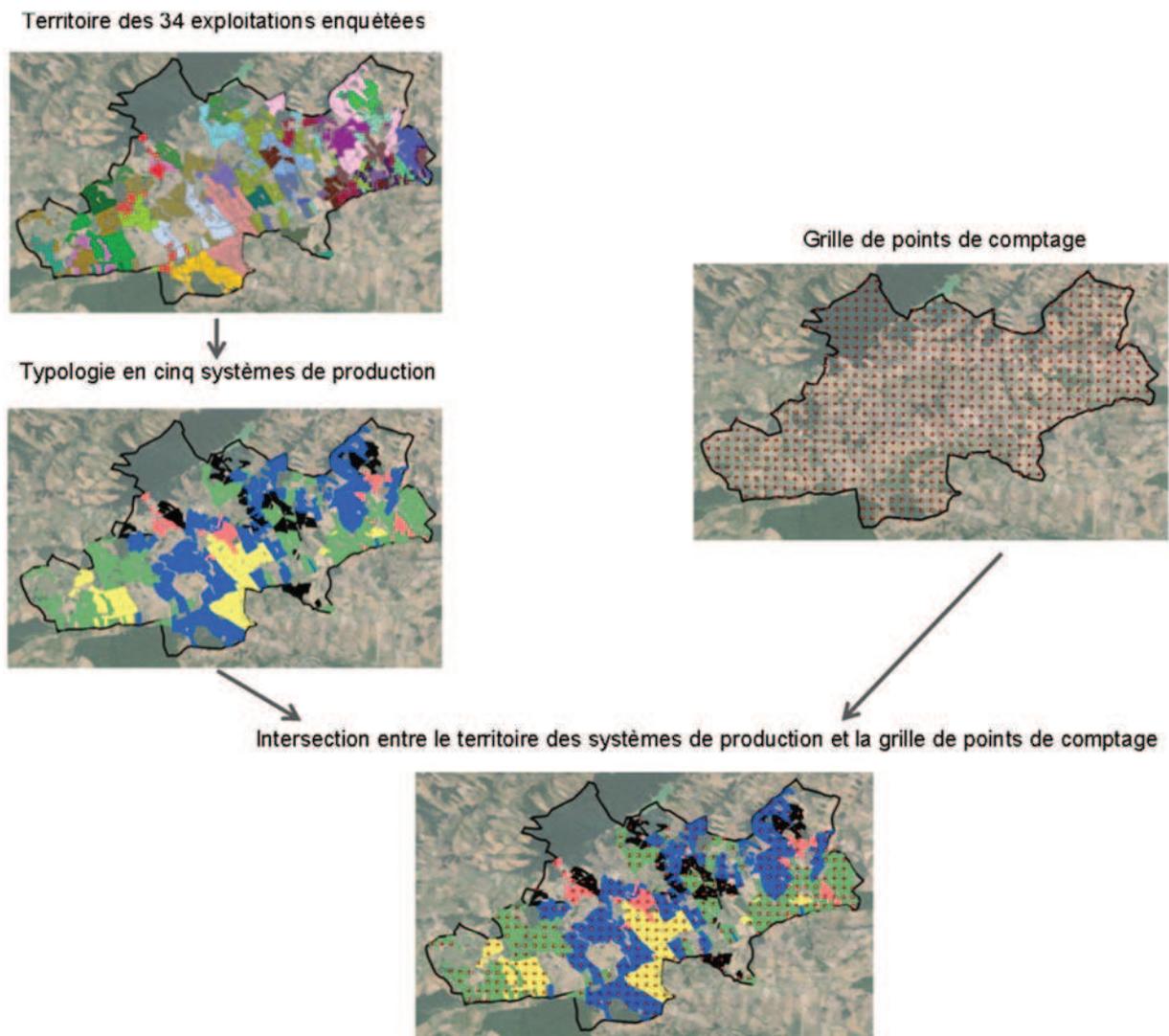


Figure 14 Démarche utilisée pour mettre en relation les systèmes de production agricole et les données d'avifaune

Tableau 6 Caractéristiques des cinq systèmes agricoles répartis le long d'un gradient d'intensité de production.

	Elevage en conditions contraignantes (Cont)	Elevage en cessation d'activité (CA)	Polyculture-élevage (PE)	Elevage intensif (EI)	Culture (C)
	●	●	●	●	●
Nombre d'exploitations	4	5	15	6	4
Taille moyenne des exploitations (ha)	82	23	61	155	69
Taille moyenne des parcelles (ha)	1.8	1.8	2.5	3.9	4.8
Poucentage de parcelles en forte pente (>15%)	58	26	20	25	6



 Gradient d'intensification

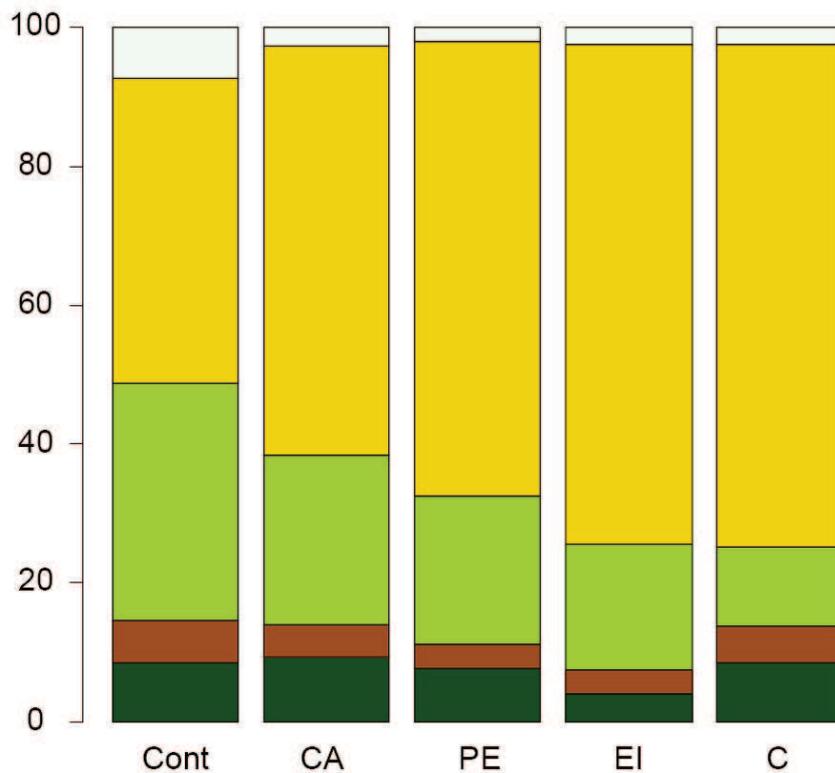


Figure 15 Proportions des principales utilisations du sol dans les cinq systèmes de production (vert foncé : forêt, marron : haie, vert clair : prairie permanente, jaune : culture, blanc : pas de données)

2.2. Données écologiques

En 2009, nous avons réalisé une grille de points de comptage équidistants de 250 mètres sur le territoire des 4 communes (Figure 14). Sur chaque point de comptage, nous avons recensé les oiseaux dans un rayon de 125 m durant une période de 20 minutes. Nous avons conduit les comptages entre 6h00 et 11h00 le matin durant le pic d'activité vocal des oiseaux. Nous avons évité les conditions pluvieuses et très ventées pour limiter les problèmes de détectabilité des oiseaux. Nous avons effectué les relevés en abondance avec un coefficient de 2 pour les individus chanteurs (considérés en couple) et de 1 pour les individus contactés au cri ou à vue. Nous n'avons pas considéré les rapaces dans les analyses car la méthode des points de comptage n'est pas adaptée à leur territoire. Nous avons également retiré les espèces de passereaux associées au bâti. Nous avons ainsi considéré 41 espèces dans les analyses.

Nous avons intersecté la couche SIG du territoire des systèmes de production avec la grille des points de comptage pour ne retenir que les points se trouvant sur les territoire des systèmes de production (Figure 14). Nous avons ainsi considéré 363 points de comptages dans les analyses, chaque point de comptage étant associé à un système de production.

2.3. Analyses

Nous avons mené les analyses à deux échelles, à l'échelle du point de comptage et à l'échelle du territoire du système de production. A l'échelle du point, nous avons comparé l'abondance totale d'individus et la richesse spécifique entre les cinq systèmes de production.

A l'échelle du système de production, nous avons tout d'abord construit des courbes d'accumulation d'espèces pour comparer la richesse spécifique entre les cinq systèmes. Nous avons effectué 100 permutations aléatoires des données pour calculer un écart type et un intervalle de confiance de ces courbes. Ensuite, nous avons effectué une analyse factorielle discriminante (AFD) pour comparer la composition des assemblages d'oiseaux entre les cinq systèmes de production. L'objectif de l'AFD est d'extraire un ensemble de combinaisons linéaires des variables explicatives qui révèle au mieux les différences parmi les groupes. Enfin, nous avons utilisé le modèle avifaune-habitat Balent 1992 (Balent & Courtiade 1992) pour comparer la répartition du territoire des cinq systèmes de production le long d'un gradient écologique. Au préalable, nous avons divisé la surface de chacune des 363 stations de 250 m x 250 m en 100 carrés de 25 m x 25 m. A chacun de ces carrés correspond l'avifaune du point d'écoute et un système de production. Nous avons ensuite projeté le modèle Balent 1992 (Analyse factorielle des correspondances sur un tableau 234 stations x 46 espèces) sur les données d'avifaune de chacun de ses carrés, chaque carré a donc obtenu un score sur le premier axe de l'AFC du modèle Balent 1992, permettant de comparer les systèmes le long du gradient écologique d'avifaune.

3. Résultats

3.1. Echelle du point d'écoute

Nous avons trouvé une abondance totale en oiseaux et une richesse spécifique significativement inférieure dans le système culture par rapport aux autres systèmes. Cependant, cette différence est peu importante (Figures 16).

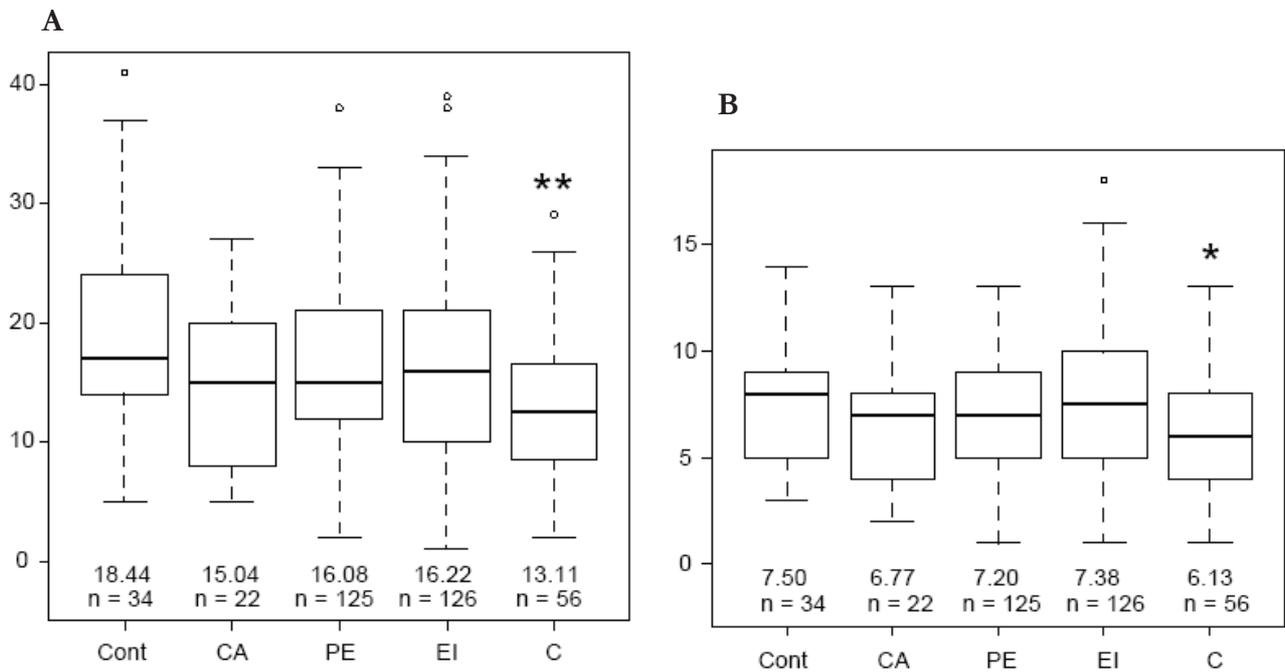


Figure 16 Abondance totale d'individus (A) et richesse spécifique (B) à l'échelle du point de comptage dans les cinq systèmes de production. La moyenne est indiquée en dessous de chaque boîte à moustache

3.2. Echelle du système de production

Les intervalles de confiance des courbes d'accumulation d'espèces associées aux cinq systèmes de production se superposent, n'indiquant pas de différences de richesse spécifique estimée entre les territoires des différents systèmes (Figure 17).

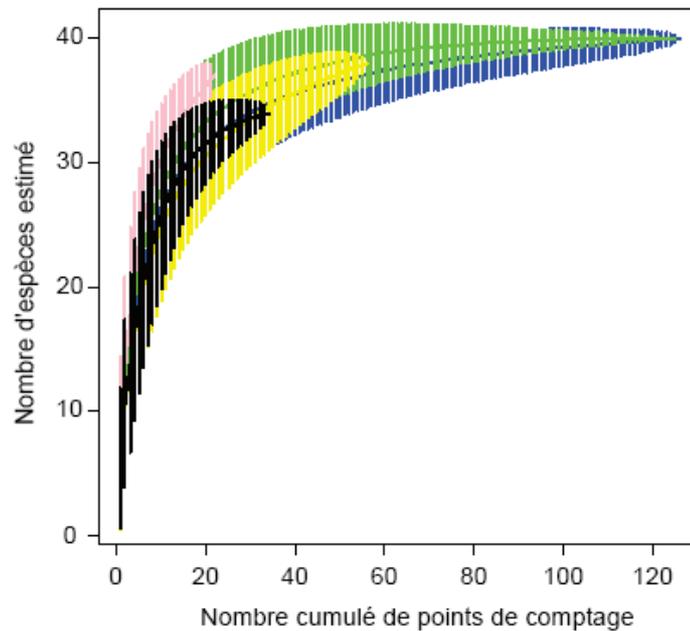
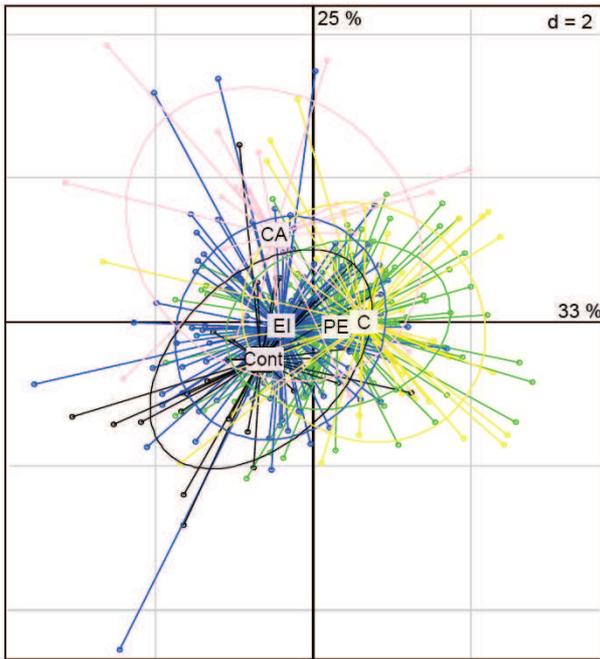


Figure 17 Courbes d'accumulation d'espèces pour les cinq systèmes de production (barres verticales = intervalles de confiance)

Les deux premiers axes de l'AFD expliquent 58 % de la variance totale. Il y a une large superposition des ellipses associées aux différents systèmes de production et les centroïdes de ces ellipses sont proches (Figure 18.A). Les corrélations entre les variables discriminantes (abondance des oiseaux) et les axes sont peu importantes indiquant une faible capacité des abondances d'oiseaux à discriminer les systèmes de production (Figure 18.B). La significativité statistique de l'AFD a été testé avec un test de permutations de Monte Carlo ($p=0.002$).

