



HAL
open science

Oiseaux chanteurs des milieux ouverts de montagne et changements globaux

Jules Chiffard

► **To cite this version:**

Jules Chiffard. Oiseaux chanteurs des milieux ouverts de montagne et changements globaux. Milieux et Changements globaux. Université Paris sciences et lettres, 2019. Français. NNT : 2019PSLEP038 . tel-02860834

HAL Id: tel-02860834

<https://theses.hal.science/tel-02860834>

Submitted on 8 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

**Oiseaux chanteurs des milieux ouverts de montagne et
changements globaux**

Soutenue par

Jules CHIFFARD

Le 01 Octobre 2019

École doctorale n° 472

**École doctorale de l'École
Pratique des Hautes Études**

Spécialité

**Analyse et modélisation des
systèmes biologiques**

Composition du jury :

Frédéric, JIGUET Professeur, CESCO UMR7204	<i>Rapporteur</i>
Wilfried, THUILLER D.R., LECA UMR 5553	<i>Rapporteur</i>
Paola, LAIOLO D.R., CSIC, Espagne	<i>Examineur</i>
Roger, PRODON D.E. émérite, EPHE UMR 5175	<i>Examineur</i>
Anne, DELESTRADE Directrice, CREA	<i>Membre invité</i>
Nigel Gilles, YOCCOZ Professor, AMB, UiT, Norvège	<i>Co-encadrant</i>
Aurélien, BESNARD MCF, EPHE UMR 5175	<i>Directeur de thèse</i>



À Denise Chiffard,

Table des matières

Introduction générale	8
1 Anthropocène et diversité biologique.....	8
2 Le concept de niche écologique	12
3 Prédiction générale de la théorie de la niche écologique.....	13
4 Prédire les effets des changements globaux sur la biodiversité ?.....	16
5 Limites et développements de la théorie de la niche	19
5.1 Niche écologique et métapopulations.....	22
5.2 Niche écologique des espèces et évolution à court terme.....	23
6 Tests empiriques, généralisations et sciences participatives	25
7 Approche générale.....	27
8 les montagnes : des conditions d'observation remarquables pour étudier les effets des changements globaux sur le vivant	28
8.1 Définitions	28
8.2 Le gradient bioclimatique altitudinal concentre les mécanismes influençant la répartition des espèces.....	29
8.3 Extinctions et spéciation dans les massifs montagneux	31
8.4 Diminution des interactions biotiques, (activités humaines y compris) : un avantage pour isoler les effets du climat, et identifier le rôle respectif des différentes contraintes ?.....	32
8.5 Des difficultés logistiques et topographiques	34
8.6 Conclusion.....	35
9 Les oiseaux comme modèles d'étude	36
9.1 Les oiseaux chanteurs, le rôle des montagnes dans leur diversification et la diversité des passereaux sur le gradient altitudinal	36
10 Effet des changements globaux sur les communautés de montagne	38
10.1 La végétation, l'altitude, les changements climatiques	39
10.2 Les animaux, l'altitude, les changements climatiques.....	42
11 Problématique.....	48
12 Questions de recherche.....	50
12.1 Les passereaux chanteurs des pelouses alpines répondent-ils localement à la température ?50	
12.2 Existe-t-il un lien entre saisonnalité, variations météorologiques et paramètres démographiques chez un oiseau longévif alpin ?	52
12.3 Existe-t-il un lien trophique entre les oiseaux communs d'altitude et les grands mammifères herbivores ?	55

Chapitre1 : Les oiseaux chanteurs des milieux ouverts d'altitude, indicateurs des changements globaux - 60	
Birds above treeline as local indicators of global changes	61
Birds above tree line as indicators of global changes: SUPPLEMENTARY MATERIAL	84
Discussion	91
Chapitre2 : Saisonnalité et paramètres démographiques chez un corvidé de l'étage alpin : Le Chocard à bec jaune.	98
Sex- and season-specific estimates of survival reveal a negative effect of warm springs on adult female survival in an alpine bird population	99
Discussion	134
Chapitre3 : Le pâturage par les grands mammifères herbivores influence fortement le régime alimentaire des passereaux insectivores.	138
Grazing intensity drives trophic shift in diet of alpine birds	139
Discussion	153
Chapitre 4 : L'échantillonnage adaptatif à partir d'un modèle de niche, ou échantillonnage préférentiel, pour améliorer l'efficacité des prospections : tests sur la base de simulations et d'expérimentations.	156
Adaptive niche based sampling to improve findings on rare and elusive species: field and simulation test.	157
Electronic supplementary material 1 : R code to simulate virtual species distributions with different niche width, and output.	180
Electronic supplementary material 2: Methodology for determining solar radiation.....	183
Electronic supplementary material 3: Detailed results for each scenario.....	184
Discussion	189
DISCUSSION GENERALE	192
Ressources et fluctuations des populations à court terme	193
Qualité de la ressource	195
Saisonnalité de la ressource.....	196
Ressources et tendances à moyen terme.....	197
Perspective 1 : Où et quand nicher dans un environnement imprévisible ?.....	198
Perspective 2: Distribution du trait de plasticité trophique du régime alimentaire chez les oiseaux de montagne.	200
Structurer les questions autour d'un protocole de sciences participatives	201
BIBLIOGRAPHIE	206

Remerciements

Je suis très heureux d'avoir l'occasion de te remercier Aurélien, comme un élève bien sûr pour tout ce que j'ai pu apprendre avec toi depuis 2011 et lors de ce doctorat, mais surtout comme un ami, pour la simplicité avec laquelle tu m'as soutenu quand j'en ai eu besoin, alors que ce projet de thèse commençait à peine

Merci à toi Gilles, car malgré la distance, et tes missions d'un pôle à l'autre, tu as apporté énormément à ce travail, et toujours au bon moment !

Merci à mon jury : Frédéric Jiguet, Wielfried Thuiller, Paola Laiolo, Roger Prodon, Anne Delestrade, pour le temps consacré à évaluer mon travail, et pour vos travaux, qui m'ont tous enrichi, chacun à leur manière.

Merci à mes petits poussins : Coline Marciau, Antoine (Lucky Luke) Herrera, Elodie Blanquet, Iris Nadeau, Clément Laurent, votre sérieux, votre envie, ont été communicatifs : j'ai fini ma thèse !

Un grand merci à Eric Sourp, Philippe Fontanilles, Linda Rieu, Richard Bonnet, Gilles Farny, Daniel Demontoux, Alain Morand, Anne Delestrade et Carole Birck, cette thèse vous doit beaucoup ! Un merci spécial à Philippe Fontanilles, mon ours du Parc National des Pyrénées, à Ludovic Imbertis et à Thomas Lebard pour leur hospitalité

Je tiens à remercier les 50 observateurs du réseau de suivi des oiseaux de montagne, dont la liste complète figure à la fin de ce manuscrit (p.205), pour les efforts accomplis, les chevilles sacrifiées pour la science, et les riches échanges lors de nos échanges sur le STOM. Ce projet vous est dû.

Merci à Ilhem Bentaïed, Anne Delestrade, Florent Mouillot, Véronique Arnal, Lorelei Guery et Simon Gascoin, Claire Pernollet pour leur aide précieuse dans ces travaux

Merci aux membres de l'école doctorale de l'EPHE, je pense à Marion Peresiecki, Laure Carreau, à Vincent Goossaert pour son accessibilité, et à Jean-Claude Denise, pour son éminente sympathie

Un grand merci à Francesco Bonadonna et son équipe (Aurélien, Sylvia, Gaïa), pour m'avoir motivé à reprendre les études en... 2010. Tout est à cause de vous !

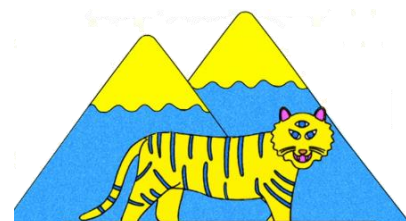
Merci à toute l'équipe BEV, à Philippe Geniez, s'il fallait un spécimen (holotypique) pour décrire l'espèce *Homo naturalistus* ce serait toi qui aurait le privilège d'être plongé dans l'alcool, avec ton « énormissime » gentillesse. Un grand merci à Jean-Yves Barnagaud, pour les discussions, et ton envie de partager, merci à Claude Miaud, Marc Cheylan, Claudine Mongelard, Stéphanie Manel, Olivier Duriez pour votre bonne humeur et bienveillance !

Merci les amis du CEFÉ, Coco et Popo, Menad, Thani roi des hibou, Sam Perret et son Papa, Charles, Thierry, Emilie, Ophélie, Jessica, Laetitia, Julie, Sebastia, les boulets, Roozbeh, Mohammad, Yves, Richard, Simon B. Manon, Jeremy, merci à Adrien Martineau et Lucas Mugnier pour leur aide ;)

Merci Soso, Bodouine, Rémi, Fabien, JC, Nono, Tim, et Simon mon martinage, Flo, Polo l'effeuilleur, Pako, Pépette ! Avec vous aujourd'hui c'est dimanche et demain aussi

Merci la famille ! Nabil, Athar et Hamoude. Merci Ahlam et Mounah car sans vous je n'aurais jamais pu terminer ce travail. Denise, pour les balades en forêt. Merci Danièle, la terre nourricière, Jean-François, merci Elsa, Mathieu, Gustave, Manu, Marion et Louise, Laurence, Chloé et Margot, Peïo et sa petite famille, Yves et Vio et tous les bretons. Merci à tous pour le soleil à l'intérieur, vous me manquez

Bariaa, mille merci pour la vie. Merci Léon, le petit lion, mon troisième œil, ma raison.



Introduction générale

1 Anthropocène et diversité biologique

Comprendre et anticiper les conséquences des changements globaux sur notre environnement est un enjeu majeur pour le XXIème siècle. Le concept de biosphère pose le cadre de la problématique : il définit la matrice dans laquelle les sociétés humaines se développent ainsi que l'ensemble des êtres vivants de notre planète (Pace 1997, Flanagan and Ehleringer 1998). Dans ce système clos qu'est la biosphère, les sociétés humaines profitent et dépendent de processus biologiques, qui assurent la satisfaction durable de l'ensemble des besoins vitaux de nos organismes (Smith et al. 2015, Cruz-Garcia et al. 2016), comme la filtration des eaux de surface, le renouvellement de la fertilité des sols, la pollinisation des cultures. Ces processus sont rassemblés sous le terme de services écosystémiques (voir les travaux de Costanza et al. 1997, 2017, Cruz-Garcia et al. 2016, qui ont chiffré économiquement ces services). Nos sociétés participent, elles aussi, à de nombreux processus biologiques, par des échanges de matière, par exemple en fournissant de la matière organique et du CO₂ aux plantes ou en modifiant la distribution des eaux de surface par des travaux d'irrigation. Depuis un demi-siècle environ, suite au développement important de la population humaine et aux changements majeurs des modes de vie, nos sociétés jouent un rôle si important dans plusieurs cycles biogéochimiques à l'échelle de la planète que l'empreinte de cette activité sera reconnaissable dans les futurs enregistrements sédimentaires (définition de l'anthropocène, Corlett 2015, Lewis and Maslin 2015, Figure 1). Ainsi par exemple, l'augmentation du taux de fixation du CO₂ par les plantes à l'échelle globale ne suffit pas à compenser les émissions humaines toujours croissantes liée à la consommation de pétrole, et ce gaz s'accumule rapidement dans l'atmosphère et plusieurs matériaux stratigraphiques (Figure 1 voir aussi Blasing 2016).