Dans la même idée, les territoires des cinq systèmes se répartissent de façon assez similaire le long du gradient écologique d'avifaune proposée par Balent *et al.* (1992) (Figure 19).

A



B

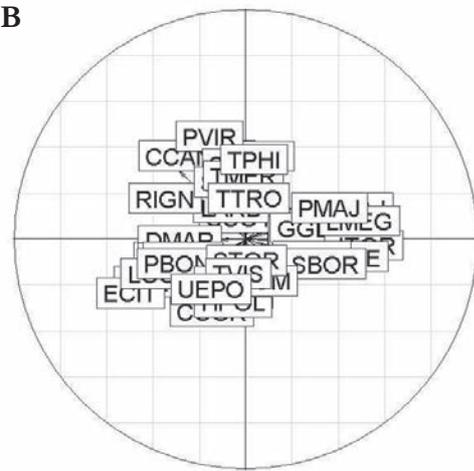


Figure 18 Premier plan de l'analyse factorielle discriminante. La figure de droite montre les corrélations entre les espèces d'oiseaux et les axes discriminants.

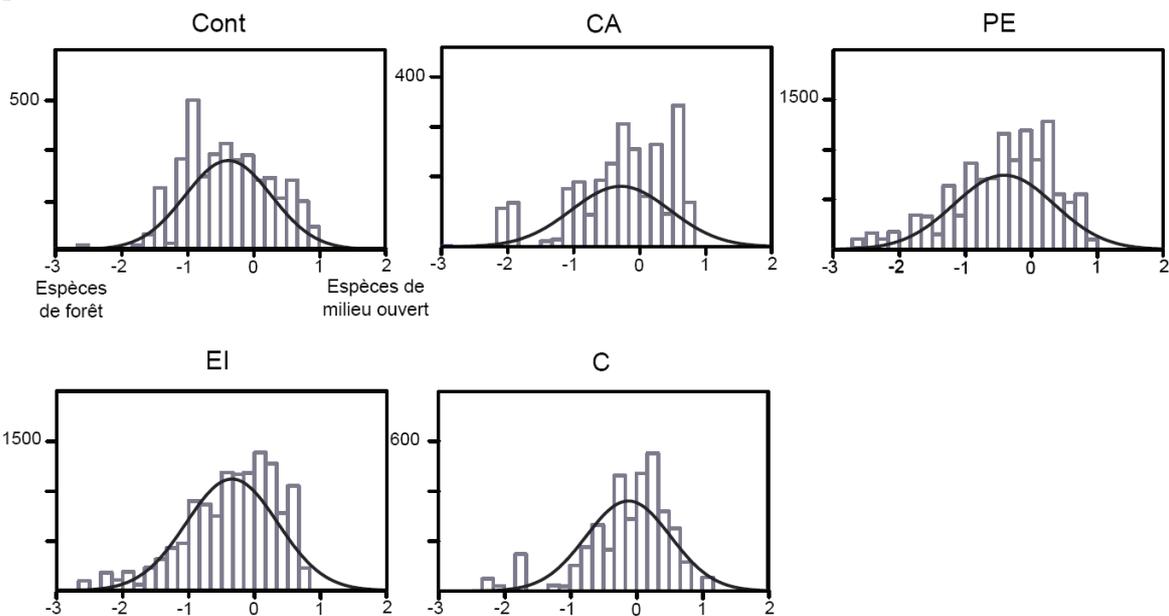


Figure 19 Répartition du territoire des cinq systèmes de production agricole le long d'un gradient écologique d'avifaune allant des milieux forestiers vers les milieux ouverts

4. Discussion

Initialement, nous avons émis l'hypothèse que les territoires de systèmes de production agricole différents discriminent bien la diversité des communautés d'oiseaux. De façon inattendue, nous montrons que la richesse spécifique et la composition des communautés d'oiseaux sont assez similaires le long d'un gradient d'intensité de production des systèmes agricoles dans un paysage du Sud Ouest de la France.

Ces résultats contrastent avec les conclusions de plusieurs études qui montrent que l'intensification agricole a mené au déclin de nombreuses populations d'oiseaux à large échelle (Chamberlain *et al.* 2002, Butler *et al.* 2007). Plusieurs raisons peuvent expliquer ces résultats.

La distribution des espèces et des communautés d'oiseaux au sein des territoires des systèmes agricoles est déterminée par les différents types d'utilisation du sol qui occupent ces territoires. Dans le contexte considéré, les utilisations du sol entre systèmes diffèrent essentiellement par la surface de culture relativement à celle de prairie permanente. En revanche, les différents territoires possèdent des surfaces de bois et de haie très similaires. Or dans les mosaïques agricoles, la présence d'éléments arborés est le facteur principal pour expliquer les patrons de composition et de structure des communautés d'oiseaux (Balent & Courtiade 1992, Berg 2002).

Les territoires des différents systèmes de production considérés dans cette étude sont répartis sur une faible étendue et sont bien imbriqués entre eux. Les oiseaux, qui sont des espèces mobiles relativement à d'autres taxons dispersent probablement facilement entre les territoires des différents systèmes, ce qui tend à homogénéiser les communautés. Des résultats probablement différents seraient trouvés en comparant les communautés entre de vastes régions aux intensités de production contrastées.

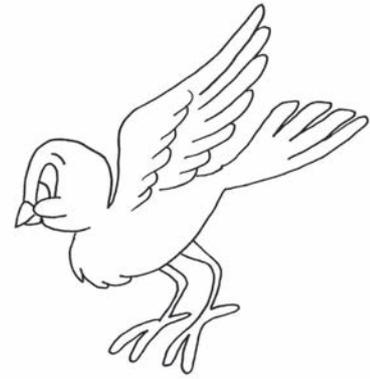
Dans cette étude, nous avons considéré des systèmes agricoles dans une région où le paysage est encore hétérogène avec une quantité importante d'habitats semi-naturels. Plusieurs travaux ont montré que l'impact des pratiques agricoles sur les communautés d'espèces est dépendant de la complexité du paysage (Geiger *et al.* 2010, Smith *et al.* 2010). Par exemple, Smith *et al.* (2010) ont montré dans le Sud de la Suède que l'avantage des exploitations biologiques par rapport aux exploitations conventionnelles pour maintenir la richesse spécifique en oiseaux est plus élevé dans les paysages homogènes. Il est donc possible que nous ayons trouvé des communautés d'oiseaux plus contrastées entre systèmes de production dans un paysage plus homogène que celui de notre étude.

Cette étude relativise nos connaissances sur l'impact de l'intensité de la production agricole sur la biodiversité, en montrant que dans un paysage globalement hétérogène, des territoires de systèmes agricoles aux intensités de production très différentes peuvent abriter des communautés d'oiseaux similaires. Ces résultats suggèrent aussi que la conservation des paysages agricoles complexes peut permettre d'atténuer l'impact négatif de l'intensification des pratiques agricoles.

Références

- Atauri, J. A., and J. V. de Lucio. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* **16**:147-159.
- Balent, G., and B. Courtiade. 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* **6**:195-211.
- Berg, A. 2002. Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland-forest mosaic landscapes. *Bird Study* **49**:art-165.
- Billeter, R., J. Liira, D. Bailey, R. Bugter, P. Arens, I. Augenstein, S. Aviron, J. Baudry, R. Bukacek, F. Burel, M. Cerny, G. de Blust, R. De Cock, T. Diekötter, H. Dietz, J. Dirksen, C. Dormann, W. Durka, M. Frenzel, R. Hamersky, F. Hendrickx, F. Herzog, S. Klotz, B. Koolstra, A. Lausch, D. Le Coeur, J. P. Malfait, P. Opdam, M. Roubalova, A. Schermann, N. Schermann, T. Schmidt, O. Schweiger, M. J. M. Smulders, M. Speelmans, P. Simova, J. Verboom, W. K. R. E. van Wingerden, and M. Zobel. 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* **45**:141-150.
- Butler, S. J., J. A. Vickery, and K. Norris. 2007. Farmland Biodiversity and the Footprint of Agriculture. *Science* **315**:381-384.
- Chamberlain, D. E., R. J. Fuller, R. G. H. Bunce, J. C. Duckworth, and M. Shrubbs. 2002. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* **37**:771.
- Donald, P. F., R. E. Green, and M. F. Heath. 2001. Agricultural Intensification and the Collapse of Europe's Farmland Bird Populations. *Proceedings: Biological Sciences* **268**:25-29.
- Faggion C.L. 2009. Relations entre organisation spatiale des exploitations agricoles et systèmes de production dans les Coteaux de Gascogne. Mémoire ingénieur Ecole d'Ingénieurs de Purpan, Toulouse.
- Fischer, C., A. Flohre, L. W. Clement, P. Batbry, W. W. Weisser, T. Tschardtke, and C. Thies. 2011. Mixed effects of landscape structure and farming practice on bird diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **141**:119-125.
- Geiger, F., G. R. de Snoo, F. Berendse, I. Guerrero, M. B. Morales, J. J. Oñate, S. n. Eggers, T. PSrt, R. Bommarco, J. Bengtsson, L. W. Clement, W. W. Weisser, A. Olszewski, P. Ceryngier, V. Hawro, P. Inchausti, C. Fischer, A. Flohre, C. Thies, and T. Tschardtke. 2010. Landscape composition influences farm management effects on farmland birds in winter: A pan-European approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **139**:571-577.
- Halberg, N., G. Verschuur, and G. Goodlass. 2005. Farm level environmental indicators; are they useful?: An overview of green accounting systems for European farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **105**:195-212.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, R. Virkkala, and K. Rainio. 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology* **41**:824-835.
- Moreira, F., P. Beja, R. Morgado, L. Reino, L. Gordinho, A. Delgado, and R. Borralho. 2005. Effects of field management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. *Agriculture Ecosystems & Environment* **109**:59-74.
- Pelosi, C., M. Goulard, and G. Balent. 2010. The spatial scale mismatch between ecological processes and agricultural management: Do difficulties come from underlying theoretical frameworks? *Agriculture, Ecosystems & Environment* **139**:455-462.

- Renfrew, R. B., and C. A. Ribic. 2008. Multi-scale models of grassland passerine abundance in a fragmented system in Wisconsin. *Landscape Ecology* **23**:181-193.
- Robinson, R. A., and W. J. Sutherland. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* **39**:157.
- Sirami, C., L. Brotons, and J. L. Martin. 2007. Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* **13**:42-52.
- Smith, H., J. Dänhardt, A. Lindström, and M. Rundlöf. 2010. Consequences of organic farming and landscape heterogeneity for species richness and abundance of farmland birds. *Oecologia* **162**:1071-1079.
- Stoate, C., N. D. Boatman, R. J. Borralho, C. R. Carvalho, G. R. de Snoo, and P. Eden. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* **63**:337-365.



Partie 3

**Les relations diachroniques entre
les communautés d'oiseaux et les
paysages agricoles**

Introduction de la partie

Dans la partie précédente, nous nous sommes intéressés aux relations statiques entre les communautés d'oiseaux et les paysages. Dans cette partie, nous étudions ces relations dans un contexte dynamique.

Dans le premier chapitre de cette partie, nous quantifions localement l'impact des changements des paysages sur les communautés d'oiseaux. L'étude simultanée des dynamiques à long terme des assemblages d'espèces et des paysages agricoles, nécessite de suivre dans le même temps l'évolution de l'abondance des espèces et de la structure paysagère dans les mêmes mosaïques. Peu de telles données existent, et de telles études sont souvent faites sur de larges étendues, à des échelles régionale ou nationales. Dans ce chapitre, nous avons utilisé des données diachroniques du site 'Vallées et Coteaux de Gascogne' pour comparer l'évolution des paysages et des communautés sur une période de 25 ans. Nous trouvons une légère diminution de l'hétérogénéité des paysages et une forte augmentation des cultures aux dépens des prairies, entre 1982 et 2007. Nous montrons que les relations temporelles entre les communautés et la structure des paysages sont moins fortes que les relations statiques aux deux dates. De plus, nous trouvons que les diversités taxonomiques et écologiques des communautés répondent de manière opposée à ces changements.

En plus de quantifier les relations dynamiques oiseaux-paysage, il est nécessaire de construire des outils fiables pour prédire les patrons de distribution des espèces. Ces outils peuvent ensuite être appliqués à des scénarios d'évolution des paysages pour simuler l'évolution des populations d'espèces. Dans le deuxième chapitre de cette partie, nous testons et comparons les capacités prédictives de deux approches de modélisation : niveau espèce versus niveau communauté. Nous montrons que ces deux approches ont une fiabilité similaire et globalement correcte pour prédire les distributions d'espèces dans un contexte de paysages dynamiques.

Article 1

Bonthoux S., Barnagaud J.Y., Goulard M., Balent G. Contrasted taxonomic and ecological responses of bird assemblages to landscape dynamics. Cet article a été soumis à *Agriculture, Ecosystems and Environment* le 27/06/2011.

Ce travail sera présenté sous la forme d'un poster au colloque 12th EEF Congress, 09/2011, Avila (Espagne).

Article 2

Bonthoux S., Baselga A., Balent G. Predicting species distributions under land-cover change: do community level models outperform single-species models?. Cet article a été soumis le 28/02/2011 à *Journal of Applied ecology* et rejeté le 24/05/2011. Nous sommes en train de le réviser pour le soumettre à *Ecological Applications*.

Chapitre 1

Impact de la dynamique des paysages sur les communautés d'oiseaux

Contrasted taxonomic and ecological responses of bird assemblages to landscape dynamics

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

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

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

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

Tel: (+33) 5 61 28 54 96; Fax: (+33) 5 61 28 54 11. sebastien.bonthoux@toulouse.inra.fr

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 7). We digitised land-use variables in a 125 m buffer centred using ArcGIS 9.2 (Environmental Systems Research Institute, Inc.) complemented by field observations.

Table 7 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

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

2.4.3 Averaged models

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

For each model we checked the homogeneity of residuals graphically with a residuals versus fitted values plot. We found evidence of no spatial autocorrelation between the models' residuals based on non parametric spline correlograms (nacf R package, Bjørnstad 2008), indicating that non-spatial statistical models were appropriate (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 7). 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 Δ Grassland and Δ Crop, $p < 0.001$, $r = -0.89$) 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% (*Eriothacus 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 8 and Table 9). The most informative variable explaining the variation in local colonisation events was the change in the amount of crops (Table 8). 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 8). 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 9). The explained deviance of the best models for colonisation and extinction events averaged 7 %.

Table 8 Relationships between colonisation events and changes in landscape variables between 1982 and 2007. These relationships were modelled using logistic regression (N = 256) using a model averaging approach. 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.

	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 megarinchos</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

Table 9 Relationships between extinction events and changes in landscape variables between 1982 and 2007. These relationships were modelled using logistic regression (N = 256) using a model averaging approach. 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.

	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 -0.03	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	-0.34	-0.81 -0.04	0.33	0.06 0.75	7
<i>Luscinia megarynchos</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 -0.04	5
<i>Sylvia communis</i>		-0.31			-0.23	-0.64 -0.06 -0.6 -0.01	6
<i>Saxicola torquata</i>			-0.29	-0.78 -0.01			5
<i>Turdus merula</i>	0.21 0.01 0.55						2

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 10). 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 CSL.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 10).

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 11, Figure 20). 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 11, Figure 20). The explained deviance of the best models for the change in species richness and specialisation metrics averaged 11 %.

Table 10 Relationships between species richness (SR), community specialisation indices (CSI.O and CSI.H) 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.

	Crop		Grassland		Hedge		Wooded Fallow		Juniper Fallow		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	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	NS	NS	NS	0.14	0.09 0.18	0.18	0.13 0.22	41
CSI.O₈₂	NS	NS	NS	NS	0.05	0.08 0.02	NS	NS	NS	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	NS	-0.04	-0.06 -0.02	-0.07	-0.1 -0.04	NS	NS	0.05	0.03 0.06	66
CSI.H₈₂	NS	NS	NS	NS	0.03	0.02 0.04	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.03	0.02 0.04	43
CSI.H₀₇	-0.07	-0.12 -0.01	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.03	0.02 0.04	50

Table 11 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 0.04	11
$\Delta CSI.H$	-0.02	-0.03	NS	11

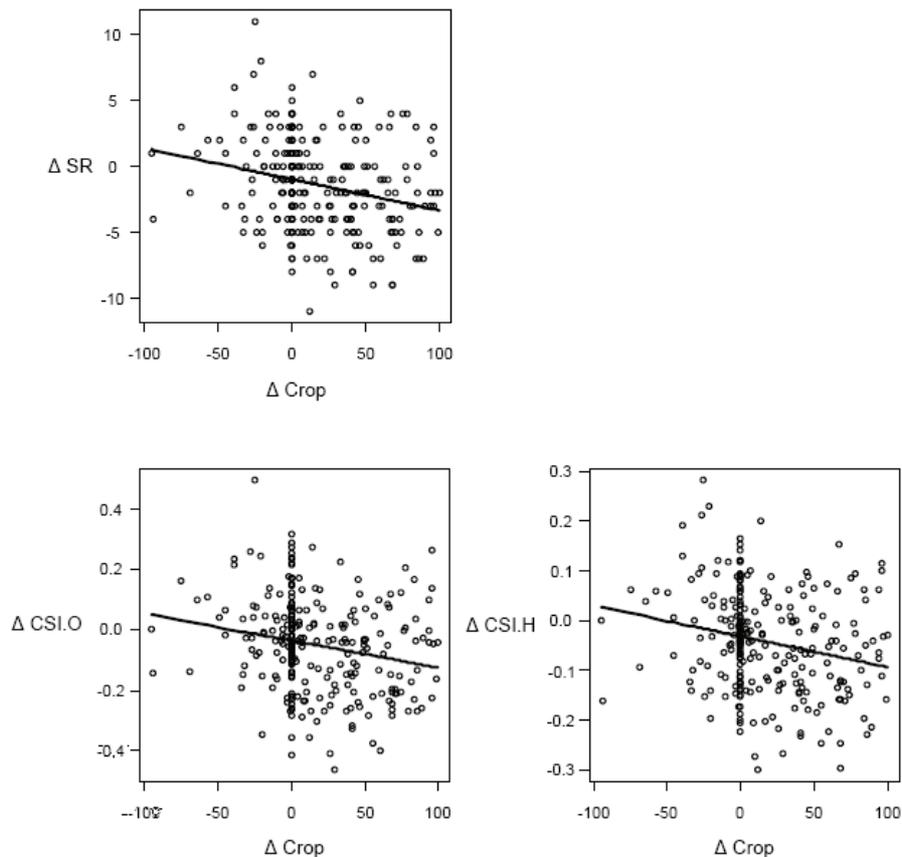


Figure 20 Relationships between changes in species richness (ΔSR), changes in community specialisation indices ($\Delta CSI.O$ and $\Delta CSI.H$) and changes in the amount of crops between 1982 and 2007. These relationships were modelled using linear regressions ($N = 256$). This figure shows that species richness declined more on sites where the amount of Crop increased, and that bird assemblages have become more specialised on sites where the percentage of Crop increased.

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.
- Balant, 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.
- Choisis, J. P., Sourdril, A., Deconchat, M., Balant, 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.
- Colles, A., Liow, L. H., Prinzing, A., 2009. Are specialists at risk under environmental change? Neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecol. Lett.* 12, 849-863.
- Cox, D.R., Hinkley, D.V., 1994. Theoretical statistics, Chapman and Hall, London.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villeger, S., Mouquet, N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.* 47, 15-25.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008a. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. - *Global Ecol. Biogeography* 17, 252-261.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Jiguet, F., 2008b. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275, 2743-2748.
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008c. 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.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quested, H., Quetier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J. P., Thebault, A., Vile, D., Zarovali, 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.

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

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

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

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

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

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

- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., Ronce, O., 2010. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 41, 321-350.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A., Langtimm, C. A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248-2255.
- MacKinney, M. L., Lockwood, J. L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *TREE* 14, 450-453.
- Mcgill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *TREE* 21, 178-185.
- McLaughlin, A., Mineau, P., 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 55, 201-212.
- Moreira, F., Beja, P., Morgado, R., Reino, L., Gordinho, L., Delgado, A. and Borralho, R., 2005. Effects of field management and landscape context on grassland wintering birds in Southern Portugal. *Agriculture Ecosystems & Environment* 109, 59-74.
- Munday, P. L., 2004. Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biol.* 10, 1642-1647.
- Nicholson, E., Possingham, H. P., 2006. Objectives for multiple-species conservation planning. *Conserv. Biol.* 20, 871-881.
- Ormerod, S. J., Watkinson, A. R., 2000. Birds and agriculture - Editor's introduction. *J. Appl. Ecol.* 37, 699-705.
- Riffell, S. K., Gutzwiller, K. J., 2009. Interannual variation in bird-landscape relations: understanding sources of a pervasive conservation dilemma. *Oikos* 118, 45-54.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., Wall, D. H., 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Sanderson, F., Kloch, A., Sachanowicz, K., Donald, P., 2009. Predicting the effects of agricultural change on farmland bird populations in Poland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129, 37-42
- Schielzeth, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 103-113.
- Sirami, C., Brotons, L., Martin, J. L., 2007. Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* 13, 42-52.
- Sorte, F., Lee, T., Wilman, H., Jetz, W., 2009. Disparities between observed and predicted impacts of climate change on winter bird assemblages. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 276, 3167-3174.
- Stockwell, D. R. B., Peterson, A. T., 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecol. Model.* 148, 1-13.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeography* 31, 79-92.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857-874.

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

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

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 (Table 1), and that is why we consider uncorrected presence-absence in modelling species distributions.

Table 1

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>Hypopolaïs 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>Streptopalia 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 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.

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%

Appendix 3

The number of sites occupied by farmland bird species in 1982 and 2007 (N = 256) (Table1).

1

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 megarinchos</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

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
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			
Carrion 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			
Duncock	<i>Prunella modularis</i>	0	6			

Chapitre 2

Capacité des modèles oiseaux-habitat à prédire les distributions d'espèces

Predicting species distributions under land cover change: do community level models outperform single-species models?

Sébastien Bonthoux ^{a*}, Andrés Baselga^b, Gérard Balent ^a

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

b: Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Santiago de Compostela, Rúa Lope Gómez de Marzoa s/n, 15782 Santiago de Compostela, Spain

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

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

sebastien.bonthoux@toulouse.inra.fr

Abstract

Attempts to predict the impact of environmental change on species distributions is a key challenge in applied ecology. Although it is now recognized that biotic interactions may be important in explaining species distributions, most studies take little account of biotic interactions leading potentially to erroneous predictions and poor management recommendations. Community-level models which takes into account the patterns of co-occurrence of species in the statistical analysis, thus accounting for biotic interactions indirectly have been proposed as a good alternative to single-species models. However, only a few studies have compared these two modeling approaches. We assessed for the first time the performance of community-level models compared to single-species models for predicting species distributions under land cover change using independent validation. Using species distribution data of birds from the South West of France in two periods of 1982 and 2007, we compared the predictive performance of CQO (canonical quadratic ordination; a method of community-level GLM) and GLM (generalized linear model). We found that these two methods provided similar accuracy to predict the responses of species distribution to changes in land cover. At the community level, both CQO and GLM fitted with 1982 data overestimated the species richness observed in 2007, but projected community composition quite similar to that observed in 2007. This study shows that community-level models do not significantly improve the accuracy of projections compared to single-species models. This suggests that co-occurrence patterns have little effect on species distributions or that community-level models are not effective in accounting for biotic interactions. Thus, evidence that community-level models might improve accuracy in predicting changes in species distributions due to environmental change is still lacking, and further research is required to demonstrate their usefulness.

Key-words: land-cover change, species distribution, community-level model, predictive accuracy, independent validation, co-occurrence patterns, conservation application

1. Introduction

There is now ample evidence that global change will affect biodiversity (Jetz, Wilcove & Dobson 2007; Sala et al. 2000; Thomas et al. 2004; Thuiller et al. 2005). A major challenge in fundamental and applied ecology is predicting where and under which scenarios changes in species compositions are likely to occur. Providing maps of actual or potential species distributions, species distribution models (SDM) have become prominent tools to predict the impact of environmental change on species distributions (Guisan & Thuiller 2005). These models relate species distributions with a set of explanatory variables. The most commonly used predictors in SDM are climate and land cover variables (Dirnbock, Dullinger & Grabherr 2003; Huntley et al. 1995; Randin et al. 2009; Thuiller, Araújo & Lavorel 2004; Vallecillo, Brotons & Thuiller 2009), as climate and land cover change are two key components of global change (Jetz, Wilcove & Dobson 2007; Parmesan & Yohe 2003; Pimm & Raven 2000; Sala et al. 2000).

Most of these studies take little account of biotic interactions, although it is now recognized that biotic interactions may be important in explaining species distributions (Araújo & Luoto 2007; Carrascal & Seoane 2009; Heikkinen et al. 2007; Leathwick & Austin 2001; Preston et al. 2008; Ritchie et al. 2009). For example, the distribution of predators may depend on the distribution of their prey (Carrascal & Seoane 2009), the distribution of pollinators be limited by that of their host plants (Araújo & Luoto 2007) or interspecific competition may influence the distribution of species in a community (Ritchie et al. 2009). Due to these biotic constraints the species being modeled could be absent from localities where climatic and habitat conditions are suitable. Therefore, overlooking biotic interactions may lead to overestimating of the total area available for the species (Preston et al. 2008) and can potentially lead to incorrect identification of areas to protect or to adopt erroneous measures of land use planning.

Accounting for biotic interactions in SDMs is usually done by including explanatory variables that reflect biotic interactions such as the inclusion of prey abundance to explain the distribution of a predator (Araújo & Luoto 2007; Carrascal & Seoane 2009; Heikkinen et al. 2007). This approach requires good knowledge about the ecology of species that is not usually available when we want to model a large number of species in a community. An alternative approach is to take into account the patterns of co-occurrence of species in the statistical analysis, assuming that biotic interactions are indirectly accounted for by patterns of co-occurrence (or co-exclusion). This approach has been termed community-level modeling and provides an analysis of collective properties of the community (Ferrier & Guisan 2006). Moreover it has been argued that modeling of biodiversity at the community level could enhance capacity to synthesize complex data into a form more readily interpretable by scientists and decision-makers (Ferrier and Guisan 2006).

Although few studies have compared community-level models against individual distribution model (Baselga & Araújo 2009; Elith et al. 2006; Leathwick, Elith & Hastie 2006), none have used independent validation to assess the accuracy of predictive models. Independent validation implies using an independent data set collected in another region (Randin et al. 2006; Zanini, Pellet & Schmidt 2009) or from another time period (Araújo et al. 2005; Vallecillo, Brotons & Thuiller 2009) to validate the models. Several studies showed that using non-independent validation as cross validation can lead to an overestimation of the predictive capabilities compared with independent validation (Araújo et al. 2005; Heikkinen et al. 2007; Newbold et al. 2010) and

potentially to a poor application of models in conservation planning. That is why using an independent data set is considered to be the best option to measure the ability of models to predict new situations (Guisan and Thuiller 2005; Vaughan and Ormerod 2005; Araújo and Guisan 2006; Heikkinen et al. 2006; Elith and Leathwick 2009). In other words, previous studies which have compared community-level model and single-species models have measured the ability to predict species distributions by comparing projections with subsets of the same data used for calibration (model accuracy), but not the ability to predict species distribution in new situations (model generality) (Baselga & Araújo 2009).

Land cover change, leading to habitat loss, is probably the most important factor threatening ecosystems worldwide (Sala et al. 2000). In Europe, for example, intensification of agricultural practices has led to a sharp decline in natural land cover in agricultural landscapes leading to a net loss of biodiversity (Billetter et al. 2008; Tschardt et al. 2005). Using SDM to forecast conflicts between human activities and biodiversity conservation and to try to minimize these conflicts is a promising line of research that needs to be further explored (Rodríguez et al. 2007). The few studies that compared community-level and single species models used topographic and climatic variables as predictors (Baselga & Araújo 2009; Elith et al. 2006; Leathwick, Elith & Hastie 2006) but none has assessed the possible advantages of considering co-occurrence patterns to predict species distribution under land cover change.

In this study, we compare for the first time the ability of community and single-species models to provide reliable predictions of species distributions under land cover change using independent validation. We attempt to answer this question using data distributions of birds recorded in two periods in 1982 and 2007 in the South West of France. Specifically, we examine 1) whether the reliability of predictions of species distributions based on land cover variables differ between community-level and single-species models, 2) whether differences in predictive accuracy between community-level and single-species models may be associated with species-traits, and 3) whether accuracy of predictions of species richness and composition differ between community-level and single-species models.

2. Methods

2.1. Biological data and environmental predictors

We used distributional records of breeding bird species recorded in two different sampling periods in 1982 and 2007 in south west France (43°16'28" N, 0°51'11" E, WGS 1984) within a part (approximately 260 km²) of the Long Term Ecological Research "Coteaux de Gascogne" site (LTER_EU_FR_003). These two censuses are each composed of 256 point counts conducted in May during the breeding season. Birds were recorded within a radius of 125 m during a period of 20 minutes. The counts were conducted between 6:00 and 11:00 in the morning during the peak of vocal activity of birds. Very windy and rainy conditions were avoided in order to limit the problems of detectability. The dataset consisted of species presence-absence records to limit biases associated with data in abundance as the double-counting. A total of 73 species were recorded, but those occurring in less than 20 point counts were excluded from analyses to avoid problems in the models related with small sample size (Stockwell and Peterson 2002). The reduced data set comprised 24 species.

For this study, we were limited to the use of two environmental predictor variables (see below). In order to

select two variables, we started with land cover variables that were shown relevant to explain bird distributions (Balent & Courtiade 1992): percentage of woodland, fallow, grassland, crops and the length of hedge and a heterogeneity index of Shannon. These six variables were submitted to a Principal Components Analysis (PCA). The first two components accounted for 63 % of the variance. We selected the two variables most correlated with first two PCA components among the six environmental variables: percentage of woodland (component 1 loading = 0.89) and percentage of fallow (component 2 loading = 0.80). Therefore, these two variables were used to fit the models and to predict species distributions.