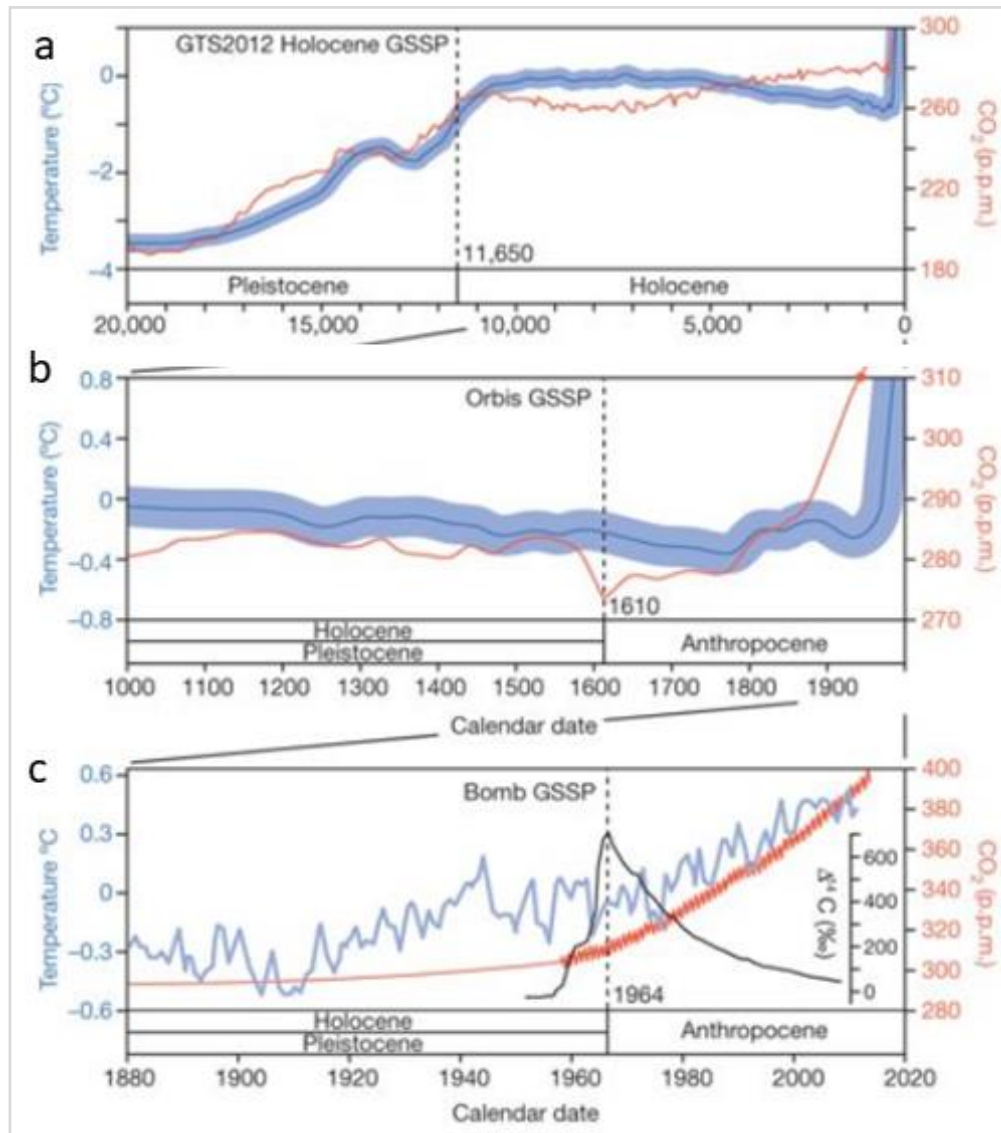


Figure 1: Modifiée à partir de Lewis et Maslin (2015). Définir le début de l'anthropocène nécessite la définition d'un évènement dans le matériel stratigraphique (GSSP), comme par exemple pour la transition Pleistocène/Holocène, pour laquelle un changement abrupt des taux de Deuterium dans les glaces du Groenland est admis comme marqueur (a) les auteurs illustrent ensuite deux marqueurs proposés pour l'anthropocène : Orbis, qui définit le début de l'anthropocène en 1610, date de la rencontre des peuples de l'ancien et du nouveau monde, période marquée par une chute nette des taux de CO₂ atmosphériques, mesurée dans les glaciers anciens (courbe rouge, b) ; Bomb, qui définit une transition en 1964, date marquée par un pic de radiocarbone 14 mesuré dans les cercles de croissance des arbres (courbe noire, c)

La biosphère s'est diversifiée au cours des temps géologiques par l'accumulation lente d'innovations produites par l'évolution des espèces (Darwin 1859, Sepkoski 1998, McShea and Brandon 2010). La sélection par l'environnement est un des moteurs majeurs de l'évolution, avec la sélection sexuelle, car elle favorise l'existence de formes de vies adaptées aux conditions particulières de leur environnement (Darwin 1859, 1871). Les changements globaux, en modifiant rapidement les pressions de sélection environnementales à l'échelle de la planète (Bosse et al. 2017), accélèrent le taux d'extinction des espèces (Pimm et al. 2006, Díaz et al. 2019). Ainsi 2% des mammifères et des oiseaux ont disparu depuis environ deux siècles avec une accélération des taux de disparition sur cette période (Figure 2, Ceballos et al. 2015). Mais les conséquences de ces changements ne se mesurent pas seulement à l'échelle des espèces. Dans leur étude, Ceballos et al. (2015) indiquent que pour le groupe des amphibiens¹ par exemple, 1 à 2% des espèces auraient disparu, mais plus de 40% des espèces auraient connu des baisses d'effectifs et des disparitions locales de populations. A l'échelle d'un espace géographique donné, la disparition ou la baisse d'effectifs de certains taxons remet fortement en cause la pérennité de services écosystémiques impliqués dans nos productions agricoles, en témoignent par exemple les importations massives de ruches aux Etats-Unis devenues indispensables à la pollinisation des cultures suite à une extrême homogénéisation de paysages agricoles (disparition des pollinisateurs sauvages, Oldroyd 2007). Face à l'homogénéisation généralisée de la biosphère (Purvis and Hector 2000, Dalby 2007), et pour que nos choix collectifs se fassent en toute connaissance des enjeux de conservation de la biodiversité pour nos sociétés (*e.g.* Morgera 2018), la diversité biologique devrait donc être considérée avec attention, comme assurance de l'accomplissement des services écosystémiques qui nous sont vitaux et indispensables, comme une ressource technologique (médecine, génétique, bio

¹ N.B : 12% des espèces de ce groupe n'ont pas été évaluées par manque d'information.

mimétisme), et éventuellement comme un patrimoine ayant une valeur intrinsèque (il s'agit cependant d'une dimension morale plus difficilement consensuelle en pratique).

Dans l'objectif général de préserver le renouvellement des ressources vivantes de notre planète, anticiper les changements environnementaux permet de mieux prioriser les actions (McMahon et al. 2011, Hooper et al. 2012, Purves et al. 2013, Petchey et al. 2015). Emettre des prédictions sur l'évolution de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes implique une compréhension des mécanismes évolutifs et écologiques expliquant la répartition des espèces à différentes échelles d'espace et de temps (Houlahan et al. 2017), un défi scientifique de taille au regard de notre connaissance incomplète des différentes facettes de l'objet d'étude, des gènes aux interactions des communautés (Hortal et al. 2015).

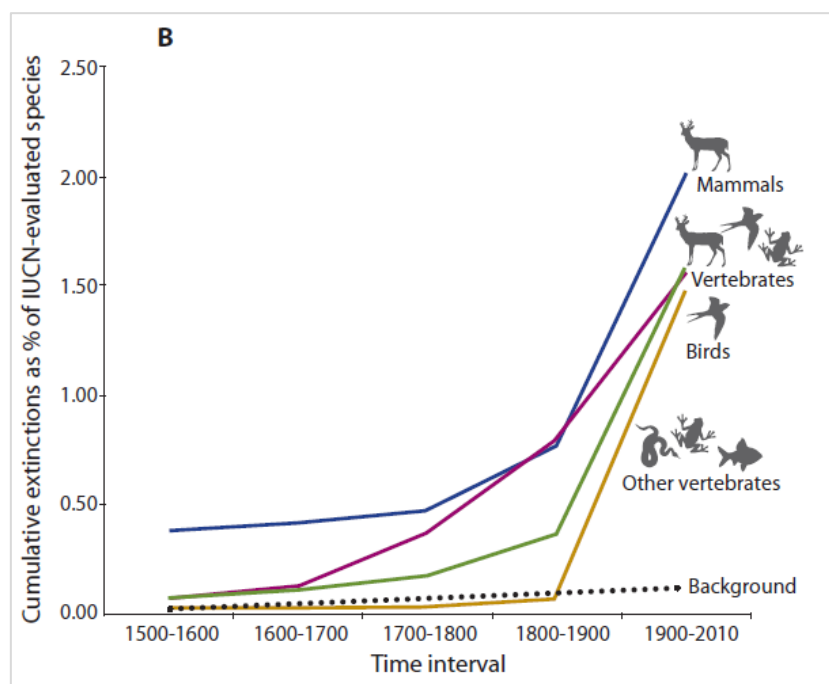


Figure 2: Extrait de (Hortal et al. 2015). Pourcentages d'espèces éteintes dans la nature depuis la fin du moyen-âge, comparé à un taux d'extinction attendu (background, ligne pointillée) pour différents groupes de vertébrés, au regard des taux d'extinctions moyens mesurés dans les enregistrements sédimentaires à l'échelle des temps géologiques. Pour les mammifères et les oiseaux, 100% des espèces ont pu être évaluées (5513 et 10425 espèces respectivement). Pour les trois autres groupes : les poissons, les reptiles, et les amphibiens, les pourcentages d'espèces évaluées sont plus faibles du fait d'un manque de connaissances : 38% (12457), 44% (4414) et 6414 (88%) respectivement.

2 Le concept de niche écologique

En théorisant les mécanismes à l'origine des patrons de distribution de la diversité biologique, les domaines de la biogéographie et de l'écologie évolutive ont fourni un contexte théorique pour penser et étudier l'effet des changements globaux sur la répartition des espèces.

La notion de niche écologique est progressivement apparue dans la littérature scientifique au début du vingtième siècle et notamment dans les travaux de Grinnell (Grinnell 1917a, 1917b). Hutchinson (1957) est cependant le premier à avoir clairement défini la niche écologique comme un attribut quantitatif des espèces et pas comme un simple espace géographique occupé par celles-ci. Il définit la niche écologique fondamentale d'une espèce comme un espace multidimensionnel (un hyper volume à n dimensions écologiques), dans lequel le taux de croissance des populations, r , est positif (Hutchinson 1957) (Figure 3). Les axes ou les dimensions du volume de la niche écologique sont composés de variables environnementales, parfois appelées ressources, qui ont une influence sur la démographie des espèces (fécondité, mortalité, etc.). Hutchinson distingue de cette niche fondamentale théorique la niche réalisée, qui définit l'espace environnemental effectivement occupé par l'espèce à un instant t .

La niche réalisée est presque toujours schématiquement représentée comme un espace environnemental plus petit, contenu dans la niche fondamentale ce qui repose sur une hypothèse émise par Hutchinson. En effet, pour Hutchinson, le concept de niche servait essentiellement à tester le rôle de la compétition interspécifique dans la distribution des espèces (Pocheville 2015). Ainsi, il expliquait la différence entre la niche fondamentale et la niche réalisée par la présence d'espèces compétitrices contraignant la seconde, ce qui permettait d'expliquer des observations encore considérées comme remarquables aujourd'hui, comme le changement de marges de la niche climatique d'une espèce lors d'une invasion biologique (Broennimann et al. 2007), ou l'observation de niches plus larges chez les espèces insulaires, ou en montagne, que

chez les espèces continentales, ou de plaine, du fait de l'absence de compétiteurs (McCormack and Smith 2008, Bolnick et al. 2010). Cette propriété de la niche de Hutchinson a été raffinée à plusieurs reprises pour prendre en compte les limites évidentes de cette conception dichotomique des interactions spécifiques (e.g. Chase and Leibold 2003), et des études empiriques ont démontré que certaines interactions peuvent aboutir à des niches réalisées en dehors de la niche fondamentale d'une espèce (Soberon and Arroyo-Peña 2017). De plus, une grande partie des espèces n'occupent pas tous les espaces permis par leur anatomie ou leur physiologie, tout simplement car elles n'ont pas les moyens physiques qui leur permettraient de traverser les habitats hostiles qui les séparent (les océans pour une espèce terrestre, par exemple).

3 Prédiction générale de la théorie de la niche écologique

De par son aspect synthétique et simple, le concept de niche écologique des espèces est particulièrement intéressant pour étudier la relation d'une espèce à son environnement. Dans le contexte de l'étude de l'effet des changements globaux sur la distribution des espèces, la théorie de la niche de Hutchinson permet d'émettre une prédiction claire sur la réponse générale des espèces à des changements environnementaux simples ou multiples (Pocheville 2015). Sous l'effet d'un forçage climatique par exemple, les sites où une espèce est présente vont se décaler sur l'axe de la niche environnementale qui synthétise les contraintes climatiques qui permettent la réalisation du cycle biologique de l'espèce. De par son lien fondamental avec la démographie (Pulliam 2000, Schurr et al. 2012a), la théorie de la niche écologique permet de faire l'hypothèse de façon probabiliste que le taux de croissance des espèces est maximal dans l'espace environnemental qui est le plus éloigné de l'ensemble des limites de la niche (là où $r=0$, voir par exemple Sibly and Hone, 2002). Ce décalage des sites sur un axe de la niche de

l'espèce aura donc pour conséquence de décaler dans l'espace les taux de croissance des populations selon les contraintes climatiques des sites qu'elles occupent. Ces prédictions peuvent être testées à diverses échelles d'étude, de la dynamique locale des populations à l'étude des distributions d'espèces. A l'échelle de la répartition spatiale d'une espèce par exemple, les populations de cette espèce occupant des sites dont les conditions environnementales ne sont plus dans sa niche fondamentale, sous l'effet du « décalage climatique », ne peuvent théoriquement pas se maintenir (taux de croissance local négatif conduisant inévitablement à une extinction locale), on parle d'une situation de « dette d'extinction » pour ces populations (Tilman et al. 1994). La disparition des populations en situation de dette d'extinction est prédite dans un temps plus ou moins long sous l'effet de contraintes directement ou indirectement liées au climat. A l'autre bout de l'axe climatique, d'autres sites auparavant défavorables entrent dans la gamme des sites où une population de l'espèce pourrait connaître un taux de croissance positif, et peuvent donc être colonisés dans un temps plus ou moins long selon différentes contraintes (accessibilité notamment, en lien avec les capacités de dispersion de l'espèce).

Le réchauffement climatique global observé depuis le début de l'anthropocène a permis de tester ces prédictions issues de la théorie de la niche. De manière générale, les études empiriques ont largement vérifié ces prédictions en observant une tendance des espèces à se déplacer vers les pôles et vers les sommets durant ces dernières décennies (Parmesan and Yohe 2003, Chen et al. 2011, Devictor et al. 2012, Felde et al. 2012, Lindström et al. 2013, Gaüzère et al. 2015). Il existe cependant de forts écarts entre les changements observés et ceux prédits (Grytnes et al. 2014, Nadeau and Urban 2019, Nice et al. 2019), sur lesquels je reviendrais dans le cas particulier des transferts altitudinaux des distributions d'espèces.

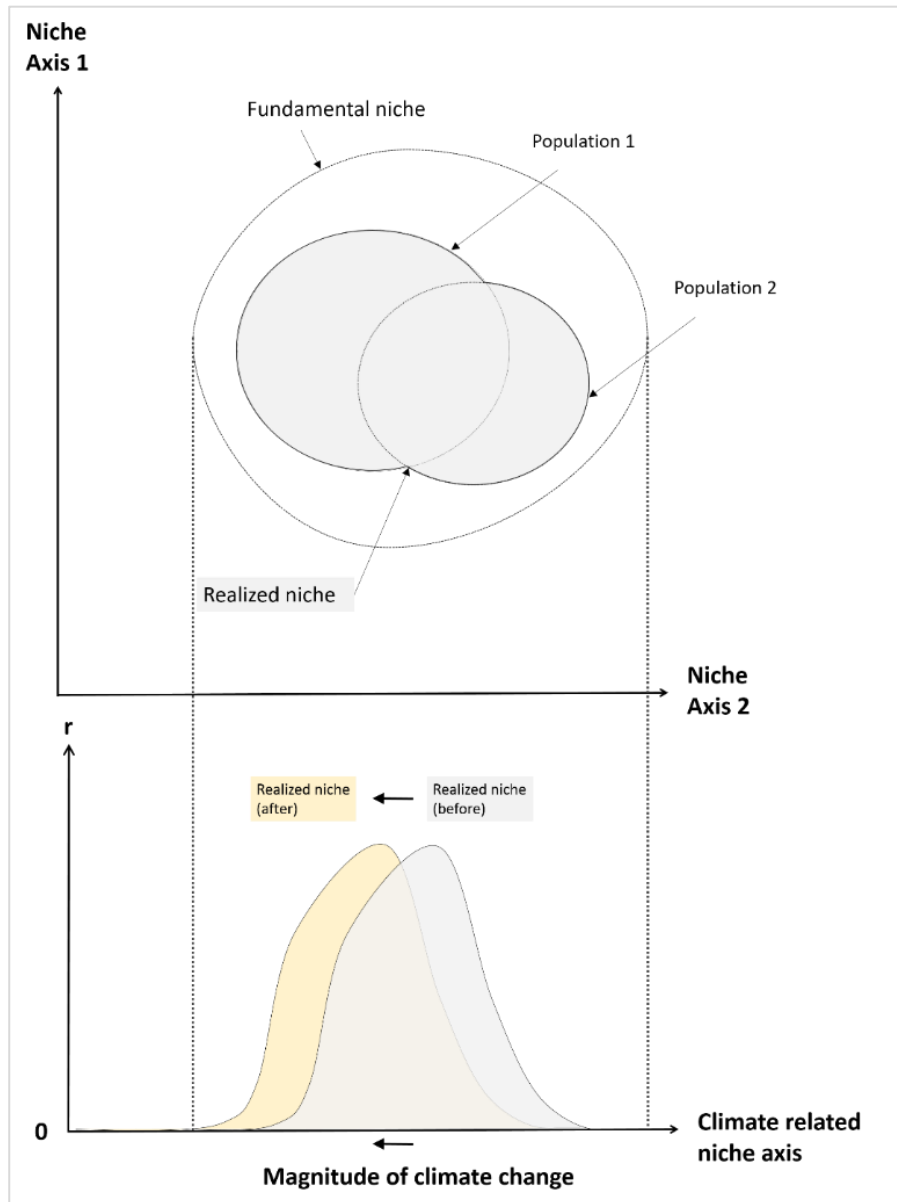


Figure 3: La niche théorique, la niche réalisée (en haut), et exemple des conséquences d'une prédiction simple sur la répartition des taux de croissance des populations d'une espèce sur un axe environnemental exposé à un changement (bas)

4 Prédire les effets des changements globaux sur la biodiversité ?

Certaines de nos activités influent particulièrement sur la biosphère et sa diversité biologique: De nombreux habitats forestiers et zones humides sont remplacés par des habitats exploités à des fins vivrières (Marlon et al. 2008). La consommation de matières premières entraîne un prélèvement direct et non durable dans de nombreuses populations animales ou végétales (Brook et al. 2008). L'intensification et la mécanisation des échanges commerciaux permettent à certaines espèces d'accéder à de nouveaux territoires, entraînant des invasions biologiques (Simberloff et al. 2013). L'utilisation massive des énergies fossiles provoque une augmentation de la concentration atmosphérique de gaz à effets de serre et un réchauffement global du climat. L'ensemble de ces pressions, et leurs synergies (Brook et al. 2008), en modifiant les conditions environnementales, affectent fortement la biosphère et la biodiversité. Ces modifications environnementales impactent la biosphère par des mécanismes très différents : les deux premières pressions (transformation des habitats et prélèvements) influent directement sur les populations en modifiant le nombre d'individus reproducteurs et la capacité de charge des écosystèmes. Comprendre les effets du prélèvement et des changements d'habitats implique des mécanismes de biologie des populations connus (capacité de charge, taux de croissance des populations, voir par exemple Gamelon et al. 2011, Carpenter et al. 2015), et leurs impacts peuvent être évalués avec une précision assez satisfaisante à partir d'estimations des paramètres démographiques des espèces (Gimenez et al. 2014). C'est ce qui est fait par exemple pour les populations sauvages soumises à de forts prélèvements notamment chez les anatidés (Ringelman and Williams 2018, voir Kindsvater et al. 2018 pour une approche générale quand les paramètres démographiques manquent pour les espèces ou populations étudiées). Les changements climatiques et les introductions d'espèces impliquent des mécanismes influant sur les populations de manière bien plus complexe et indirecte, comme des changements de phénologie et de répartitions, induisant de nouvelles interactions biotiques et des réactions en

chaîne dans les communautés. Les mécanismes étant plus complexes, les effets de ces changements sont souvent plus difficilement identifiables et prédictibles. La prédiction des effets des futurs changements de climat et des introductions d'espèces comprend donc beaucoup d'incertitudes (Brook et al. 2008, Thuiller et al. 2019).

Les changements climatiques ont joué pour le moment un rôle minime dans les disparitions d'espèces au XX^{ème} siècle (Ceballos et al. 2015), qui sont essentiellement expliquées par la transformations d'habitats complexes (forêts, zones humides), en zones agricoles (McWilliam et al. 1993, Loehle and Li 1996), et par des introductions d'espèces en milieux insulaires (Jones et al. 2016). Les prédictions pour le XXI^{ème} siècle laissent cependant présager une toute autre ampleur des conséquences des changements climatique : le réchauffement s'intensifie avec des prédictions de réchauffement moyen de 1.5 à 6.5 degrés pour l'horizon 2080 (Stocker et al. 2013a), ce qui induirait de forts décalages dans les distributions de certaines espèces. Les populations d'espèces qui ne peuvent s'adapter *in situ* à ces changements de températures devront se déplacer et seront alors susceptibles de rencontrer différentes problématiques : l'absence de sites présentant des conditions permettant la croissance des populations (espèces polaires et alpines, espèces très spécialisées), ou l'impossibilité physique pour les populations de rejoindre ces sites. Prédire les impacts des changements globaux sur la biosphère et la biodiversité est capital pour tenter de prendre les décisions les plus stratégiques dans l'utilisation des fonds dédiés à la conservation des écosystèmes et des services écosystémiques (Possingham et al. 2000, Pollock et al. 2017). Logiquement, de nombreuses études ont tenté d'évaluer les conséquences pour la biodiversité de tels changements de climat en synergie avec les autres facteurs des changements globaux comme les changements d'habitats. Ces études prédictives se basent sur la théorie de la niche pour émettre des prédictions sur la répartition future des espèces (Sala et al. 2000, Parmesan and Yohe 2003, Brook et al. 2008, Thuiller et al. 2011).