2.2. Selection of single-species and community-level models used

Following Baselga and Araújo (2009), we selected two modeling procedures (single-species vs. community-level) directly comparable because differences between their outputs are univocally attributable to their single-species or community-level nature: GLM (Generalized Linear Model) and CQO (canonical quadratic ordination) (Yee 2004). CQO explicitly accounts for co-occurrence and exclusion patterns as other ordination techniques, while enabling projections of the distribution of each species. CQO is fitted with GLM and assumes quadratic responses of species to predictor environmental variables which are well rooted in the ecological theory (Austin 2002).

Given that our objective was to compare community-level versus single-species distribution models, we were careful to avoid differences in model outputs that could be attributed to slightly different combinations of environmental predictors in CQO and GLM models. To avoid this problem, we identified two orthogonal variables (with PCA, see above) and fitted these variables to 1) single-species distribution models (referred as GLM throughout the text) and 2) a community-level model simultaneously including all the species in a Rank-2 CQO model (referred as CQO throughout the text). CQO identifies a set of orthogonal latent variables from a combination of environmental variables. By using only two orthogonal variables we ensured that the latent variables were equivalent to the individual variables entering the model. With this procedure we ensured that differences between the Rank-2 CQO and GLM models could only be attributable to the co-occurrence/exclusion patterns.

2.3. Model calibration

Data of 1982 were used to fit the CQO and GLM. Species distributions were modeled individually using GLM with binomial errors, logit link and quadratic functions. Response variables were presence-absence records and predictor variables were percentage of wood and percentage of fallow. No variable selection was implemented and quadratic linear terms of % wood and % fallow were automatically included in models for all species in order to allow full compatibility with CQO. For the community-level model, a Rank-2 CQO was fitted to the occurrence of the 24 species, using binomial errors, logit link and % wood and % fallow as predictor variables.

2.4. Model cross validation and independent validation

We used two different procedures for validations of models. Firstly, we used a four-fold cross-validation. Models were calibrated on a 70% random sample of the 1982 data and predictive accuracy was evaluated on the remaining 30% of the data. We repeated this step four times and averaged the results to limit the sensitivity of

the validation outcome to the initial conditions, hence providing more robust results. Secondly, we used an independent validation. This approach is the best to evaluate the predictive performance of SDM (Araújo & Guisan 2006; Guisan & Thuiller 2005). We calibrated models on the entire 1982 dataset and we compared the predictive performance of CQO and GLM using data from 2007. We are aware that some degree of dependence between both datasets exists, as they were recorded in the same area at two time periods. However, in practical terms, we assume that these two datasets are independent events, as samplings were carried out 25 years apart.

We tested agreement between observed and predicted distributions by calculating four measures of accuracy using the PresenceAbsence package (Freeman & Moisen 2008) implemented in R: the AUC (area under the curve) of ROC (receiver operating characteristic) curve, the sensitivity, the specificity and the TSS (true skill statistic). AUC is a measure independent of the threshold. The reliability of predictions is considered null for AUC values <0.5 , poor when the AUC values are between 0.5 and 0.7, correct for values between 0.7 and 0.8 and good when they are > 0.8 (Swets 1988). The sensitivity, the specificity and the TSS are calculated from the confusion matrix. We used the prevalence of each species in the calibration set as a cut-off for converting the predicted probabilities into presence-absence scores (Liu et al. 2005). The sensitivity is the probability that the model will correctly classify a presence and the specificity is the probability that the model will correctly classify an absence. The TSS is a measure of accuracy independent of the species prevalence, which is equal to the sensitivity plus the specificity minus one (Allouche, Tsoar & Kadmon 2006). TSS values <0.2 are considered null, values between 0.2 and 0.4 are low, values between 0.4 and 0.6 are correct and values > 0.6 are good. The comparison between the predictive performances of GLM and CQO for the four criteria was done with a Wilcoxon paired test. Finally, we assessed with Spearman correlation tests a possible link between the difference of performance of each modeling method for the four criteria (example $CQO_{AUC} - GLM_{AUC}$) and three species-traits: number of occurrences in 1982 and two habitat features that correspond to the optimum of species on first and second latent variables of CQO.

2.5. Comparison between model projections

The GLM and CQO models fitted to the entire 1982 dataset were used to project the probability of occurrence of each species under 2007 environmental conditions. The projected probabilities were converted into presence and absence using the prevalence of each species as the threshold for conversion. Differences between model projections were investigated at both the species level (comparing measures of accuracy across methods using cross-validation and independent validation) and the assemblage level. We examined assemblage variation both in terms of species richness and species composition. Therefore, we compared differences in modeled patterns of species richness and assemblage composition as projected with community-level and single-species methods for 1982 and 2007. Finally, we also compared those patterns projected by GLM and CQO for 1982 and 2007 with actual observations made in 1982 and 2007.

Species richness was computed for each method and for 2007 real observations (S_{GLM} , S_{CQO} and S_{OBS}) as the sum of all presences projected by GLM and CQO or observed in each station. The difference between both model values ($\Delta S_{MODELS} = S_{CQO} - S_{GLM}$) and the differences between model values and observations ($\Delta S_{CQO} = S_{CQO} - S_{OBS}$, $\Delta S_{GLM} = S_{GLM} - S_{OBS}$) was regressed against environmental predictors (% Wood and % Fallow) to

assess for environmental trends in models. To examine differences in species composition between models ($\beta_{SIM.MODELS}$) and between models and observations ($\beta_{SIM.CQO}, \beta_{SIM.GLM}$) we used the Simpson index of dissimilarity (Lennon et al. 2001). The Simpson index is a measure of differences in composition independent of differences in richness between samples (Baselga 2007; Baselga 2010). We then assessed the link between these indices of composition and the two environmental predictors.

We used a similar approach with the two 70%-30% 1982 datasets. The GLM and CQO models fitted to the 70% 1982 dataset were used to project the probability of occurrence of each species under remaining 30% 1982 environmental conditions. This allowed us to examine differences in species richness and species composition between models and between models and observations in 1982 conditions.

3. Results

The predictive performances measured by cross validation and independent validation were not significantly different. The fitted models were moderately accurate for cross-validation and independent validation. The predictive performance of each modeling approach (CQO and GLM) are summarized in Table 12. Sensitivity values were significantly higher for CQO than for GLMs for the cross validation and the independent validation (Wilcoxon test, $p=0.03$ for cross-validation and $p=0.01$ for independent validation). Conversely, specificity values were significantly higher for GLMs than for CQO (Wilcoxon test, $p=0.02$ for both cross validation and independent validation). There was no significant difference in TSS and AUC values between CQO and GLMs. There was no significant correlation between the difference in predictive performance of CQO and GLM with any of the tested species-traits (number of occurrences in 1982, optimum of species on

Table 12 Accuracy of GLM and CQO models of 24 bird species distributions evaluated using four criteria (Sensitivity, Specificity, TSS and AUC). Two validation procedures were used. Firstly, a four-fold cross validation procedure was made, splitting the 1982 dataset in two sets for calibration and evaluation. The results were averaged among the four repetitions. Secondly, we used the entire 1982 dataset for calibration and an independent 2007 dataset to do an independent validation.

	Sensitivity		Specificity		TSS		AUC	
	Mean(SD)	Range	Mean(SD)	Range	Mean(SD)	Range	Mean(SD)	Range
Cross validation								
CQO	0.72 (0.18)	0.45-0.94	0.66 (0.15)	0.38-0.89	0.37 (0.16)	0.14-0.70	0.73 (0.08)	0.59-0.88
GLM	0.68 (0.18)	0.36-0.96	0.69 (0.13)	0.46-0.87	0.38 (0.15)	0.11-0.65	0.72 (0.08)	0.56-0.86
Independent validation								
CQO	0.75 (0.19)	0.41-1.00	0.65 (0.17)	0.32-0.90	0.40 (0.16)	0.06-0.71	0.74 (0.09)	0.56-0.92
GLM	0.71 (0.22)	0.23-1.00	0.67 (0.17)	0.38-0.90	0.39 (0.18)	-0.03-0.74	0.74 (0.09)	0.52-0.91

first and second latent variables of CQO) for the two validation procedures.

Species richness projected for 2007 with CQO (S_{CQO}) and GLM (S_{GLM}) were significantly higher than species richness observed in 2007 (S_{OBS}) (mean $\Delta S_{CQO} = 4.56$; SD = 2.97; $t = 24.6$; $p < 0.001$; mean $\Delta S_{GLM} = 4.06$; SD = 2.64; $t = 24.6$; $p < 0.001$). This result was similar for 1982 conditions (cross validation), species richness projected for 1982 evaluation dataset with CQO and GLM were significantly higher than species richness observed in 1982 evaluation dataset (mean $\Delta S_{CQO} = 3.91$; SD = 3.24; $t = 8.68$; $p < 0.001$; mean $\Delta S_{GLM} = 3.55$; SD = 2.91; $t = 9.22$; $p < 0.001$). Also, S_{CQO} was significantly higher than S_{GLM} for 2007 conditions (mean $\Delta S_{MODELS} = 0.50$; SD = 1.70; $t = -4.74$; $p < 0.001$) but not for 1982 conditions. ΔS_{MODELS} for 2007 conditions was significantly related to quadratic functions of % Wood ($R^2 = 0.31$, $p < 0.001$) and of % Fallow ($R^2 = 0.23$, $p < 0.001$) (Figure 21). A complete environmental model composed by the second order polynomial for % Wood and % Fallow accounted for near a half of the variation in ΔS_{MODELS} ($R^2 = 0.47$, $p < 0.001$). For the 2007 conditions, ΔS_{CQO} was significantly related to quadratic functions of % Wood ($R^2 = 0.20$, $p < 0.001$) and of % Fallow ($R^2 = 0.10$, $p < 0.001$) (Figure 21). A complete environmental model composed by the second order polynomial for % Wood and % Fallow accounted for 28% of the variation in ΔS_{MODELS} ($R^2 = 0.28$, $p < 0.001$). ΔS_{GLM} was positively and significantly related to % Wood ($R^2 = 0.12$, $p < 0.001$) and to % Fallow ($R^2 = 0.03$, $p = 0.006$) (Figure 21). A complete environmental model composed % Wood and % Fallow accounted for 17% of the variation in ΔS_{GLM} ($R^2 = 0.17$, $p < 0.001$). For the 1982 conditions, ΔS_{CQO} was significantly related to quadratic functions of % Wood ($R^2 = 0.30$, $p < 0.001$) and of % Fallow ($R^2 = 0.17$, $p < 0.001$). ΔS_{GLM} was positively and significantly related to % Wood ($R^2 = 0.07$, $p = 0.03$) and not significantly related to % Fallow.

Differences between projected and observed composition in 2007 were moderate, being $\beta_{SIM, GLM}$ slightly but significantly higher than $\beta_{SIM, CQO}$ (mean $\beta_{SIM, GLM} = 0.31$, mean $\beta_{SIM, CQO} = 0.29$, $t = -2.6$, $p < 0.001$). Differences between species composition projected by CQO and GLM ($\beta_{SIM, MODELS}$) was significantly related to a quadratic function of % Wood ($R^2 = 0.08$, $p < 0.001$) and was significantly and positively related to % Fallow ($R^2 = 0.12$, $p < 0.001$) (Figure 22). A complete environmental model composed by the second order polynomial for % Wood and % Fallow accounted for a quarter of the variation in $\beta_{SIM, MODELS}$ ($R^2 = 0.25$, $p < 0.001$). $\beta_{SIM, CQO}$ was significantly and negatively related to % Wood ($R^2 = 0.36$, $p < 0.001$) and non significantly related to % Fallow. $\beta_{SIM, GLM}$ was also significantly and negatively related to % Wood ($R^2 = 0.38$, $p < 0.001$) and non significantly related to % Fallow. Differences between projected and observed composition in 1982 were also moderate, $\beta_{SIM, GLM}$ and $\beta_{SIM, CQO}$ were not significantly different (mean $\beta_{SIM, GLM} = 0.27$, mean $\beta_{SIM, CQO} = 0.25$). Differences between species composition projected by CQO and GLM ($\beta_{SIM, MODELS}$) was significantly and negatively related to % Wood ($R^2 = 0.20$, $p < 0.001$) and not significantly related to % Fallow. $\beta_{SIM, CQO}$ was significantly and negatively related to % Wood ($R^2 = 0.26$, $p < 0.001$) and not significantly related to % Fallow. $\beta_{SIM, GLM}$ was also significantly and negatively related to % Wood ($R^2 = 0.20$, $p < 0.001$) and not significantly related to % Fallow.

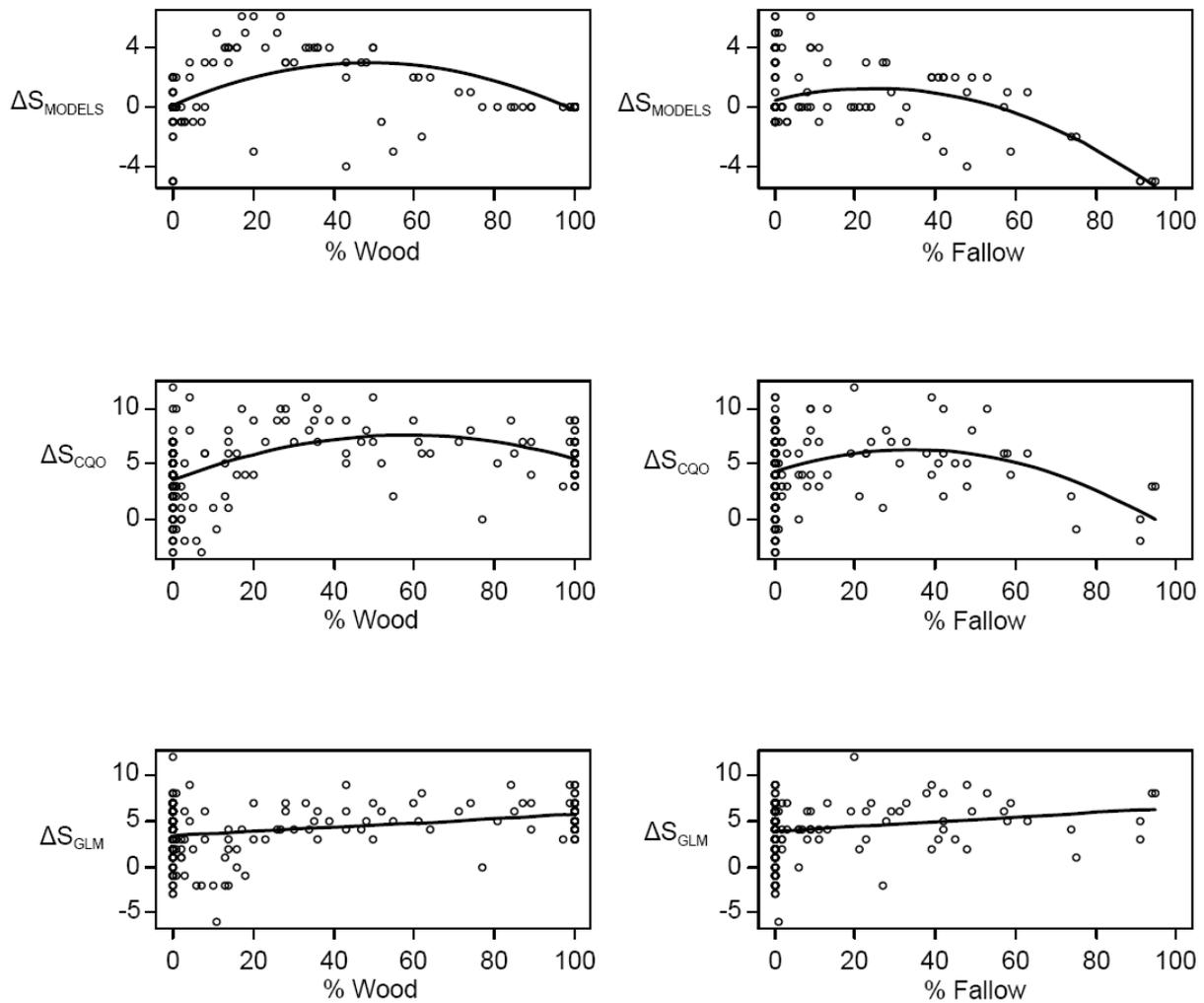


Figure 21 Differences in species richness projected by both methods CQO and GLM under 2007 environmental conditions and differences between species richness projected by CQO, GLM and 2007 real observations (respectively ΔS_{MODELS} , ΔS_{CQO} and ΔS_{GLM}). These differences were correlated with environmental predictors (n=256).