Comme toute théorie générale, la théorie de la niche est cependant assez peu adaptée à la production de prédictions précises et contextualisées. Or l'étude de la répartition des espèces est une science très contextualisée, caractérisée par la non reproductibilité au sens strict des objets d'étude puisqu'ils s'inscrivent dans un temps, un espace, un environnement, et un contexte phylogénétique spécifique (McGill et al. 2015, McGill 2019). L'étude de la niche des espèces appartient donc aux sciences contingentes, comme l'histoire et les sciences humaines. Dans sa définition, Hutchinson énonce clairement que la niche fondamentale d'une espèce est par définition inconnue. Ainsi, la prédiction de changements de répartitions sur la base de la niche de Hutchinson est par définition impossible puisque l'observation ne fournit des informations complètes que sur la niche réalisée, qui est en tout point inscrite dans un contexte. Impossible donc de prévoir pour une espèce ce qui n'est pas dans la gamme de variation que fournissent les observations selon cette approche. Les études qui prédisent l'évolution de la diversité des espèces à l'échelle mondiale face aux changements globaux se basent donc sur plusieurs hypothèses restrictives afin de pouvoir faire des prédictions explicites : 1) la différence entre niche climatique réalisée et théorique est négligeable 2) la niche observée est « à l'équilibre » au temps de l'étude, c'est-à-dire qu'une espèce occupe l'ensemble de sa niche climatique (accessible) au moment de l'étude. Pour réaliser des prédictions, ces études estiment donc les conséquences spatiales de forçages climatiques, en estimant au moins la niche climatique ou thermique des espèces (voir Gvoždík 2018) à partir d'observations actuelles de la niche réalisée. Les capacités de dispersion des espèces sont également prises en compte pour déterminer si elles peuvent se déplacer de leur répartition actuelle à leur espace favorable futur, ce qui permet finalement d'obtenir des estimations d'évolution des aires de répartition (Lambers 2015, Urban 2015). D'après ces études, 8 à 54% des espèces risquent d'être menacées d'extinction dans le siècle à venir du fait des changements du climat. Selon ces prédictions, les changements climatiques à venir pourraient donc être à l'origine d'une crise d'extinction

majeure de la biodiversité, d'une amplitude comparable à celle d'évènements très rares dans l'histoire de la terre d'après l'histoire reconstituée à partir de l'étude des séries géologiques (Courtilot and Gaudemer 1996).

5 Limites et développements de la théorie de la niche

La prédiction générale de décalage spatial dans la distribution des espèces que l'on peut émettre dans le cadre de la théorie de la niche se vérifie empiriquement et à large échelle (Gibson-Reinemer et al. 2015, Freeman et al. 2018). Cependant, de nombreuses études empiriques plus locales font part de forts écarts entre la prédiction générale et les patrons observés, que ce soit à l'échelle des populations (Cayuela et al. 2016, Nice et al. 2019) ou des communautés (Pounds et al. 1999, Grytnes et al. 2014). En effet, si l'observation des réponses des espèces se fait nécessairement par des études à large échelle géographiques ou phylogénétiques, à l'échelle des populations des mécanismes fins jouent un grand rôle dans la réponse du vivant aux changements globaux : **Les interactions biotiques** jouent sur les assemblages d'espèces à l'échelle des communautés (Diamond 1975), sur la répartition des espèces, ou le partitionnement temporel des communautés, comme l'avaient déjà observé Darwin, Grinnell, et Hutchinson. Des **mécanismes d'adaptations**, qu'ils soient phénologiques, comportementaux (Aplin et al. 2015), physiologiques, ou génétiques (Bosse et al. 2017) génèrent aussi une forte hétérogénéité dans la réponse intra et interspécifique aux changements de conditions environnementales locales. Adaptations et interactions biotiques peuvent donc générer des patrons parfois très divergents de l'hypothèse de décalage des répartitions à plusieurs échelles (Wisz et al. 2013, Gibson-Reinemer et al. 2015), allant jusqu'à générer des patrons diamétralement opposés aux prédictions générales (Suttle et al. 2007). Une étude récente de Nice et al. (2019) dont est extraite la Figure 4, illustre cette complexité à l'échelle

intra-spécifique : en caractérisant la réponse de populations de papillons à diverses variables environnementales liées au climat et sur différents sites, ces auteurs démontrent que des populations d'espèces similaires peuvent répondre très différemment à l'évolution de même variables climatiques selon les contextes écologiques, ce qui peut par exemple s'expliquer par des contrastes locaux dans les variables environnementales limitantes pour les populations (voir aussi e.g. McGill 2019).

Ainsi de nombreuses études alertent sur les simplifications réalisées dans les études prédictives (Essl et al. 2015, Gvoždík 2018, Sofaer et al. 2018). Les hypothèses restrictives sur lesquelles reposent les modèles prédictifs ne peuvent en effet mener qu'à surestimer l'effet du climat sur la répartition des espèces (Essl et al. 2015). En utilisant une approche à très large échelle négligeant les mécanismes explicatifs des patrons de distribution actuels des espèces, qui peuvent être très indirectement liés au climat, Sofaer et al. (2018) démontrent que ces prédictions peuvent mener à des priorisations contreproductives pour la conservation de la biodiversité, en sous-estimant les processus de résilience de certains systèmes écologiques à plusieurs échelles. Afin de compléter ce tableau, je présenterai dans les parties suivantes deux mécanismes particulièrement importants qui peuvent être à l'origine de variations très importantes dans les réponses des systèmes écologiques aux globaux et plus particulièrement aux changements de climat.

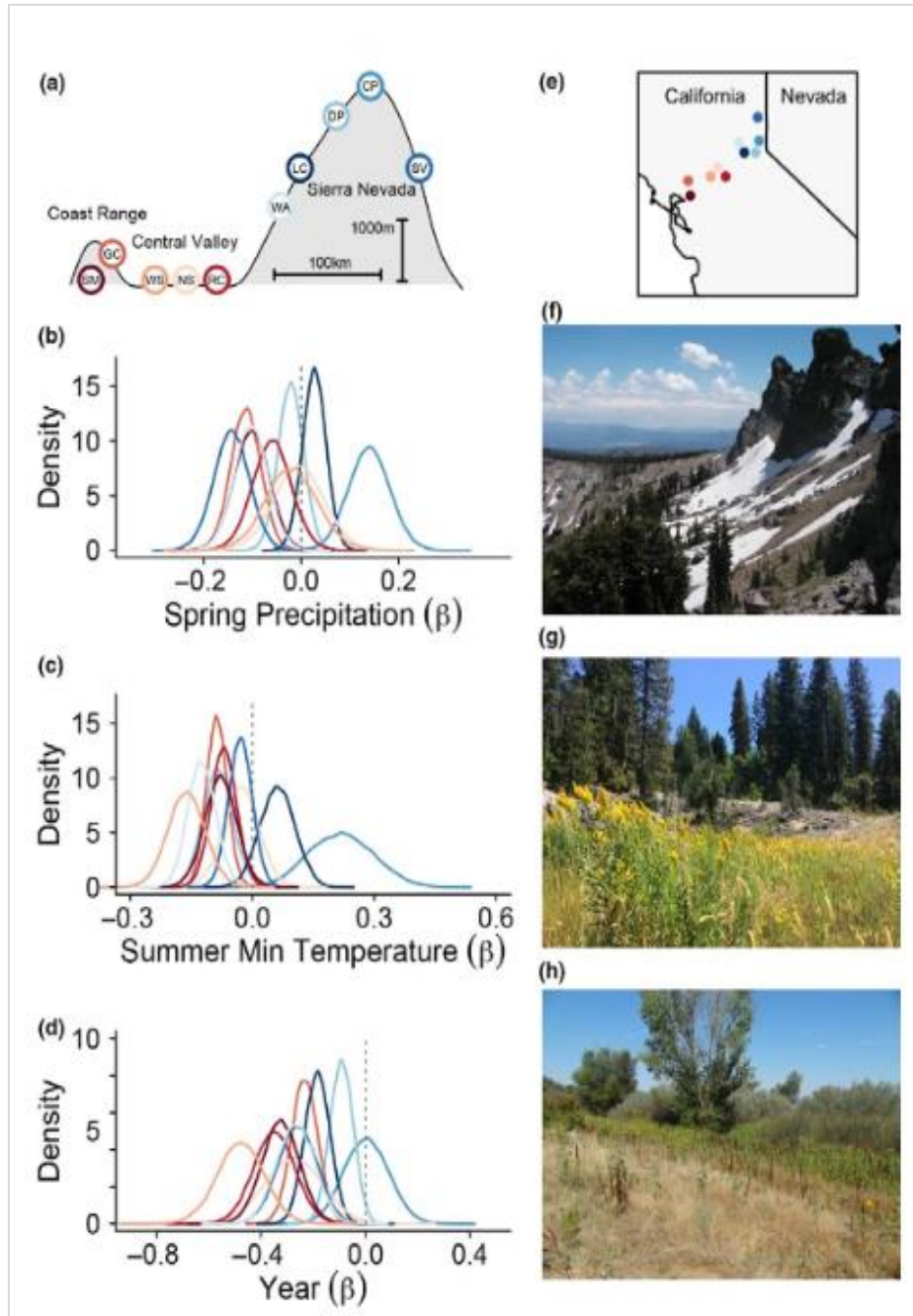


Figure 4: Extrait de Nice (2019). Illustration de la variabilité des réponses de populations d'une même espèce aux variables météorologiques (b et c), et conséquence sur la tendance de ces populations (d).

5.1 Niche écologique et métapopulations

Dans une étude récente sur le Puffin de Scopoli, *Calonectris diomedea*, Tavecchia et al. (2016) ont démontré que si une population peut montrer un lien effectif entre paramètres vitaux (survie, reproduction) et variables météorologiques (température, précipitations, ou proxys comme l'oscillation nords atlantique), la croissance de cette population peut être découplée de ces variables du fait de phénomènes de dispersion entre populations. L'effet du climat, qui est une moyenne des conditions météorologiques sur de longues périodes de temps, peut donc être minime dans la dynamique d'une métapopulation (Hanski 1998, voir pour un exemple Lieury et al. 2016) même si les conditions météorologiques impactent les individus. Il peut donc être indispensable de prendre en compte les mécanismes régissant le fonctionnement des métapopulations (dispersion, populations puits et sources Pulliam 1988, Hanski 1998) pour tester des hypothèses liées au principe de la niche écologique des espèces (Pearman et al. 2008, Schurr et al. 2012b, Kerr et al. 2015, Yackulic et al. 2015), car la répartition spatiale d'une population peut être en situation de décalage avec les dimensions environnementales de sa niche écologique.

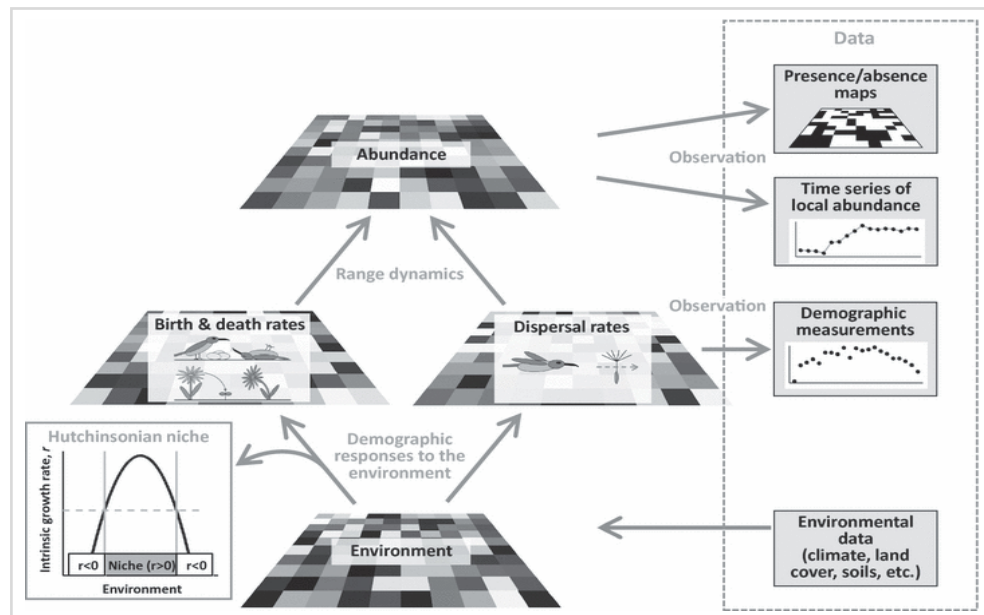


Figure 5: extrait de (Schurr et al. 2012a) : lien entre niche écologique et dynamique de répartition intégrant le fonctionnement des métapopulations (dispersion, colonisation, extinction)

5.2 Niche écologique des espèces et évolution à court terme

En définissant la niche fondamentale comme invariante sur le temps court (quelques générations), Hutchinson considérait cette niche comme le fruit d'un mécanisme évolutif mais ne considérait pas que ces mécanismes pouvaient permettre l'évolution de la niche d'une espèce à l'échelle de quelques générations. Selon ce principe, les espèces pouvaient adapter leur phénologie ou leur comportement, mais des adaptations assez fortes pour modifier la niche théorique des espèces devaient nécessairement se dérouler sur de très nombreuses générations (c'est le conservatisme de niche, voir par exemple Da Mata et al. 2010). Cependant la description de mécanismes évolutifs rapides s'est largement développée ces dernières décennies (Reznick et al. 2019), appuyée par des observations empiriques comme par exemple la dynamique des espèces invasives. Par l'effet du hasard et de l'isolement, lorsqu'un petit groupe d'individus colonise un espace, les fréquences alléliques de certains gènes peuvent varier très significativement dans la population après quelques générations. Cet effet fondateur (décrit par exemple dans Levin 1974) peut faire varier fortement la fréquences des phénotypes au sein de populations d'une même espèce. Des espèces introduites depuis quelques générations dans un nouvel environnement peuvent ainsi se développer dans des niches très différentes de leur niche « initiale », après un évènement fondateur et/ou par l'effet d'autres mécanismes évolutifs liés à des changements de contraintes (Broennimann et al. 2007, Da Mata et al. 2010).

L'évolution récente la plus significative de la théorie de la niche dans le cadre de l'étude de la répartition des espèces définit une « dynamique de niche » (voir notamment la revue de Pearman et al. 2008), qui intègre les mécanismes adaptatifs rapides comme l'effet fondateur, ou la possibilité pour des populations de s'adapter rapidement à des changements de contraintes en faisant appel à des ressources génétiques (Nadeau and Urban 2019). En négligeant cette capacité d'adaptation, les études prédictives surestiment donc l'effet des changements de température sur la répartition des espèces (Sofaer et al. 2018).

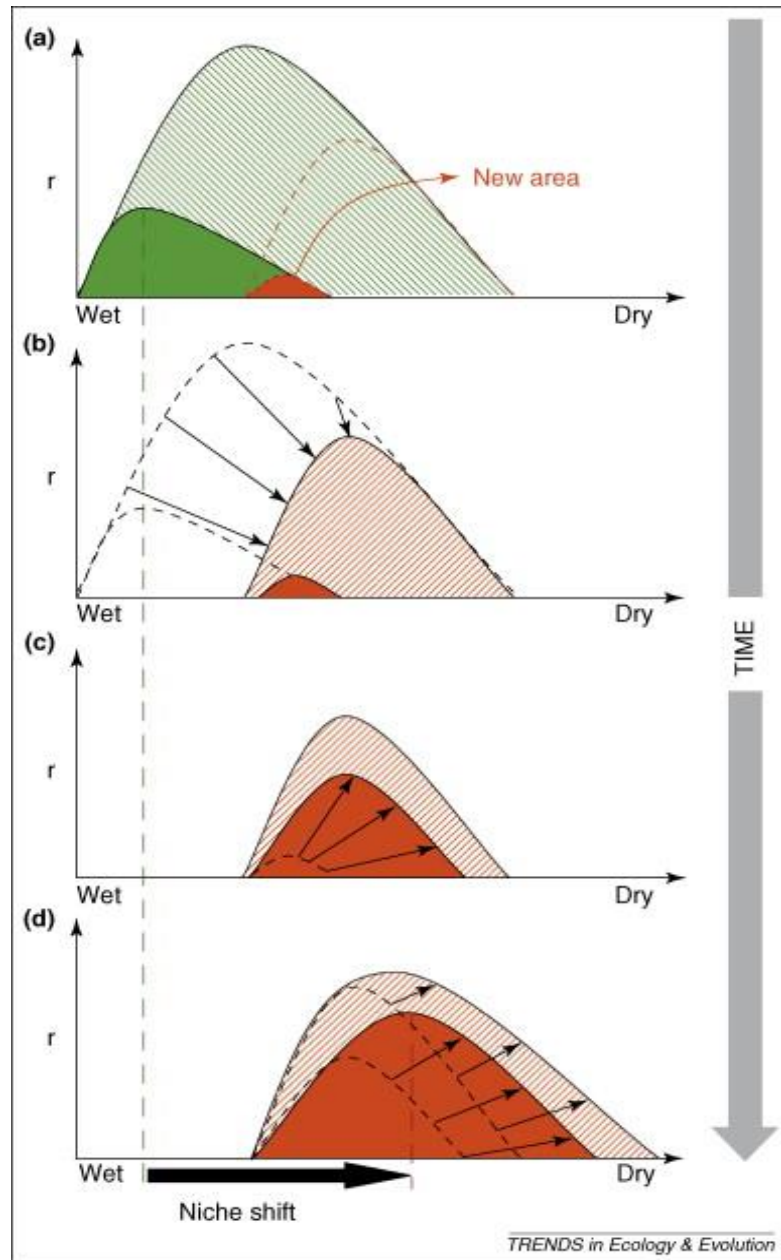


Figure 6: Extrait de Pearman et al 2015. Evolution de la niche réalisée et de la niche fondamentale d'une population

6 Tests empiriques, généralisations et sciences participatives

Deux types d'approches existent pour faire face à la complexité des mécanismes impliqués dans la réponse des systèmes biologiques aux changements globaux. L'approche réductionniste consiste à étudier de petites parties d'un système pour tenter de mieux en comprendre son fonctionnement global, une fois pris en compte les mécanismes majeurs à l'échelle étudiée, et leurs interactions. Les limites de cette approche résident essentiellement dans 1) la difficulté à extrapoler ces mécanismes fins à une échelle plus large du fait de phénomènes de contingences, 2) la grande complexité des interactions multiples et le manque de données adaptées pour la prendre en compte. La seconde approche consiste à caractériser certains patrons d'organisation à large échelle de temps, d'espace et/ou de phylogénie. Cette approche fonde les principes de la macroécologie dont le principe est d'aborder la complexité « par le haut », en évitant la contingence des plus fines échelles spatiales (Jetz et al. 2007, Algar et al. 2009, Lavergne et al. 2010, Braga et al. 2018, Kindsvater et al. 2018, McGill 2019). Cette approche présente la limite déjà évoquée de ne pas toujours pouvoir identifier les mécanismes à l'origine des patrons observés.

De nombreux auteurs, utilisant l'une ou l'autre de ces approches, se rejoignent pour pointer un autre verrou qui est le manque de données adaptées à la compréhension de systèmes complexes en écologie notamment par manque de systèmes d'observations standardisés et conduits à large échelle (Araújo et al. 2005, Pereira and David Cooper 2006, Lavergne et al. 2010, McMahon et al. 2011, Hortal et al. 2015, Urban et al. 2016, Kindsvater et al. 2018, Conde et al. 2019). En effet, Albert et al. (2010) ont démontré dans un contexte multivarié, que la similarité entre l'estimation de la réponse d'une espèce ou d'une communauté à un changement environnemental, et leur réponse réelle (simulée pour les besoins de l'étude citée) sera dépendante du plan d'échantillonnage utilisé (aléatoire, systématique sur les deux variables,

proportionnel à l'abondance attendue des espèces sur ces deux gradients, etc.). Hors la plupart des études en macroécologie reposent sur la mise « bout-à-bout » de données récoltées selon des plans d'échantillonnage très différents (dont une bonne partie de façon opportuniste donc sans plan d'échantillonnage). L'utilisation de ces données hétérogènes peut générer des biais dans les réponses estimées, liés à la répartition des échantillons dans l'espace, le temps et les différents contextes écologiques. Le traitement de ces biais d'échantillonnage à large échelle génère de fortes incertitudes (voir par exemple Sofaer and Jarnevich 2017).

Les systèmes de sciences participatives sont progressivement apparus dans les années 80 et se développent rapidement, grâce au développement d'outils numériques de localisation et d'échanges de données (Silvertown 2009). Ces dispositifs reposent la plupart du temps sur des standards assez simples pour impliquer un grand nombre de citoyens dans la collecte d'informations. Le but est souvent de diffuser des connaissances, et de répondre au besoin de renseigner la dimension spatiale, à large échelle, de l'évolution des systèmes biologiques. Ces systèmes ont fait leurs preuves pour renseigner l'évolution de communautés et populations en réponse à des contraintes d'origine humaine : pratiques agricoles (Voříšek et al. 2010, Hallmann et al. 2014), changements de phénologie face aux changements climatiques (Newson et al. 2016, Prodon et al. 2017), tendances démographiques et changements de distributions (Jiguet et al. 2007, Devictor et al. 2012). La distribution actuelle des protocoles de sciences participatives est cependant fortement corrélée aux bassins démographiques, et au niveau de développement économique des différentes nations (Boakes et al. 2010). Ces systèmes d'observation, qui sont les plus à même de renseigner les patrons d'évolution à large échelle de la biodiversité, fournissent donc une information sur des contextes écologiques particuliers, plutôt proches des grandes villes des pays riches. Pour prédire les réponses du vivant aux changements globaux, ne serait-ce que sur le court terme, la qualité, la diversité et la complémentarité d'observations empiriques rigoureuses sont centrales. Le développement des

sciences participatives dans d'autres contextes est un objectif important pour compléter les observations fournies et ainsi produire des informations sur l'évolution de la biodiversité à l'échelle du globe, dans des contextes écologiques variés (Boakes et al. 2010).