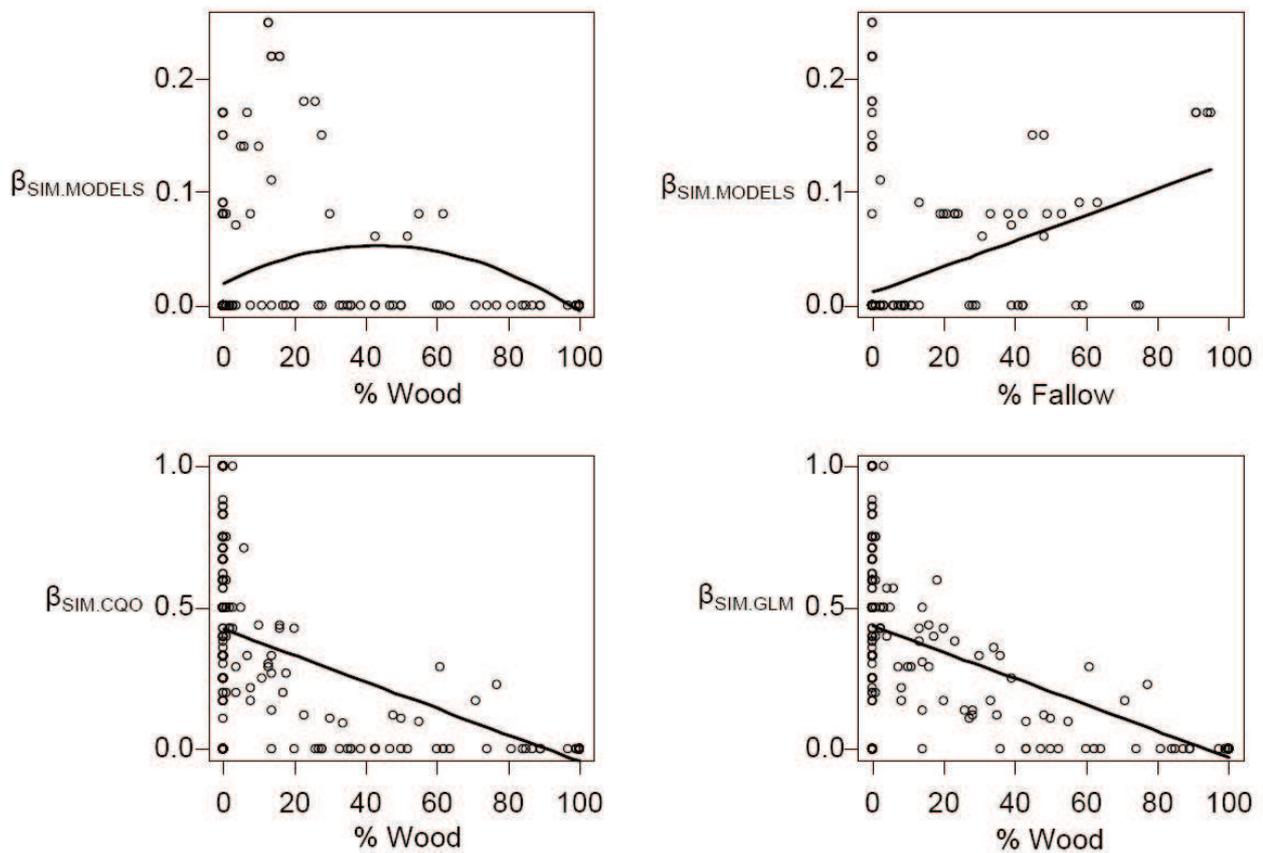


Figure 22 Differences in species composition projected by both methods CQO and GLM under 2007 environmental conditions and differences between species composition projected by CQO, GLM and 2007 real observations (respectively $\beta_{SIM.MODELS}$, $\beta_{SIM.CQO}$, $\beta_{SIM.GLM}$). These differences were correlated with environmental predictors (n=256).

4. Discussion

In spite of the widespread use of species distribution models (e.g. Guisan & Thuiller, 2005), important conceptual, biotic and algorithmic uncertainties still need to be investigated if models are to make important contributions for conservation planning (Araújo & Guisan, 2006). In this study, we compared for the first time the predictive performance of community-level and single-species models using an independent validation in a context of land cover change. We expected that models accounting for patterns of co-occurrence between species (CQO) would yield more accurate predictions, thus would be more useful for nature conservation, compared to single-species models that ignore patterns of co-occurrence (GLM). However, CQO and GLM models provided similar accuracy to predict the responses of species distribution to changes in land cover. At the community level, when the predicted distributions of individual species were combined, CQO and GLM overestimated the observed species richness and CQO tended to predict higher species richness than GLM. However, this difference varied with environmental gradients, as the tendency of CQO for overestimating richness was higher in locations with intermediate density of woods or with intermediate density of fallow. CQO and GLM projected very similar community composition, also similar to that observed, evidencing that differences in richness were usually caused by models predicting the presence of some additional species plus the observed ones (species addition), instead of predicting different assemblages (species replacement). Differences between projected and observed community composition were greater in the most open agricultural areas.

Few studies have compared the performance of community-level models taking into account the biotic interactions compared to the widely used single-species distribution models (Baselga & Araújo 2009; Guisan, Weiss & Weiss 1999; Leathwick, Elith & Hastie 2006). In our study, the accuracy of the CQO model was similar to those of the GLM models (as measured by AUC and TSS). These results differ from those of Baselga and Araújo (2009) who found that GLM generally provided more accurate projections than CQO for tree species at large spatial scales. At large scales, biotic interactions may be minor factors compared to climatic factors in explaining the distribution of trees (Blach-Overgaard et al. 2010). In contrast our study was conducted at fine spatial scales where biotic interactions between birds can be strong. During the breeding season, individuals have a strong conspecific and interspecific competition to defend their territory from other individuals (Orians and Willson 1964; Cody 1974; Robinson and Terborgh 1995). These differences may explain why the relative predictive performance of CQO and GLM was different in our study compared to that reported in Baselga and Araújo (2009).

Using independent validation, our results show however that GLM predicted slightly more efficiently absences (higher specificity) than CQO. In contrast, CQO models predicted better presences (higher sensitivity) than GLM. These results are the opposite those found by Baselga and Araújo (2009) for European trees. They found that GLM had higher sensitivity than CQO, but that CQO had higher specificity than GLM. These results might indicate that relative performance of GLM and CQO could be case-dependent, although in general terms differences in predictive accuracy between GLM and CQO seem small in both situations, suggesting that even when biotic interactions can *a priori* be hypothesized to be a highly relevant factor, community-level models do not significantly improve predictive performance. Therefore, further research should address whether biotic

interactions do not have the previously attributed relevance or whether community-level models fail to account for biotic interactions (even if indirectly).

Both community level and single-species models overestimated species richness compared to that observed in the validation dataset for 1982 and 2007 conditions. If the models only overestimated species richness for 2007 conditions, this overestimation could be due to a decline in bird communities between 1982 and 2007. But models overestimated also species richness for 1982 conditions. This overestimation could be attributed to the fact that species do not occupy all the places where the habitat is suitable. It could be due to stochastic extinctions of bird species in suitable places or stochastic colonisations in unsuitable places. Stochastic events may be important to explain bird distribution patterns at small spatial scale (Campbell, Witham & Hunter 2010). Stochastic events could thus be an important reason to explain the overestimation of species richness by models in our study where the spatial resolution is very fine (4.9 ha). This result is in line with the previous finding of biotic interactions being not a key factor explaining species distribution when habitats are not saturated (Lion & Gandon 2009).

Despite both methods having overestimated richness, this effect was usually more marked for CQO. For the 2007 conditions, modeling at the community level (CQO) predicted higher species richness than the single-species modeling (GLM) as Baselga and Araújo (2009). This is due to the fact that CQO predict more false absences than GLM. In other words, taking into account patterns of co-occurrence of species mainly imitated the positive relationship between species and led to higher species richness projected. Moreover, difference between predicted and observed species richness was not constant along environmental gradients. CQO models overestimated species richness in the sites with intermediate density of wood or fallow and GLM models overestimated species richness in the sites most wooded or with more fallow.

In contrast, there was a good overall composition similarity between CQO and GLM predictions and the actual composition observed for the 1982 and 2007 conditions. This means that the observed composition was usually a subset of predicted composition, i.e. the observed species tended to be correctly predicted, but there are also some species absent from the observed assemblages that the models predicted to be present. This similarity was higher in most wooded areas for both models. In wooded areas, the number of bird species in communities is higher than in agricultural open areas (Balent and Courtiade 1992). It is probably easier to predict a subset of a community composed of a large number of species than for a community with few species. Regarding differences between modeling procedures, analogously to results provided by Baselga and Araújo (2009), community composition predicted by CQO and GLM was highly similar, showing that taking into account patterns of co-occurrence/exclusion did not modify the composition community projected.

Model validation is a critical step when building SDM (Araújo & Guisan 2006; Guisan & Thuiller 2005). Several studies showed that non-independent validation as cross validation can lead to an overestimation of the predictive capabilities compared with independent validation (Araújo et al. 2005; Heikkinen et al. 2007; Newbold et al. 2010). In contrast, our estimations of model accuracy obtained with cross validation were very similar to that obtained with independent validation. Therefore, our study shows thus that in some cases cross-validation is an appropriate procedure and may substitute independent validation. However, even if no perfect validation is possible in modeling biological systems, because a successful validation in one case does not imply that the model is valid in other conditions (Oreskes 1998), the best option to validate species distribution model is to

use independent test data collected from another region or another time (Heikkinen et al. 2006). We are therefore confident that the results of our study are robust because we used an independent validation.

In conservation planning, SDM are very useful tools to predict general patterns of species distributions and provide management recommendations. Since species interactions may be a significant factor in mediating the regional assembly of the avifauna, it has been suggested that species interactions should be incorporated into species distribution modeling algorithms designed to predict species occupancy patterns based on environmental variables (Gotelli, Graves & Rahbek 2010). Moreover, it has also been suggested that community-level model taking into account co occurrence/exclusion patterns deserve more often use, as an alternative or in addition to single-species models in applied ecology (Ferrier & Guisan 2006). Here, we investigated whether community-level models are more useful than single-species models in conservation planning by comparing their abilities to make accurate predictions under land cover change using independent validation. Our study support the idea that taking community-level models do not clearly improve the accuracy of projections compared to individual models, even though our biological system and geographical scale were a priori supposed to make biotic interactions a relevant factor shaping species distributions. Thus, evidence that community-level models might improve accuracy in predicting changes in species distributions due to environmental change is still lacking, and further research is required to demonstrate their usefulness.

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 work on GIS and for the creation of the cartographic documents required for the field work. We are indebted to all the farmers and municipalities in the study area for their kind cooperation. This research was supported by INRA-SAD Research Department and S.B. is funded through a National Research Agency grant BIODIVAGRIM (ANR-07-BDIV-002) "Conserving biodiversity in agro-ecosystems: a spatially explicit landscape modelling approach". A.B. is funded by the Spanish Ministry of Science and Innovation (grant CGL2009-10111).

References

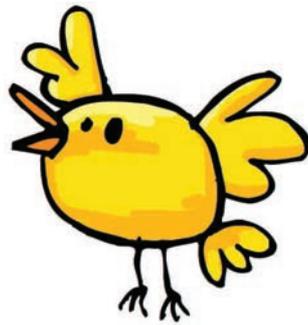
- Allouche, O., Tsoar, A. & Kadmon, R. (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* **43**, 1223-1232.
- Araújo, M.B. & Guisan, A. (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* **33**, 1677-1688.
- 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., Thuiller, W. & Erhard, M. (2005) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* **11**, 1504-1513.
- Austin, M.P. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* **157**, 101-118.