« Parce qu'il ne dispose que de données fabriquées par l'histoire et la géographie (...) il lui faut donc, à chaque nouveau problème, agencer le matériel préexistant pour en tirer des résultats nouveaux. » (Claude Lévi-Strauss, à propos de l'anthropologue).

7 Approche générale

Partant d'une étude des communautés pour tenter de comprendre des mécanismes plus fins, c'est une approche plutôt réductionniste, au sens de McGill (2019), que je vais présenter dans cette thèse. Dans ces travaux, je me suis focalisé sur l'étude de la communauté d'oiseaux vivant dans les milieux ouverts d'altitude. Dans le cadre de la mise en place d'un protocole de sciences participatives à large échelle spatio-temporelle, le suivi temporel des oiseaux de montagne (STOM), j'ai tenté de mieux comprendre certains mécanismes qui pouvaient lier la dynamique spatiotemporelle de ces populations aux changements globaux. Dans la partie suivante, je vais tout d'abord présenter pourquoi, de par sa simplicité, ce contexte d'étude est particulièrement adapté à l'étude des effets directs et indirects des changements climatiques sur la biodiversité et d'autres effets synergiques, comme l'usage des sols, ou certaines interactions biotiques.

8 les montagnes : des conditions d'observation remarquables pour étudier les effets des changements globaux sur le vivant

8.1 Définitions

Même si la définition de ce qu'est une montagne est une évidence pour le lecteur, une définition rigoureuse se heurte à la problématique des catégories imposées à des processus continus. Le mot « montagne » sera utilisé ici selon la définition qu'en fait le Global Mountain Biodiversity Assessment (GMBA) d'après l'étude de Körner et Paulsen, (2004). Cette définition se base sur un seuil de dénivellation minimale de 200 mètres sur une surface de 500mx500m (rugosité) pour définir ce que l'on peut considérer comme « une montagne » à cette échelle. Körner et al (2017) utilisent ce seuil pour définir l'étendue des massifs montagneux du monde en le recoupant avec des critères historiques et sociaux comme l'existence de noms différenciés ou non selon les massifs. Le résultat de cette catégorisation est disponible en ligne sur le site du GMBA (Figure 7). Cette définition a l'avantage de ne pas se baser sur l'altitude pour définir les montagnes (Körner 2007), ce qui permet par exemple aux reliefs des fjords norvégiens d'être considérés comme des montagnes de basses altitudes, et au plateau tibétain de ne pas être considéré comme une montagne, mais de faire partie d'un massif montagneux.

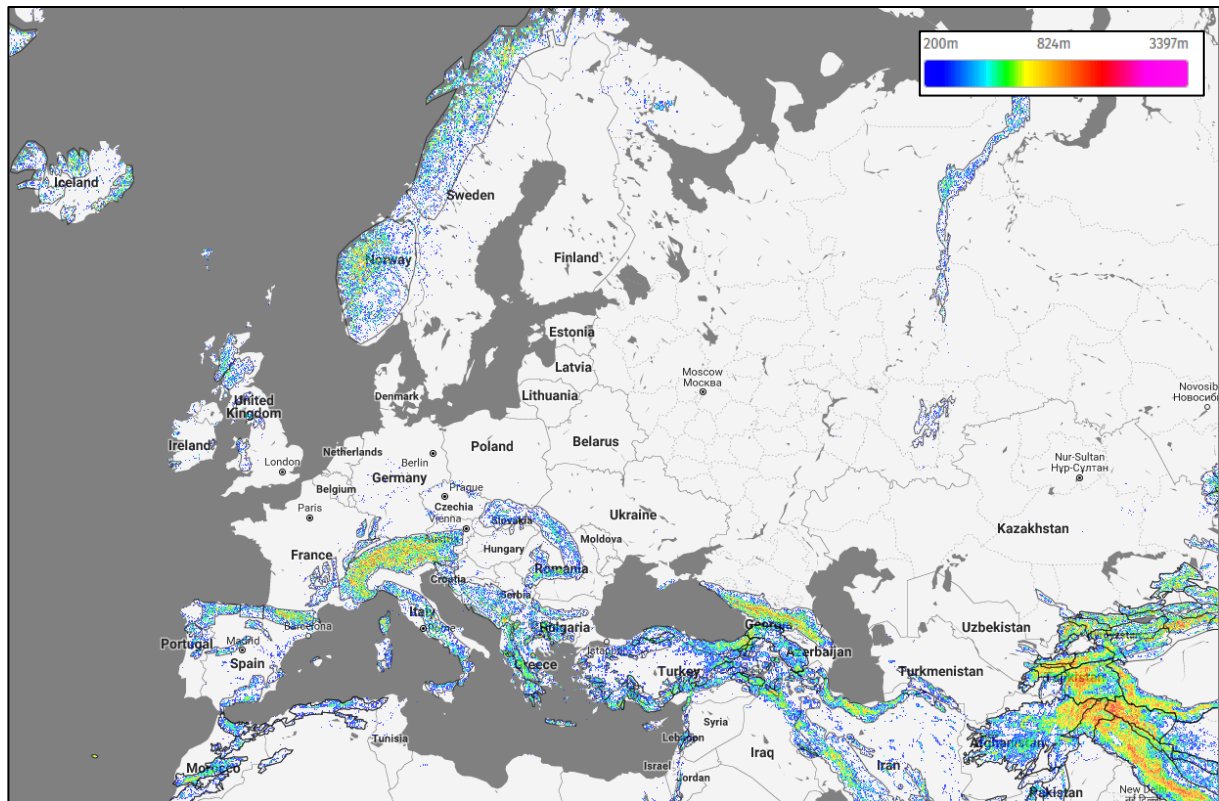


Figure 7: Extrait de <http://www.mountainbiodiversity.org/explore>. Définition des massifs montagneux de Reykjavik à New Delhi tels qu'ils sont identifiés par la méthode de Körner et Paulsen (2004), ici représentés par les limites en noir autour des massifs montagneux en couleurs. Le gris foncé définit les zones submergées, le gradient de couleurs définit la rugosité

8.2 Le gradient bioclimatique altitudinal concentre les mécanismes influençant la répartition des espèces

Les pentes fortes qui définissent les montagnes font varier le climat sur des espaces très réduits (Körner 2004) : La température de l'atmosphère se refroidit en moyenne de 5.5 degrés pour 1000 mètres de dénivelé positif (Barry 2008). Ce refroidissement est particulièrement sensible pendant la nuit par radiation de la température atmosphérique, alors que pendant la journée, la relation entre température et altitude est moins forte et non linéaire, notamment du fait de la forte radiation solaire sur les versants les plus exposés des territoires montagneux (Körner 2003). Ainsi en montagne, l'amplitude thermique journalière augmente avec l'altitude, tandis que l'amplitude saisonnière des variations de températures augmente avec la latitude, comme

en plaine. La combinaison de l'altitude, de la latitude et de l'exposition au soleil permet de définir des isothermes climatiques (une isotherme est une ligne qui, comme une courbe de niveau, relie les points ayant la même température moyenne). De manière générale, les températures froides sont un défi énergétique pour les espèces animales et végétales. Certains isothermes marquent de ce fait des transitions abruptes entre diverses communautés adaptées aux conditions de leur ceinture climatique (Körner 2004, Körner and Paulsen 2004, Körner et al. 2011, Hille and Cooper 2015, Laiolo and Obeso 2017). La plus importante de ces isothermes marque une limite théorique à la présence de ligneux supérieurs, c'est la limite entre le domaine montagnard (potentiellement arboré), et le domaine alpin (dénué d'arbres). Du fait de cet étagement des communautés, le turn-over d'espèces, qui est la différence entre la composition des communautés par unité de distance, est bien plus élevé sur le gradient altitudinal que sur le gradient latitudinal (voir par exemple Quintero and Jetz 2018). A l'exception d'espèces peu contraintes par ce gradient bioclimatique, et donc généralistes dans ce contexte (voir par exemple Barnagaud et al. 2011 sur la relativité de cette notion), cette forte contrainte altitudinale permet, dans la plupart des cas, de couvrir sur quelques centaines de mètres de terrain montagnard la distribution complète d'une population, de sa limite basse, ou limite « chaude » (Körner 2003, Hampe and Petit 2005) à sa limite haute, ou « froide » (Körner 2003).

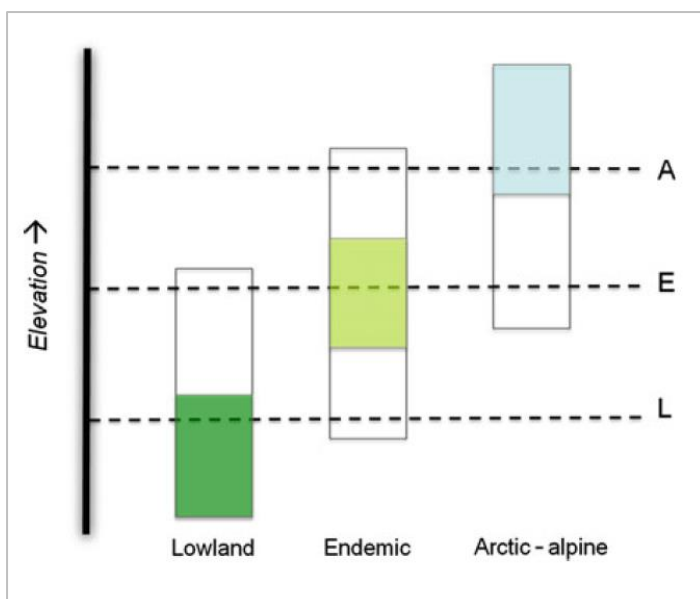


Figure 8: Extrait de Laiolo et Obeso, 2017. Répartition des espèces sur le gradient altitudinal selon trois catégories liées à leur origine biogéographique.

8.3 Extinctions et spéciation dans les massifs montagneux

Les espèces étant distribuées sur des espaces en moyenne plus petits en montagne qu'en plaine, notamment du fait de l'étagement des communautés, les extinctions locales y sont plus fréquentes (Körner 2004, Quintero and Jetz 2018). A plus large échelle, c'est l'inverse : lors des changements de climat, il est plus facile pour une espèce de se déplacer de quelques centaines de mètres pour atteindre sa niche écologique sur le gradient bioclimatique altitudinal, que de se déplacer sur des centaines de kilomètres pour traquer les mêmes conditions en plaine. De plus, la forte hétérogénéité du terrain en montagne favorise de façon générale la persistance de conditions favorables pour les espèces faisant face aux changements (Scherrer and Körner 2010, Nice et al. 2019). Ainsi un taux d'extinction d'espèces régional moins important est observé dans les régions comprenant des massifs montagneux (Wright et al. 1993, Birks and Willis 2008, Quintero and Jetz 2018, Carcaillet and Blarquez 2019). Dans les zones tempérées, les espèces qui se maintiennent dans l'espace géographique d'un massif montagneux lors des deux opposés climatiques glaciaires-interglaciaires peuvent se diversifier et diverger des populations d'origine en s'isolant géographiquement ou écologiquement des populations d'origine par exemple sous l'effet des contraintes environnementales particulières qui règnent en montagne (Steinbauer et al. 2016), ou d'un isolement lié à la topographie. Ce phénomène est à l'origine du taux d'endémisme plus important observé dans les massifs montagneux (Steinbauer et al. 2016), d'autant plus important sous les tropiques que les conditions climatiques sont moins sensibles aux cycles de glaciation. D'après l'étude de Quintero et Jetz (2018), la diversification locale des oiseaux serait plus intense dans les milieux montagneux, mais la richesse spécifique ne suit pas ce patron de diversification du fait d'un taux d'extinction locale également plus important.

Pendant les périodes chaudes comme celle que nous vivons actuellement, les montagnes sont peuplées dans l'ordre d'apparition/disparition sur le gradient altitudinal par des espèces de

plaine, par des espèces spécialistes du contexte montagnard ou endémiques, et par des espèces dites arctique-alpines, spécialistes des climats froids mais non endémiques car exposées aux extinctions locales pendant les périodes chaudes et/ou toujours connectées génétiquement à d'autres populations par des échanges actuels ou sur des pas de temps plus importants comme les cycles glaciaires/interglaciaires (Figure 8, voir Dirnböck et al. 2011, Dullinger et al. 2012, Laiolo and Obeso 2017).

Une autre contrainte majeure pour la biodiversité des massifs montagneux est la fragmentation locale des grands types d'habitats par des processus géologiques liés à l'érosion, qui augmente avec l'altitude. On s'attend à ce que les espèces arctiques-alpines, les plus hautes sur le gradient altitudinal, soient les plus exposées à cette fragmentation, et s'y soient adaptées pour éviter les disparitions locales. Cependant, le réchauffement climatique, en décalant les isothermes vers le haut, pourrait « pousser » ces espèces à se décaler en altitude vers des territoires toujours plus fragmentés. Ceci pourrait dans les décennies à venir exposer certaines espèces arctiques-alpines, voir endémiques, aux extinctions locales, et permettre à certaines espèces des plaines de coloniser de nouveaux espaces en altitude (Dirnböck et al. 2011, Dullinger et al. 2012, Smith et al. 2013, Cotto et al. 2017, Quintero and Jetz 2018).

8.4 Diminution des interactions biotiques, (activités humaines y compris) : un avantage pour isoler les effets du climat, et identifier le rôle respectif des différentes contraintes ?

En montagne, comme ailleurs, les interactions biotiques peuvent influencer fortement les communautés et créer des écarts entre patrons de répartition attendus au regard des contraintes climatiques, et patrons observés. Par exemple, la présence d'organismes herbivores de grande taille influera sur le développement des ligneux, ce qui aura pour conséquence d'augmenter

l'écart entre la limite thermique des arbres (voir plus bas) et leur limite effective (Roux et al. 2012). Le nombre de taxons observés a tendance à diminuer avec l'altitude, en conséquence, on s'attend également à ce que la concurrence entre espèces diminue avec l'altitude (Körner 2000, 2004). Les interactions biotiques jouant un rôle important dans la répartition des espèces, on peut émettre la prédiction que les paramètres influençant les limites hautes et basses de la répartition des espèces ne soient pas les mêmes du fait de l'intensité moindre de ces interactions biotiques à haute altitude, et l'on s'attend donc à ce que le conservatisme de niche soit plus important aux limites froides des répartitions qu'aux limites chaudes (voir McCormack and Smith 2008 pour une illustration sur une espèce d'oiseaux). Cette prédiction a été empiriquement validée à l'échelle des communautés sur les végétaux (Pellissier et al. 2013, 2018, Randin et al. 2013).

La synergie entre les différents effets des changements globaux sur la biosphère ne permet pas toujours d'identifier les mécanismes à l'origine des changements observés dans des systèmes très contraints par les activités humaines (Jetz et al. 2007). En montagne, l'usage des sols est moins important que dans les zones de faibles pentes (European Environment Agency 2010), en partie pour les mêmes raisons que les interactions biotiques diminuent avec l'altitude : climat plus difficile pour la croissance des plantes, faible accessibilité. Les activités humaines, même peu intenses, peuvent cependant jouer un rôle très important pour expliquer l'évolution des écosystèmes d'altitude (Daskin and Pringle 2016, EFESE 2018). Les usages du territoire montagnard par les hommes peuvent se regrouper en quatre types d'activité : les activités agricoles dominées par le pastoralisme, les activités minières (assez marginales en termes de surfaces dans les massifs étudiés), les activités de prélèvement (chasse, pêche et cueillette), et les activités récréatives (Jenni-Eiermann and Arlettaz 2008). La présence et l'intensité de ces activités sont très variables d'un massif à l'autre et d'une vallée à l'autre du fait de conditions d'accessibilité, de substrat et de climat, qui les contraignent fortement. Les lieux de faible

intensité de ces usages permettent à certains habitats de montagne de développer des végétations complexes, qui se développent en réponse aux contraintes locales (Körner 2003). Ces conditions fournissent à l'écologue un gradient d'habitat intéressant pour séparer les effets du climat des effets de ces usages, car ils comprennent une proportion importante d'habitats non ou faiblement exploités (Zhang et al. 2018). En comparaison, les paysages de plaine fournissent des contrastes extrêmes entre paysages exploités intensivement par l'agriculture sur de grandes surfaces, et espaces naturels de surface réduite. Pour conclure, les zones de montagne fournissent un contexte d'étude très favorable dans l'objectif d'étudier les effets des changements globaux sur la répartition des espèces, car elles fournissent un modèle d'étude où les effets du climat sont concentrés dans un espace réduit, et les effets d'interactions biotiques majeures (structure végétale, présence d'herbivores, autres activités humaines), sont relativement « contrôlées », car peu nombreuses et contraintes par le paysage.

8.5 Des difficultés logistiques et topographiques

Malgré son fort intérêt, il faut cependant noter un certain nombre de contraintes qui expliquent que les zones de montagne soient moins bien couvertes que d'autres par des suivis de biodiversité et notamment par les sciences participatives (Chamberlain et al. 2012). Tout d'abord, la pente, forte par définition en montagne, réduit l'accessibilité, met à l'épreuve la sécurité des personnes et la durabilité du matériel. De plus, les isothermes, comme leur nom l'indiquent, ne prennent pas en compte les conditions hygrométriques qui jouent un rôle majeur sur les conditions locales d'accès à l'eau pour les végétaux (Barros et al. 2018, Kempainen et al. 2019). Hors ces conditions varient d'une humidité nulle à une atmosphère saturée en humidité de façon permanente selon la distance à la mer, les courants marins, la morphologie locale du terrain, et influencent énormément la capacité des espèces à se développer et être

compétitives. Les communautés présentes dans chaque isotherme sont donc très variables selon ces conditions hygrométriques (Patsiou et al. 2017). Si l'on souhaite obtenir la représentativité de l'ensemble des conditions possibles dans une ceinture thermique, il est donc nécessaire de multiplier les répliques spatiaux.

8.6 Conclusion

En montagne, un transect altitudinal réalisable à pied en une journée peut fournir un gradient écologique équivalent à plusieurs milliers de kilomètres en plaine (des distances si importantes que les espèces présentes s'en trouvent différentes pour des raisons non pas liées aux contraintes locales mais à leur phylogéographie, voir Jetz et al. 2012). De plus, les montagnes fournissent des conditions uniques pour isoler l'effet des changements climatiques dans des conditions naturelles relativement contrôlées : Les interactions entre espèces y sont moins nombreuses et moins intenses, tout comme les effets confondants liés aux usages des terres que l'on peut retrouver en plaine. Les montagnes peuvent donc fournir des observations très complémentaires à celles réalisées sur les gradients latitudinaux, car les mêmes mécanismes y interagissent à des échelles différentes, ce qui peut aider à extraire un patron commun à ces différents contextes. Cependant, les difficultés logistiques associées aux conditions d'accès, et la faible densité humaine expliquent que peu d'études de sciences participatives se soient développées dans les montagnes. La configuration en facettes de ces paysages demande d'augmenter l'effort d'échantillonnage, pour prendre en compte la variabilité importante des versants, notamment associée aux conditions hydriques (Körner 2007). En conséquence, les données de biodiversité représentatives de la variabilité des conditions présentes dans les massifs montagneux sont rares pour évaluer les effets du climat et de l'habitat sur la distribution des espèces de montagne (Chamberlain et al. 2016, Barros et al. 2018).

9 Les oiseaux comme modèles d'étude

Le groupe des oiseaux chanteurs se prête particulièrement bien à la mise en place de protocoles de sciences participatives à large échelle, qui sont, comme on l'a vu, indispensables à la production de résultats interprétables dans le contexte des changements globaux. En effet, les oiseaux sont des indicateurs biologiques très efficaces pour étudier l'effet des activités humaines sur la biodiversité, pour plusieurs raisons :

- Ils répondent aux contraintes climatiques, aux changements d'habitats, mais aussi à des changements plus fins comme des pollutions ou des pratiques agricoles, par exemple (Britschgi et al. 2006, Jetz et al. 2012, Hallmann et al. 2014, Princé et al. 2015, Jähnig et al. 2018, Quintero and Jetz 2018).
- les connaissances naturalistes sur les oiseaux sont relativement répandues notamment chez les professionnels de la gestion d'espaces naturels, ce qui permet de développer des études de sciences participatives, contrairement par exemple aux insectes, un autre groupe qui présente des traits particulièrement favorables à l'observation des conséquences des changements globaux.
- Ils sont relativement abondants et faciles à détecter sur leurs territoires de nidification, contrairement aux mammifères par exemple, et fournissent donc des données plus exploitables.

9.1 Les oiseaux chanteurs, le rôle des montagnes dans leur diversification et la diversité des passereaux sur le gradient altitudinal

Parmi les différents groupes de dinosaures ayant développé le vol et laissé de « nombreux » fossiles à plumes, seuls quelques espèces de Neornithes, dépourvus de dents, se sont maintenues

après l'extinction majeure du crétacé-tertiaire il y a 66 millions d'années, (Chiappe 1995, Longrich et al. 2011, Jetz et al. 2012). Les passereaux (les oiseaux chanteurs) ont alors connu une période de diversification intense, et regroupent aujourd'hui plus de 6400 espèces soit plus que l'ensemble des mammifères réunis. L'arbre phylogénétique des passereaux produit par Barker et al. (2004) permet d'inférer l'histoire évolutive de ce groupe d'origine australe : Plusieurs vagues d'oiseaux chanteurs, ou Oscines, originaires d'Australie-Asie du sud-Est ont successivement conquis l'Europe, l'Afrique et les Amériques à partir de l'Oligocène (Fjeldså et al. 2012). De par leur position géographique intermédiaire entre hautes et basses latitudes et leur superficie à très haute altitude, les montagnes sino-himalayennes auraient fortement contribué à la diversification des passereaux pendant la période du Néogène (Weir and Schluter 2004, Fjeldså et al. 2012). Les passereaux ont ensuite pu disperser et se diversifier dans d'autres montagnes, ce qui expliquerait que de nombreuses espèces de passereaux aient colonisé les massifs montagneux du monde (Fjeldså et al. 2012, Fjeldså 2013, Quintero and Jetz 2018).