- Balant, G. & Courtiade, B. (1992) Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* **6**, 195-211.
- Baselga, A. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen et al. 2007. *Ecography* **30**, 838-841.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **19**, 134-143.
- Baselga, A. & Araújo, M. B. (2009) Individualistic vs community modelling of species distributions under climate change. *Ecography* **32**, 55-65.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., de Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J. P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M. J. M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W. K. R. E. & Zobel, M. (2008) Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* **45**, 141-150.
- Blach-Overgaard, A., Svenning, J. C., Dransfield, J., Greve, M. & Balslev, H. (2010) Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography* **33**, 380-391.
- Campbell, S. P., Witham, J. W. & Hunter, M. L. (2010) Stochasticity as an alternative to deterministic explanations for patterns of habitat use by birds. *Ecological Monographs* **80**, 287-302.
- Carrascal, L. M. & Seoane, J. (2009) Factors affecting large-scale distribution of the Bonelli's eagle *Aquila fasciata* in Spain. *Ecological Research* **24**, 565-573.
- Cody, M. L. (1974) *Competition and the Structure of Bird Communities*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey
- Dirnbock, T., Dullinger, S. & Grabherr, G. (2003) A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography* **30**, 401-417.
- Elith, J., Graham, H., Anderson, P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, J., Huettmann, F., Leathwick, R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, G., Loiselle, A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, C. M., Townsend, P. A., Phillips, J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, S. & Zimmermann, E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**, 129-151.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. - *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **40**, 677-697.
- Ferrier, S. & Guisan, A. (2006) Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* **43**, 393-404.
- Gotelli, N. J., Graves, G. R. & Rahbek, C. (2010) Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**, 5030-5035.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**, 993-1009.
- Guisan, A., Weiss, S. B. & Weiss, A. D. (1999) GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology* **143**, 107-122.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Araújo, M. B., Virkkala, R., Thuiller, W. & Sykes, M. T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* **30**, 751-777.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R. G. & Korber, J. H. (2007) Biotic interactions improve

- prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 754-763.
- Huntley, B., Berry, P. M., Cramer, W. & McDonald, A. P. (1995) Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography* **22**, 967-1001.
- 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.
- Leathwick, J. R. & Austin, M. P. (2001) Competitive interactions between tree species in New Zealand's old-growth indigenous forests. *Ecology* **82**, 2560-2573.
- Leathwick, J. R., Elith, J. & Hastie, T. (2006) Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distributions. *Ecological Modelling* **199**, 188-196.
- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D. & Gaston, K. J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* **70**, 966-979.
- Lion, S. & Gandon, S. (2009) Habitat saturation and the spatial evolutionary ecology of altruism. *Journal of Evolutionary Biology* **22**, 1487-1502.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P. & Pearson, R. G. (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* **28**, 385-393.
- Newbold, T., Reader, T., El-Gabbas, A., Berg, W., Shohdi, W. M., Zalat, S., El Din, S. B. & Gilbert, F. (2010) Testing the accuracy of species distribution models using species records from a new field survey. *Oikos* **119**, 1326-1334.
- Orians, G. H. & Willson, M. F. (1964) Interspecific territories of birds. *Ecology* **45**, 736-745.
- Oreskes, N. (1998) Evaluation (not validation) of quantitative models. *Environmental Health Perspectives* **106**, 1453-1460.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37-42.
- Pimm, S. L. & Raven, P. (2000) Biodiversity - Extinction by numbers. *Nature* **403**, 843-845.
- Preston, K., Rotenberry, J. T., Redak, R. A. & Allen, M. F. (2008) Habitat shifts of endangered species under altered climate conditions: importance of biotic interactions. *Global Change Biology* **14**, 2501-2515.
- 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.
- Randin, C. F., Jaccard, H., Vittoz, P., Yoccoz, N. G. & Guisan, A. (2009) Land use improves spatial predictions of mountain plant abundance but not presence-absence. *Journal of Vegetation Science* **20**, 996-1008.
- Ritchie, E. G., Martin, J. K., Johnson, C. N. & Fox, B. J. (2009) Separating the influences of environment and species interactions on patterns of distribution and abundance: competition between large herbivores. *Journal of Animal Ecology* **78**, 724-731.
- Robinson, S. K. & Terborgh, J. (1995) Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *J Anim Ecol* **64**, 1-11
- Rodríguez, J. P., Brotons, L., Bustamante, J. & Seoane, J. (2007) The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* **13**, 243-251.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes,

- M. T., Walker, B. H., Walker, M. & Wall, D. H. (2000a) Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**, 1770-1774.
- Stockwell, D.R.B., & Peterson, A.T. (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models - *Ecological Modelling* **148**, 1-13
- Swets, J.A. (1988) Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems. *Science* **240**, 1285-1293.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L. & Williams, S. E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* **427**, 145-148.
- Thuiller, W., Araújo, M. B. & Lavorel, S. (2004) Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography* **31**, 353-361.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* **102**, 8245-8250.
- 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.
- Vallecillo, S., Brotons, L. & Thuiller, W. (2009) Dangers of predicting bird species distributions in response to land-cover changes. *Ecological Applications* **19**, 538-549.
- Vaughan, I. P., & Ormerod, S. J. (2005) The continuing challenges of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology* **42**, 720-730.
- Yee, T.W. (2004) A new technique for maximum-likelihood canonical Gaussian ordination. *Ecological Monographs* **74**, 685-701.
- Zanini, F., Pellet, J. & Schmidt, B. R. (2009) The transferability of distribution models across regions: an amphibian case study. *Diversity and Distributions* **15**, 469-480.

Discussion générale



1. Bilan des résultats

Les impacts écologiques et environnementaux liés aux utilisations des sols, longtemps considérés comme une question locale, sont en train de devenir un enjeu d'importance globale (Foley *et al.* 2005). Les modifications d'utilisation du sol ont causé des déclinés dans la biodiversité à travers la perte, la modification et la fragmentation des habitats (Pimm & Raven 2000). En Europe, ces changements concernent principalement les paysages agricoles, où l'intensification des pratiques agricoles des dernières décennies a engendré une diminution de la proportion des habitats semi-naturels et par conséquent, une diminution de l'hétérogénéité des paysages (Stoate *et al.* 2001, Benton *et al.* 2003, Tscharrntke *et al.* 2005).

Dans cette thèse, je me suis donné comme problématique générale de contribuer à la compréhension des facteurs qui expliquent la distribution des communautés d'oiseaux dans les paysages agricoles. J'ai décliné cette question en quatre objectifs qui couvrent les trois échelles caractéristiques des forces motrices des changements paysagers : les échelles spatiale et temporelle et l'échelle de la gestion des paysages. J'ai répondu à ces objectifs en étudiant les relations entre les oiseaux et les paysages avec deux approches : synchronique et diachronique.

Avec une **approche synchronique**, nous avons tout d'abord vérifié la *généricité spatiale* des relations oiseaux-habitat (P2C1). Nous avons montré que la distribution de l'alouette des champs – espèce spécialiste des milieux ouverts- est expliquée par les mêmes facteurs paysagers dans trois régions de France. La quantité de culture favorise la présence de l'alouette alors que la quantité de bois, de haie et l'hétérogénéité des paysages la défavorisent. Nous avons également montré au niveau de la communauté qu'une haute richesse spécifique est associée aux mêmes facteurs paysagers dans les trois régions : une quantité de bois et de haies élevée, des paysages hétérogènes et une quantité de cultures faible. Même si cette étude mérite d'être étendue à d'autres espèces, avec des caractéristiques écologiques contrastées par exemple, ces premiers résultats tendent à montrer que dans certains cas les gestionnaires peuvent adopter des programmes de conservation homogènes sur de large territoire sans avoir à les adapter localement. Dans un second temps, nous avons étudié les communautés d'oiseaux aux *niveaux d'organisations des processus de gestion* des paysages agricoles : les exploitations et les systèmes de production agricoles (P2C2). Sur le site des Vallées et Coteaux de Gascogne, nous avons comparé les communautés dans cinq systèmes agricoles aux intensités de production contrastées. De façon surprenante par rapport aux connaissances actuelles, nous avons trouvé que la structure et la composition des communautés sont très similaires entre les cinq systèmes. Ce résultat est probablement du au contexte paysager globalement hétérogène du site d'étude (présence de prairies permanentes, de haies, de nombreux petits bois) qui peut 'tamponner' les effets relatifs des différents types de systèmes de production.

Avec une **approche diachronique**, nous avons quantifié l'impact de la *dynamique des paysages* à long terme (25 ans) sur les communautés d'oiseaux sur le site des Vallées et Coteaux de Gascogne (P3C1). Entre 1982 et 2007, nous avons trouvé une légère diminution de l'hétérogénéité des paysages et une forte augmentation de la quantité de culture aux dépens des prairies permanentes. Nous avons trouvé des relations significatives entre les changements temporels des communautés d'oiseaux et les dynamiques des paysages entre ces deux dates. Cependant, ces relations étaient moins fortes que les relations statiques aux deux dates. Ce résultat suggère

d'être prudent dans l'utilisation de l'approche 'space for time substitution' pour préconiser des recommandations de gestion. De plus, nous avons trouvé que la richesse spécifique et les communautés d'espèces spécialistes à l'habitat répondent de façon opposée aux changements des paysages, suggérant l'importance de considérer simultanément la diversité taxonomique et écologique pour mieux comprendre la réponse des communautés d'oiseaux aux changements environnementaux. Enfin, dans le but de construire des outils fiables pour *prédire* les patrons généraux de distribution d'espèces, nous avons testé et comparé les capacités prédictives de deux approches de modélisation (niveau espèce versus niveau communauté) dans un contexte de paysages dynamiques (P3C2). Nous avons montré que ces deux approches de modélisation ont une fiabilité similaire et qu'elles prédisent les distributions d'espèces de manière globalement correcte. Ces types de modèles pourraient être couplés à des scénarios d'évolution des paysages pour simuler l'évolution des populations d'espèces.

Dans les paragraphes suivants, je discute des résultats, de leurs limites et des perspectives qui pourraient faire suite aux travaux de cette thèse. L'organisation des différents éléments de discussion est synthétisée dans la Figure 23.

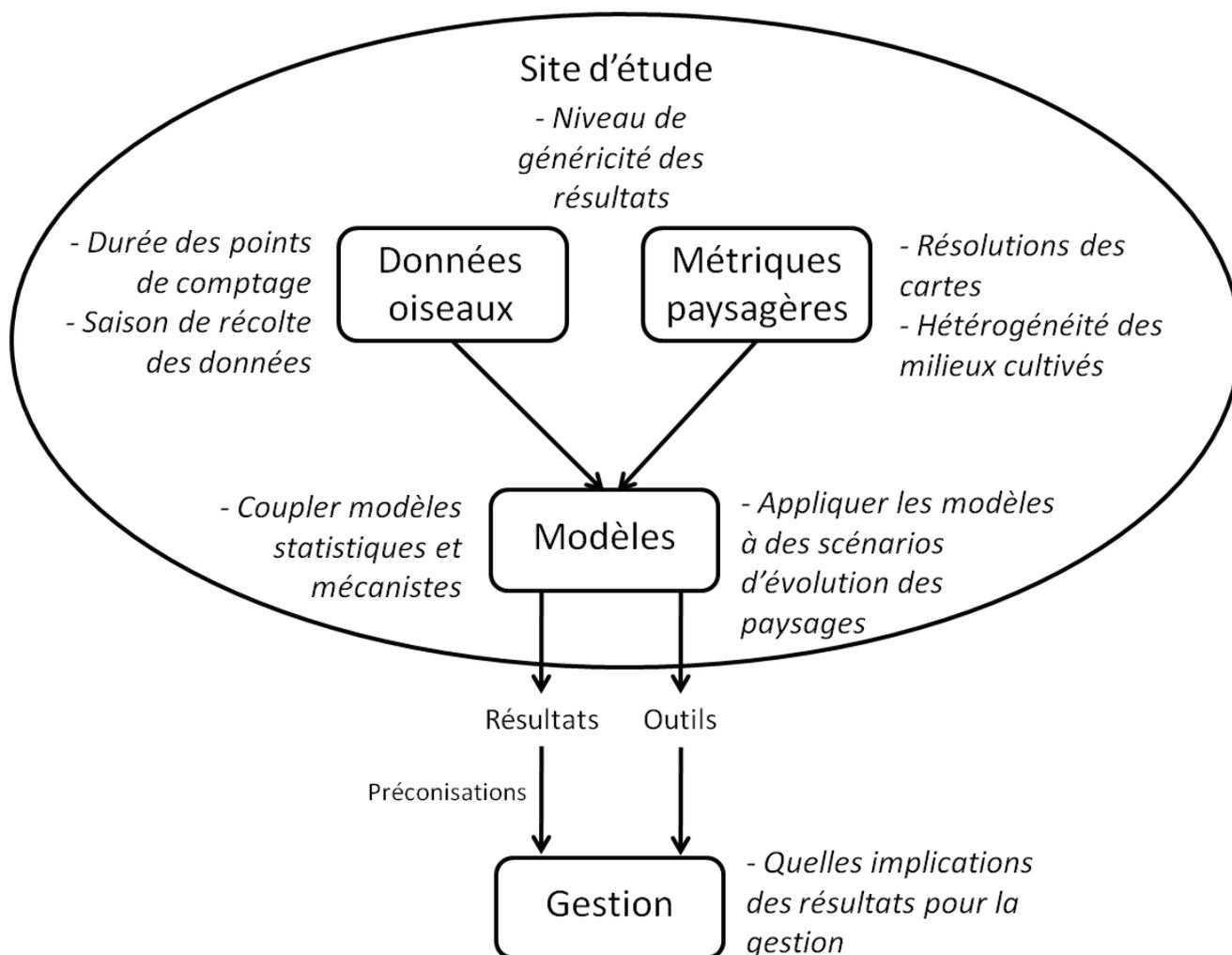


Figure 23 Organisation de la discussion en fonction des différentes étapes de l'étude des relations entre les communautés d'oiseaux et les paysages.

2. La distribution des oiseaux dans le paysage : quelle généralité ?

2.1. Des résultats pour partie contingents du contexte d'étude...

La majorité des travaux de cette thèse (4/5 articles) repose exclusivement sur des données acquises sur le site des Vallées et Coteaux de Gascogne. Ce site d'étude offre un paysage encore hétérogène, dans lequel il reste encore une bonne proportion d'éléments boisés. Ces caractéristiques du paysage sont certainement à l'origine de plusieurs des résultats obtenus dans cette thèse. Il est probable que des résultats plus marqués seraient trouvés dans des régions avec un contexte paysager différent.

Nous avons montré que la composition des communautés d'oiseaux ne varie pas entre systèmes agricoles d'intensité de production différente. De récentes études ont mis en évidence le rôle du contexte paysager sur les effets des pratiques agricoles sur les communautés (Roschewitz *et al.* 2005, Rundlöf & Smith 2006, Smith *et al.* 2010). Par exemple, Roschewitz *et al.* (2005) ont trouvé que la relation entre la richesse spécifique des plantes adventices et la gestion agricole locale dépend de la composition du paysage. Ils montrent que dans les paysages simples, la richesse des adventices est bien plus élevée dans les systèmes agricoles extensifs que dans les systèmes intensifs, alors que l'impact négatif des systèmes intensifs est en partie compensé par la diversité des habitats dans les paysages complexes.

Nous trouvons des changements temporels flous et multidirectionnels des populations et communautés d'oiseaux dans un contexte d'intensification agricole. Sur le site étudié des Vallées et Coteaux de Gascogne, la majorité des changements d'utilisations des sols a concerné les paysages ouverts (surtout une diminution des prairies et une augmentation des cultures). En revanche, la quantité d'éléments boisés est restée quasiment la même. Il est reconnu que la présence de structures boisées a un effet majeur sur les patrons de communautés d'oiseaux (dans le modèle de (Balent & Courtiade 1992), 80 % de la variance des assemblages est liée à la quantité de bois), il n'est donc pas surprenant de trouver des réponses floues des communautés. A l'inverse, plusieurs travaux ont mis en évidence que les dynamiques des paysages en voie d'abandon ont un impact fort sur les communautés (Sirami *et al.* 2007, Fonderflick *et al.* 2010a). Sirami *et al.* (2007) ont étudié les changements de structure de paysage et de végétation qui ont suivi l'abandon des terres dans une mosaïque traditionnelle méditerranéenne de cultures, prairies et bois sur une période de 25 ans. Ils ont évalué les effets de ces changements sur la distribution des passereaux. Durant cette période, les habitats ouverts ont diminué et les bois sont devenus plus matures. Les auteurs ont constaté de façon concomitante un net changement des communautés d'oiseaux en faveur des espèces forestières. De ces travaux, nous retenons que les résultats sont souvent à contextualiser.

2.2. ...mais des résultats généralisables sur une large étendue géographique

Une question récurrente en écologie est de savoir s'il est possible de dégager des lois générales à partir des patrons écologiques observés (Lawton 1999). Certains pensent que l'écologie est trop variable et compliquée pour être sujette à des théories générales (Hansson 2003). D'autres sont plus optimistes et affirment que l'écologie a déjà des principes bien définis qui sont suffisants pour décrire et expliquer des patrons de dynamiques de populations (Berryman 2003) ou des patrons de communautés d'espèces (Vellend 2010). A notre échelle et sur la base des trois sites d'études de BiodivagriM, nous montrons que tout n'est pas dépendant du contexte et qu'un certain degré de généralité géographique peut être dégagée sur les relations entre les oiseaux et les mosaïques agricoles.

3. Les données d'oiseaux

3.1. Diminuer la durée des points de comptage pour augmenter la taille de l'échantillon

Obtenir des résultats robustes implique de recueillir des données de terrain fiables. Les études sur les oiseaux utilisent des points de comptage de durées très différentes, probablement en fonction de l'intuition et de l'expérience des ornithologues (e.g. 20 min pour Jacquet & Prodon (2009); 10 min pour Caprio *et al.* (2009a) et 5 min pour Brotons *et al.* (2005)). Dans cette thèse, j'ai montré que les fréquences d'occurrence des espèces observées augmentent avec la durée de comptage. Cependant, les performances explicatives et prédictives des modèles oiseaux-habitat ne sont pas affectées par des points de courte durée (5 minutes) par rapport à des points de plus longue durée (20 minutes). De plus, nous n'avons pas trouvé de lien entre l'amélioration des performances des modèles avec la durée d'écoute et la détectabilité des espèces. Ce résultat a orienté notre échantillonnage et nous a permis de dégager un temps précieux pour obtenir une taille d'échantillon plus importante. Cette étude mériterait d'être étendue à d'autres métriques écologiques comme l'abondance des espèces ou encore la richesse spécifique des communautés.

3.2. Qu'en est-il pour les oiseaux en période d'hivernage ?

L'ensemble de mes travaux s'intéresse aux relations entre les oiseaux et les paysages en période de nidification. Récolter les données en période de nidification permet de considérer les espèces migratrices, se reproduisant sous nos latitudes mais absentes en hiver (e.g. Hypolaïs polyglotte, Rossignol, Fauvette grisette). De plus, le recensement des oiseaux est facilité pendant cette période puisque les oiseaux chantent fréquemment pour défendre leur territoire. Il serait intéressant d'évaluer le degré de transposition des résultats trouvés en fonction des saisons et plus particulièrement en période d'hivernage. Dans la littérature, moins d'attention a été portée sur les oiseaux pendant la période hivernale (Caprio *et al.* 2009b). Pourtant des études ont montré que plusieurs espèces d'oiseaux ont des préférences d'habitat qui varient en fonction de la saison (Atkinson *et al.* 2002, Shochat & Tsurim 2004). Par exemple, Atkinson *et al.* (2002) ont trouvé en Angleterre qu'en période de nidification, il y a un ratio approximatif de 2:2:1 du nombre d'espèces associées avec les paysages arables, mixtes et pastoraux. En hiver, la plupart des espèces ont une plus forte abondance dans les paysages mixtes ce qui coïncide avec une réduction du nombre d'espèces associées avec les paysages pastoraux relativement à la saison de nidification, alors que le nombre d'espèces associées aux paysages arables reste relativement stable. Les auteurs de cet article attribuent cette importance relative des paysages mixtes en hiver aux changements saisonniers dans la distribution des petites espèces d'insectivores (pipits, tariers et bergeronnettes). De plus, certaines espèces ont un comportement changeant en fonction des saisons. C'est par exemple le cas du pinson des arbres, territorial pendant la période de nidification, mais qui devient grégaire en automne et en hiver où il s'associe avec d'autres fringilles (chardonneret, verdier, pinson du nord) et des bruants (jaune, zizi, proyer) pour explorer les champs moissonnés ou labourés. L'hiver représente une période critique pour beaucoup d'oiseaux (Spencer 1982). Pendant l'hiver la disponibilité en habitat peut affecter l'occurrence et les abondances de beaucoup d'espèces, conditionnant ainsi leurs chances de survie jusqu'à la saison de nidification (Siriwardena *et al.* 1998, Tellería *et al.* 2001). Des études menées sur différentes saisons devraient être plus développées, pour mieux connaître les variabilités inter-annuelles des relations oiseaux-habitat et pouvoir préconiser des mesures de conservation qui soient les plus efficaces possibles.

4. L'analyse de l'effet du paysage

4.1. Les métriques paysagères : résolution thématique et grain des cartes

Dans cette thèse, j'ai décrit le paysage avec une résolution thématique (i.e. nombre de types d'utilisation du sol considérés dans la carte) assez grossière : pourcentage de culture (incluant les cultures fourragères), de prairie permanente, de bois et le linéaire de haie. Je n'ai pas considéré la variabilité des cultures, des bois ou des types de haies. Détailler ces différentes utilisations du sol implique d'avoir une variabilité importante pour une même utilisation du sol, et nécessite un travail approfondi de terrain et d'interprétation des photographies aériennes. À l'inverse, j'ai utilisé des cartes d'utilisation des sols avec un grain (i.e. taille du plus petit élément représenté) assez fin, construites à partir de digitalisation sous SIG de photographies aériennes suivie d'une validation sur le terrain. À ce jour, très peu de travaux ont étudié l'impact du choix de la résolution thématique et du grain des cartes d'utilisation du sol sur les modèles espèces-habitat (mais voir Suarez-Seoane & Baudry 2002, Bailey *et al.* 2007, Gottschalk *et al.* 2011) même s'il est reconnu que la description de la structure du paysage est très sensible à ces deux caractéristiques des cartes (Castilla *et al.* 2009).

D'un point de vue écologique, ces résultats nous renseigneraient sur le niveau de perception des espèces au grain du paysage pour la sélection de leur habitat et nous permettraient de connaître à quel grain du paysage et à quelle résolution thématique les relations oiseaux-paysages sont les mieux expliquées. Il pourrait notamment être testé si le grain de perception des espèces varie avec leurs caractéristiques écologiques (par exemple si des espèces de petites tailles perçoivent le paysage à un grain plus fin que les grosses espèces). D'un point de vue méthodologique, répondre à cette question nous permettrait de connaître le niveau de résolution des cartes d'utilisation du sol à utiliser pour la modélisation. Cela permettrait de savoir si des modèles de performances similaires peuvent être obtenus en utilisant des cartes au grain grossier facilement accessibles (par exemple Corine Land Cover) ou des cartes obtenues par SIG avec un grain fin mais qui nécessite de longues heures de digitalisation plus une validation de terrain.

Dans cette ordre d'idée, des chercheurs ont récemment testé l'hypothèse que des données de télédétection à haute résolution, qui facilitent la détermination des éléments fins du paysage comme les arbres et les haies, permettent de mieux déterminer les relations oiseaux-habitats qu'avec des données à résolution plus grossière (Gottschalk *et al.* 2011). Parmi les 13 espèces étudiées, ils trouvent que la majorité des espèces (10) est mieux modélisée avec des données à fine résolution (1 m). Ces chercheurs concluent que des données à haute résolution sont essentielles pour obtenir des prédictions fiables sur les patrons de distribution des oiseaux à partir de modèles oiseaux-habitats. L'évaluation de la généralité de ces résultats est nécessaire et de telles études ont besoin d'être renouvelées dans des régions différentes avec des paysages contrastés.

Récemment dans l'UMR Dynafor, des données LIDAR ont été acquises sur les quatre communes du site Vallées et Coteaux de Gascogne. Ces données à très haute résolution spatiale (de l'ordre du centimètre) permettent de caractériser finement l'état de la végétation en 2 et 3 dimensions. Des chercheurs en géomatique de l'unité commencent à les utiliser pour extraire de l'information sur les linéaires de haie. Une étude réalisable à court terme et simple à mettre en œuvre serait de voir comment les communautés d'oiseaux sont associées aux caractéristiques des haies en terme de hauteur, largeur et nombres de strates.

4.2. Mieux connaître l'effet de la structure du paysage en milieux cultivés

Je me suis focalisé sur la structure et l'hétérogénéité des mosaïques agricoles en considérant simultanément les éléments cultivés et les éléments semi-naturels (bois, haies, prairies). Je me suis moins intéressé aux relations entre l'hétérogénéité des habitats cultivés au sein des milieux ouverts et les oiseaux. Or, les espèces d'oiseaux sont sensibles aux types de culture. Mason & Macdonald (2000) ont par exemple montré dans l'est de l'Angleterre que la densité de l'alouette des champs est plus élevée dans les cultures semées au printemps que dans celles semées à l'automne. Ils trouvent aussi que le chardonneret a des préférences pour le colza par rapport aux autres cultures. Etudier l'impact de la structure des paysages cultivés sur les communautés nécessite d'établir un protocole spécialement conçu pour couvrir une large gamme de composition et de configuration des mosaïques de cultures (Fahrig *et al.* 2011). Cette idée est développée au sein du projet de recherche international Farmland (European Network on Farmland Heterogeneity, Biodiversity and Ecosystem Services - BiodivERsA2011-66, 2012-2015) impliquant des partenaires d'Allemagne, de France, d'Espagne, du Royaume Uni et du Canada. Ce projet part du constat que les paysages agricoles qui contiennent des proportions significatives d'éléments semi-naturels ont une plus forte biodiversité et de meilleurs services écosystémiques que les paysages avec moins d'éléments semi-naturels. L'originalité de ce projet réside dans l'idée qu'en plus de la surface en habitat semi-naturel, l'hétérogénéité spatiale des types cultures peut aussi favoriser la biodiversité et les services écosystémiques. Si cette hypothèse est validée, il serait alors possible de développer de nouvelles politiques pour l'agriculture qui pourraient contribuer à restaurer la biodiversité et les services écosystémiques associés, en augmentant l'hétérogénéité des cultures sans réduire la surface totale des milieux cultivés.

5. Améliorer les modèles

5.1. Combiner les modèles statistiques à des modèles mécanistes : vers des modèles hybrides

Dans les travaux de cette thèse, j'utilise uniquement des modèles statistiques corrélatifs pour étudier les relations oiseaux-paysage. Comme il existe une forte incertitude dans les performances prédictives des différents types de modèles qui existent (Segurado & Araujo 2004, Elith *et al.* 2006, Heikkinen *et al.* 2006), dans plusieurs articles j'ai utilisé plusieurs types de modèles statistiques pour améliorer la robustesse des résultats (P1C3, P2C1, P3C2).

Cependant, ces modèles statistiques sont statiques et peuvent potentiellement avoir une capacité limitée pour fournir des prédictions de distribution dans un contexte de changement des paysages, car ils ne prennent pas en compte explicitement les processus démographiques (comme le taux de reproduction ou la mortalité) à l'origine de la distribution des espèces. Les modèles mécanistes pour les espèces animales sont plutôt rares. Un exemple d'ensemble de modèles mécanistes est ALMaSS, développé par Topping *et al.* (2003) qui regroupe des modèles individus-centrés pour cinq espèces animales dont l'alouette des champs. Le modèle ALMaSS pour l'alouette est un modèle orienté objet qui simule des aspects clés du comportement de cette espèce et les interactions entre les individus et leur environnement. Les individus sont représentés comme des agents qui possèdent des attributs géométriques (taille du territoire, localisation du nid), physiques (âge, taille) et cognitifs (mémoire du compagnon, descendants). Ainsi, chaque individu existe et est capable d'extraire des informations de son entourage et d'interagir avec les autres alouettes. Dans l'UMR Dynafor, un type de modèle mécaniste multi-

agents a été développé, pour simuler les dynamiques hivernales d'une espèce de syrphe aphydophage (*Episyrphus balteatus*) à l'échelle du paysage (Arrignon *et al.* 2007).

Le couplage des deux approches, statistique et mécaniste, en un modèle hybride (Kearney & Porter 2009, Morin & Thuiller 2009, Gallien *et al.* 2010) est actuellement un défi majeur pour les équipes de recherche travaillant sur la prédiction des impacts des changements globaux sur la distribution des espèces végétales (Thuiller *et al.* 2008) et le développement d'une telle approche pour les espèces animales en est encore à ses balbutiements (Kearney & Porter 2004).

A l'instar de ce qui est fait chez les végétaux, la première étape consisterait en la construction de modèles mécanistes pour les espèces d'oiseaux étudiées. Des informations seraient donc nécessaires sur les tolérances des espèces ou leurs cycles de vie afin de modéliser la croissance des individus ou leur *fitness*. Dans un premier temps, une comparaison des projections fournies par les modèles statistiques et mécanistes pourrait être effectuée (Hijmans & Graham 2006, Morin & Thuiller 2009) pour identifier les résultats convergents et donc les plus robustes. Dans un deuxième temps, les dynamiques spatiales et démographiques de l'espèce (e.g. dispersion, compétition, survie) seraient intégrées à une carte d'adaptabilité de l'habitat fournit par les modèles statistiques, afin d'obtenir des résultats plus fiables sur l'impact des changements paysagers et permettant ainsi le développement de stratégies de conservation plus efficaces (Kearney & Porter 2009).

Néanmoins, une limite des modèles mécanistes et par conséquent, des modèles hybrides, est la grande quantité de connaissances biologiques nécessaire qui s'accroît d'autant plus que la communauté d'espèces étudiée est grande. L'approche de modèle hybride pourrait donc dans un premier temps être réservée à l'étude de quelques espèces cibles, qui sont de bons indicateurs des caractéristiques de certains groupes d'espèces.

5.2. Coupler des modèles prédictifs à des scénarios de changements des paysages

Afin d'évaluer les impacts locaux potentiels de l'évolution des pratiques agricoles sur l'avifaune, les modèles construits au cours de cette thèse pourraient être couplés à des scénarios d'évolution du paysage. De telles approches existent déjà. Par exemple, dans un contexte pastoral, plusieurs travaux menés par des chercheurs du Centre d'Ecologie Fonctionnel et Evolutive de Montpellier concernant les dynamiques de population des pins, ont permis d'envisager des scénarios d'évolution du paysage du Causse Méjean (Lozère) à l'horizon 2030. En fonction des évolutions potentielles des pratiques agricoles, ils ont développé quatre scénarios d'évolution du paysage qui se traduisent par une fermeture plus ou moins importante des paysages. Ils ont ensuite évalué l'impact des ces scénarios d'évolution sur la distribution de plusieurs espèces patrimoniales (15 espèces d'oiseaux et 45 espèces de plantes) (Fonderflick *et al.* 2010b).

Au sein de l'UMR Dynafor, le développement depuis plusieurs années de recherches interdisciplinaires à long terme coordonnées sur le site LTER des Vallées et Coteaux de Gascogne, devrait permettre à terme de coupler les résultats issus de mon travail de thèse sur les relations dynamiques entre avifaune et éléments du paysage, avec ceux issus des travaux conduits depuis les années 90 sur la dynamique spatio-temporelle des activités agricoles. De plus, mes travaux pourraient être associés aux travaux réalisés dans le cadre de la thèse de Julie Ryschawy (2009-2012). Cette thèse porte sur l'analyse des règles de décision des agriculteurs qui concernent l'allocation des cultures à court et long terme, afin de simuler les changements d'utilisations des terres de façon spatialement explicite à l'échelle des exploitations. Cette idée est aussi développée dans un groupe de travail du

programme BiodivAgriM (WP4), dont un des objectifs concerne la modélisation couplée des processus (écologiques, économiques, agronomiques) impliqués dans l'impact des agro-écosystèmes sur la biodiversité spécifique.

6. Implications pour la gestion

La construction de politiques environnementales efficaces nécessite que les chercheurs fournissent des réponses aux questions écologiques que se posent les décideurs politiques. Sutherland et al. (2006) ont identifié au Royaume-Uni que les décideurs politiques ont une préférence pour les questions générales plutôt que pour les questions ciblées. Par rapport à l'intensification de l'agriculture et à la structure du paysage, ils se demandent par exemple : 'Comment devons nous gérer les mosaïques paysagères pour la conservation de divers taxons qui opèrent à différentes échelles ?' ou encore 'Est-il mieux d'étendre les taches d'habitat existantes ou de créer de nouvelles taches dans les paysages ?'. En revanche, les questions des scientifiques sont beaucoup plus spécifiques. Une alternative est de se placer dans le cadre de recherches participatives qui reposent sur les apports des décideurs et des gestionnaires pour améliorer la pertinence sociale, la validité et la mise en action des résultats de recherche (Blumenthal *et al.* 2000). Mes résultats montrent que différentes espèces, ou ensembles d'espèces répondent à la structure de la mosaïque paysagère de différentes façons, de sorte que la gestion des mosaïques rurales dans un sens particulier aura des conséquences différentes sur les différentes composantes des communautés. Par exemple, j'ai montré que maintenir des paysages agricoles ouverts sera probablement favorable aux communautés d'espèces spécialistes. Alternativement, si le but recherché est de favoriser la richesse spécifique, il faudra augmenter l'hétérogénéité des paysages et les surfaces de structure boisée. En conséquence, il est important d'arriver à bien définir les objectifs de conservation pour chaque paysage particulier. La définition de ces objectifs sera le fruit d'étroites concertations entre la société, les scientifiques et les gestionnaires.

Références

- Arrignon, F., C. Monteil, M. Deconchat, J. P. Sarthou, and G. Balent. 2007. Investigating the overwintering strategy of a beneficial insect in heterogeneous landscape: the "Hover-Winter" Multi-Agent model. *Ecological Modelling* **205**:423-436.
- Atkinson, P. W., R. J. Fuller, and J. A. Vickery. 2002. Large-scale patterns of summer and winter bird distribution in relation to farmland type in England and Wales. *Ecography* **25**:466-480.
- Bailey, D., R. Billeter, S. Aviron, O. Schweiger, and F. Herzog. 2007. The influence of thematic resolution on metric selection for biodiversity monitoring in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* **22**:461-473.
- Balent, G., and B. Courtiade. 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* **6**:195-211.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, and J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* **18**:182-188.
- Berryman, A. A. 2003. On principles, laws and theory in population ecology. *Oikos* **103**:695-701.
- Blumenthal, D. and J. L. Jannink. 2000. A classification of collaborative management methods. *Conservation Ecology* **4**(2): 13. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss2/art13/>
- Brotons, L., A. Wolff, G. Paulus, and J. L. Martin. 2005. Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. *Biological Conservation* **124**:407-414.
- Caprio, E., I. Ellena, and A. Rolando. 2009a. Assessing habitat/landscape predictors of bird diversity in managed deciduous forests: a seasonal and guild-based approach. *Biodiversity and Conservation* **18**:1287-1303.
- Caprio, E., I. Ellena, and A. Rolando. 2009b. Native oak retention as a key factor for the conservation of winter bird diversity in managed deciduous forests in northern Italy. *Landscape Ecology* **24**:65-76.
- Castilla, G., K. Larkin, J. Linke, and G. J. Hay. 2009. The impact of thematic resolution on the patch-mosaic model of natural landscapes. *Landscape Ecology* **24**:15-23.
- Elith, J., H. Graham, P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier, A. Guisan, J. Hijmans, F. Huettmann, R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, G. Lohmann, A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, C. M. Overton, P. A. Townsend, J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, S. Wisz, and E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**:129-151.
- Fahrig, L., J. Baudry, L. s. Brotons, F. G. Burel, T. O. Crist, R. J. Fuller, C. Sirami, G. M. Siriwardena, and J. L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* **14**:101-112.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty, and P. K. Snyder. 2005. Global consequences of land use. *Science* **309**:570-574.
- Fonderflick, J., P. Caplat, F. Lovaty, M. Thevenot, and R. Prodon. 2010a. Avifauna trends following changes in a Mediterranean upland pastoral system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **137**:337-347.
- Fonderflick, J., J. Lepart, P. Caplat, M. Debussche, and P. Marty. 2010b. Managing agricultural change for biodiversity conservation in a Mediterranean upland. *Biological Conservation* **143**:737-746.
- Gottschalk, T. K., B. Aue, S. Hotes, and K. Ekschmitt. 2011. Influence of grain size on species-habitat models.

- Hansson, L. 2003. Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity? *Oikos* **100**:624-627.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, M. B. Araujo, R. Virkkala, W. Thuiller, and M. T. Sykes. 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* **30**:751-777.
- Hijmans, R. J., and C. H. Graham. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* **12**:2272-2281.
- Jacquet, K., and R. Prodon. 2009. Measuring the postfire resilience of a bird-vegetation system: a 28-year study in a Mediterranean oak woodland. *Oecologia* **161**:801-811.
- Kearney, M., and W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species ranges. *Ecology Letters* **12**:334-350.
- Kearney, M., and W. P. Porter. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* **85**:3119-3131.
- Lawton, J. H.. 1999. Are there general laws in ecology?. *Oikos* **84**:177-192.
- Mason, C. F., and S. M. Macdonald. 2000. Influence of landscape and land-use on the distribution of breeding birds in farmland in eastern England. *Journal of Zoology* **251**:art-348.
- Morin, X., and W. Thuiller. 2009. Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology* **90**:1301-1313.
- Pimm, S. L., and P. Raven. 2000. Biodiversity - Extinction by numbers. *Nature* **403**:843-845.
- Roschewitz, I., T. Gabriel, T., Tschardt, T. and T., Thies. 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology* **42**:873-882.
- Rundlöf, M., and H., Smith. 2006. The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context. *Journal of Applied Ecology* **43**:1121-1127.
- Segurado, P., and M. B. Araujo. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* **31**:1555-1568.
- Spencer, R. 1982. Birds in winter-an outline. *Bird Study* **29**:169-182
- Shochat, E., and I. Tsurim. 2004. Winter bird communities in the northern Negev: species dispersal patterns, habitat use and implications for habitat conservation. *Biodiversity and Conservation* **13**:1571-1590.
- Sirami, C., L. Brotons, and J. L. Martin. 2007. Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. *Diversity and Distributions* **13**:42-52.
- Siriwardena, G.M., Baillie, S.R. and J.D. Wilson. 1998. Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird Study* **45**:276-292.
- Smith, H., J. Diñhardt, A. Lindström, and M. Rundlöf. 2010. Consequences of organic farming and landscape heterogeneity for species richness and abundance of farmland birds. *Oecologia* **162**:1071-1079.
- Stoate, C., N. D. Boatman, R. J. Borralho, C. R. Carvalho, G. R. de Snoo, and P. Eden. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* **63**:337-365.

- Suarez-Seoane, S., and J. Baudry. 2002. Scale dependence of spatial patterns and cartography on the detection of landscape change: relationships with species' perception. *Ecography* **25**:499-511.
- Telleria, J. L., E. Virgos, R. Carbonell, J. Perez-Tris, and T. Santos. 2001. Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos* **95**:253-264.
- Thuiller, W., C. Albert, M. B. Araujo, P. M. Berry, M. Cabeza, A. Guisan, T. Hickler, G. F. Midgley, J. Paterson, F. M. Schurr, M. T. Sykes, and N. E. Zimmermann. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9**:137-152.
- Topping, C. J., T. S. Hansen, T. S. Jensen, J. U. Jepsen, F. Nikolajsen, and P. Odderskær. 2003. ALMaSS, an agent-based model for animals in temperate European landscapes. *Ecological Modelling* **167**:65-82.
- Tscharntke, T., A. M. Klein, A. Kruess, I. Steffan-Dewenter, and C. Thies. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**:857-874.
- Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *Quarterly Review of Biology* **85**:183-206.

Index des figures

Figure 1 Représentation d'un paysage par un écologue	7
Figure 2 Deux principales approches sont utilisées pour étudier la relation entre les assemblages d'espèces et les mosaïques agricoles	9
Figure 3 Définition des objectifs de la thèse	15
Figure 4 Organisation du manuscrit de thèse	16
Figure 5 Cinq représentations de la relation entre la niche et la distribution d'une espèce	27
Figure 6 Les trois sites d'étude dans lesquels ont été recueillis les données	34
Figure 7 Représentation du paysage des trois sites d'étude	36
Figure 8 Distribution des points de comptage des deux ensembles de données recueillis sur le site des Vallées et Coteaux de Gascogne	38
Figure 9 Map of the study area showing the 256 point counts performed in 1982 as well as 2007	45
Figure 10 Localisation des trois zones d'études et distribution des 320 points de comptage à l'intérieur des 20 carrés de 1km x 1km dans chaque zones	69
Figure 11 Estimation des paramètres à partir de régressions simples entre l'occurrence et l'abondance de l'alouette des champs, la richesse spécifique totale et les variables d'habitat dans les trois régions de l'étude pour 2009 et 2010	74
Figure 12 Comparaison des performances prédictives (discrimination, calibration et performance globale) des différents types de modèles pour l'occurrence et l'abondance de l'alouette des champs et la richesse spécifique	76
Figure 13 Comparaison des performances prédictives en fonction des régions vers lesquelles les modèles sont projetés	77
Figure 14 Démarche utilisée pour mettre en relation les systèmes de production agricole et les données d'avifaune	89
Figure 15 Proportions des principales utilisations du sol dans les cinq systèmes de production	90
Figure 16 Abondance totale d'individus (A) et richesse spécifique (B) à l'échelle du point de comptage dans les cinq systèmes de production.	92
Figure 17 Courbes d'accumulation d'espèces pour les cinq systèmes de production	92
Figure 18 Premier plan de l'analyse factorielle discriminante	93
Figure 19 Répartition du territoire des cinq systèmes de production agricole le long d'un gradient écologique	93
Figure 20 Relationships between changes in species richness, changes in community specialisation indices and changes in the amount of crops between 1982 and 2007	109
Figure 21 Differences in species richness projected by both methods CQO and GLM	127
Figure 22 Differences in species composition projected by both methods CQO and GLM	128
Figure 23 Organisation de la discussion en fonction des différentes étapes de l'étude des relations entre les communautés d'oiseaux et les paysages	137

Index des tableaux

Tableau 1 Synthèse des objectifs, des données, des approches et des méthodes utilisés dans les chapitres des différentes parties constituant cette thèse	39
Tableau 2 Number of species occurrences listed in 1982 for the 4 counting times at the 256 stations and estimations of the detection probabilities (p) for the species	48
Tableau 3 Evaluation of the explanatory (D^2) and predictive performance (TSS) of the GAMs for each species	50
Tableau 4 Données biologiques et variables paysagères dans les trois sites aux deux années d'étude	70
Tableau 5 Résultats de la sélection des meilleurs modèles par stepwise AIC incluant les interactions entre régions et les variables paysagères et entre les années et les variables paysagères	73
Tableau 6 Caractéristiques des cinq systèmes agricoles répartis le long d'un gradient d'intensité de production	90
Tableau 7 Landscape variables on 256 sites in 1982 and in 2007	103
Tableau 8 Relationships between colonisation events and changes in landscape variables between 1982 and 2007	106
Tableau 9 Relationships between extinction events and changes in landscape variables between 1982 and 2007	107
Tableau 10 Relationships between species richness, community specialisation indices and landscape variables in 1982 and in 2007	108
Tableau 11 Relationships between changes in species richness, changes in community specialisation indices and changes in landscape variables between 1982 and 2007	109
Tableau 12 Accuracy of GLM and CQO models of 24 bird species distributions evaluated using four criteria	125

Summary

This thesis concerns the assessment of the impacts of land use changes in agricultural landscapes on biodiversity based on bird communities. The intensification of agriculture has resulted in a decrease of semi-natural habitats and the diversity of landscapes with profound consequences on the structure and the dynamics of plant and animal communities. Establish effective environmental policies requires an understanding of ecological processes responsible for these changes. In my work, I used two strategies: the study of synchronic and diachronic relations between bird communities and landscape structure.

The synchronic approach allowed me to check the spatial genericity of relationships between birds and their habitats. I demonstrated that the same landscape factors explain the distribution of the skylark and the species richness in three geographic regions of France (Gascogne, Poitou, Britain). These results suggest that in some cases the same management programs can be used over a wide geographical area, without the need to adapt locally. In a second step, in the site « Vallées et Coteaux de Gascogne » I compared bird communities in five agricultural systems with contrasting intensities of production. I showed that the structure and composition of communities are very similar in all five systems. This unexpected result is probably due to the maintenance on this study site, for cultural reasons, of a heterogeneous landscape that buffers the effects of agricultural intensification.

The diachronic approach allowed me to quantify the impact of long term landscape dynamics on bird communities in the site « Vallées et Coteaux de Gascogne ». Between 1982 and 2007, it occurred a slight decrease in the heterogeneity of landscapes and a strong increase of crops at the expense of grasslands. I found significant relationships between landscape dynamics and changes in bird communities. However, these temporal relations are weaker than synchronic relations on both dates. These results suggest to be cautious in the use of the "space for time substitution" approach. In order to build reliable tools to predict species distribution patterns, I have evaluated and compared the predictive performance of two approaches modeling: species level versus community level. I showed that both approaches have a similar reliability to predict species distributions. These types of models could be coupled with scenarios of landscape changes to simulate the response of biodiversity to these scenarios.

Résumé

Cette thèse concerne l'évaluation des impacts des changements d'utilisations des sols sur la biodiversité des paysages agricoles à partir du modèle oiseaux. L'intensification de l'agriculture a engendré une diminution des habitats semi-naturels et de l'hétérogénéité des paysages dont les conséquences sur la structure et la dynamique des communautés animales et végétales sont profondes. L'amélioration de l'efficacité des politiques environnementales nécessite de comprendre finement les processus écologiques mis en jeu par ces changements. Dans mes travaux, j'ai utilisé deux stratégies : l'étude des relations synchroniques et diachroniques entre les communautés d'oiseaux et les paysages.

L'approche synchronique m'a permis de vérifier la généralité spatiale des relations oiseaux-habitat. J'ai pu mettre en évidence que la distribution de l'alouette des champs et que la richesse spécifique en oiseaux sont expliquées par les mêmes facteurs paysagers dans trois régions géographiques de France (Gascogne, Poitou, Bretagne). Ces résultats suggèrent que, dans certains cas, les mêmes programmes de gestion peuvent être utilisés sur une large étendue géographique, sans qu'il soit nécessaire de les adapter localement. Dans un second temps, sur le site de recherche des Vallées et Coteaux de Gascogne j'ai comparé les communautés d'oiseaux dans cinq systèmes agricoles aux intensités de production contrastées. J'ai montré que la structure et la composition des communautés sont très similaires dans les cinq systèmes. Ce résultat inattendu est probablement dû au maintien sur ce site d'étude, pour des raisons culturelles, d'un paysage hétérogène qui tamponne les effets de l'intensification agricole.

L'approche diachronique m'a permis de quantifier l'impact de la dynamique des paysages à long terme sur les communautés d'oiseaux sur le site Vallées et Coteaux de Gascogne qui, entre 1982 et 2007, a connu une légère diminution de l'hétérogénéité des paysages et une forte augmentation des cultures aux dépens des prairies. J'ai trouvé des relations significatives entre les changements des communautés et des paysages. Ces relations temporelles étant moins fortes que les relations spatiales aux deux dates, cela suggère d'être prudent dans l'interprétation des résultats de l'approche synchronique. Dans le but de construire des outils fiables pour prédire les patrons de distribution d'espèces, j'ai évalué et comparé les performances prédictives de deux approches de modélisation : niveau espèce versus niveau communauté. Je montre que ces deux approches ont une fiabilité similaire et une capacité de prédiction correcte. Ces types de modèles pourraient être couplés à des scénarios d'évolution des paysages pour simuler la réponse de la biodiversité à ces scénarios.