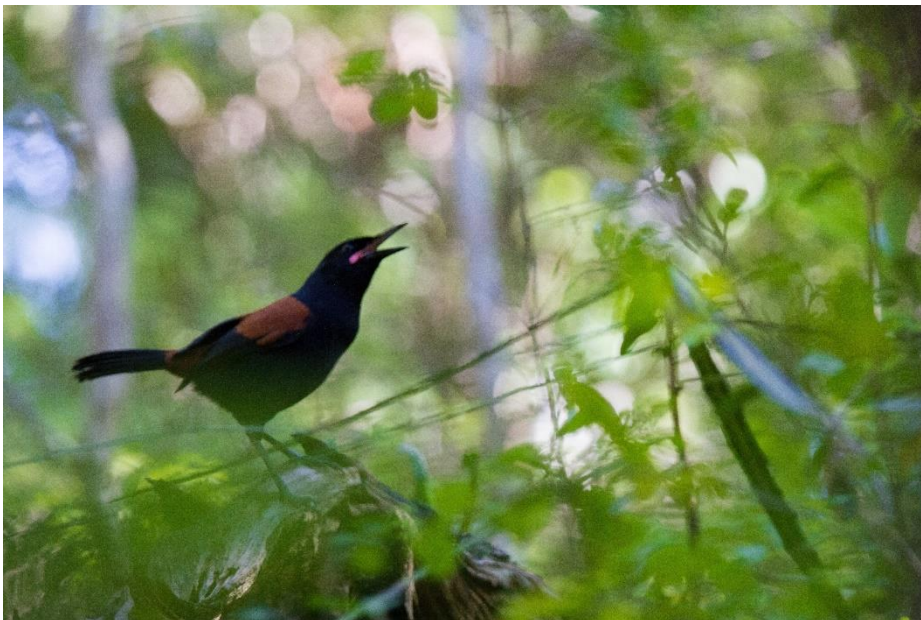


Figure 9: les passereaux ou oiseaux chanteurs ont essentiellement conquis l'Europe et l'Afrique depuis l'Océanie et l'Asie du sud-est, et se sont diversifiés dans la zone himalayennes. Philesturnus carunculatus, un endémique de Nouvelle-Zélande, chanteur dans un sous-bois de l'île du sud. Une image de Manon Billard

10 Effet des changements globaux sur les communautés de montagne

Les changements environnementaux peuvent induire une grande diversité de réponse des animaux et des plantes : comportementales, phénologiques, morphologiques, évolutives (Singer and Thomas 2002), etc. Nous réduirons presque exclusivement le travail de synthèse suivant aux cas de changements de répartition des espèces, qui font l'objet de prédictions claires et sont le résultat de l'addition et de l'interaction entre les nombreux mécanismes de réponse des organismes aux changements de contraintes locales cités (Tingley et al. 2009).

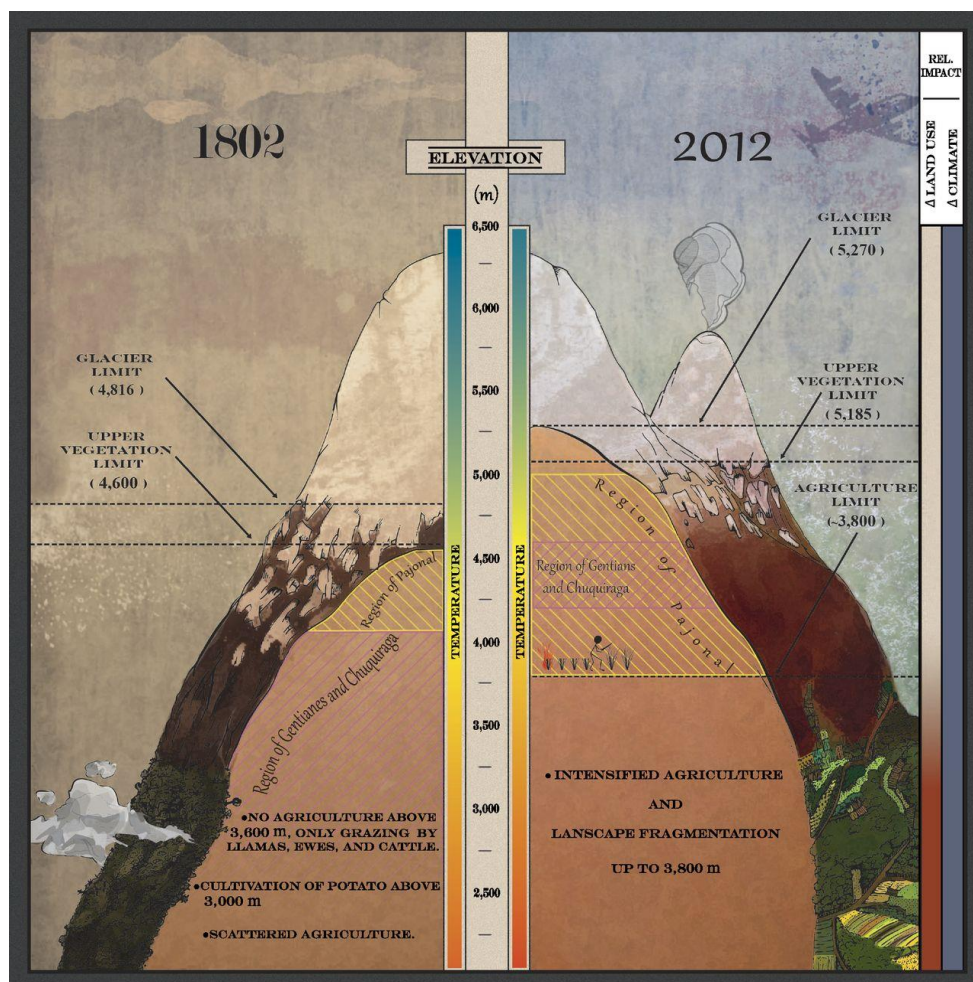


Figure 10: Extrait de (Morueta-holme et al. 2015). Illustration résumant les changements de distribution des végétations sur les pentes du volcan Chimborazo situé en Amérique du Sud, sur la période 1802 et 2012. Cette figure reprend la figure originelle d'Alexander Von Humboldt, qui a été le premier à décrire les distributions des espèces sur les gradients altitudinaux. Sa description détaillée a permis de reproduire une étude similaire à deux cents dix ans d'intervalle.

10.1 La végétation, l'altitude, les changements climatiques

Historiquement, les botanistes ont énormément prospecté les gradients altitudinaux, en commençant par Alexander Von Humboldt au début du XIX^{ème} siècle (Morueta-holme et al. 2015, Norder 2019). La quantité d'information ancienne est donc plus importante pour les végétaux que pour les espèces animales (Spehn and Körner 2005, 2009), ce qui se ressent sur le niveau d'organisation des systèmes d'observation de l'évolution de la biodiversité en montagne. En témoignent les deux grands projets mondiaux d'étude de la biodiversité en montagne (GMBA et GLORIA), qui associent très souvent le terme biodiversité à la biodiversité des plantes uniquement. Les végétaux produisent la matière organique à partir de l'énergie solaire, et assurent donc le renouvellement de la biosphère. La structure tridimensionnelle des végétaux influence fortement le microclimat local, ce qui structure très fortement les communautés (e.g. Cornwell et al. 2006). A ce titre le déséquilibre des connaissances en faveur des plantes est un atout pour mieux comprendre les réponses des écosystèmes dans leur ensemble et celles des espèces animales.

Dès le début du vingtième siècle, des études ont mis en évidence une progression de la végétation de montagne vers les sommets (Klebensberg 1913), attribuée notamment à la fonte des glaciers. De manière générale, les plantes de montagne se sont décalées vers les sommets au cours du vingtième siècle (Lenoir et al. 2008, Felde et al. 2012, Gottfried et al. 2012, Pauli et al. 2012, Morueta-holme et al. 2015, Freeman et al. 2018), et plus particulièrement pendant les deux dernières décennies selon Steinbauer et al. (2018). Des études ont tenté de lier les patrons de changements altitudinaux de distributions des espèces végétales aux patrons de changements environnementaux (températures locales, précipitations, voir notamment Grytnes et al 2014, et Lenoir and Svenning 2015), mais ne parviennent pas à corréliser les (fortes) variations locales entre l'attendu et l'observé à des variables explicatives liées au climat.

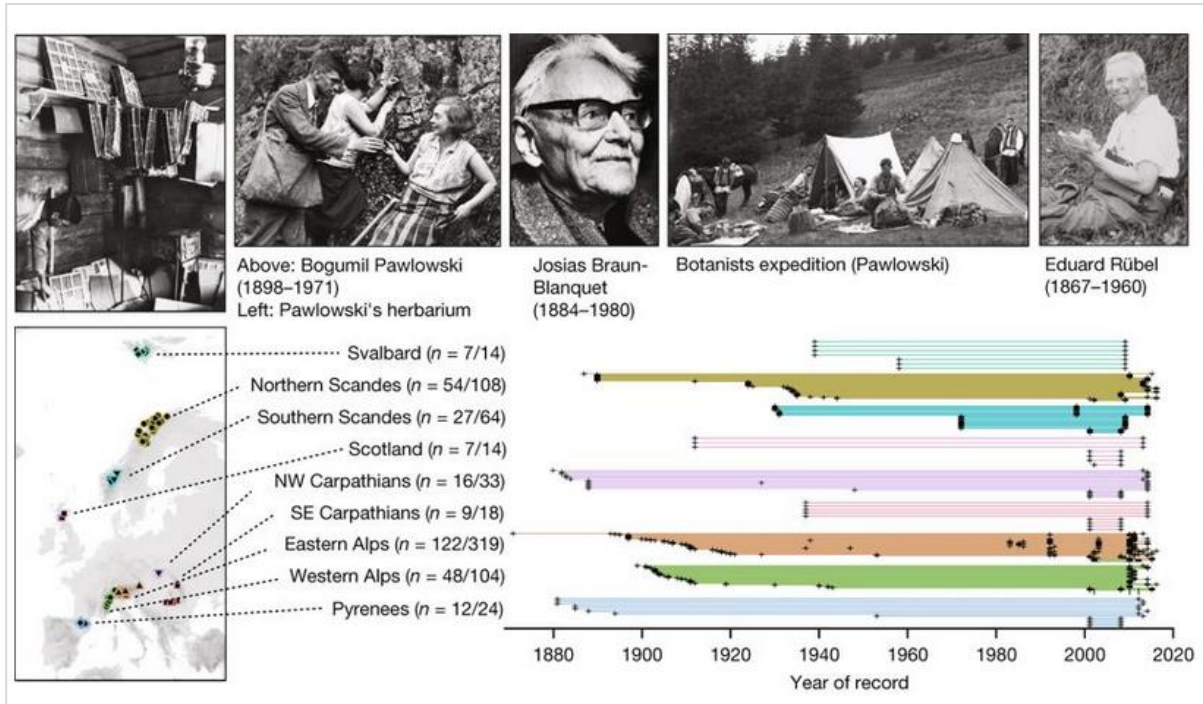


Figure 11: extrait de Steinbauer et al. (2018). Les relevés floristiques fournissent une profondeur temporelle très importante pour étudier les transferts altitudinaux des espèces.

Plusieurs études font état du fait que les écarts aux changements attendus sont plus faibles aux sommets (expansion Steinbauer et al. 2018), et plus forts aux altitudes les plus basses (moins de rétractions qu'attendu, ou plus de rétractions qu'attendu, voir Pellissier et al. 2013, 2018, Hulme 2014, Gallien et al. 2015, Bråthen et al. 2018). Par exemple, Savage et Vellend (2015) notent par exemple que sous la limite forestière, les espèces ayant été favorisées par le changement de climat étaient toujours les mêmes, et que ces espèces très compétitives à moyenne altitude ont contribué à l'homogénéisation biotique dans un massif montagneux canadien, et donc une baisse de la diversité à moyenne altitude, un patron inverse à celui attendu au regard de l'effet climat. Enfin, l'étude de Theobald et al. 2016 montre que des plantes qui dépendent d'animaux (homéothermes) pour leur pollinisation, ont été plus favorisées par le réchauffement que d'autres plantes avec d'autres types de reproduction, témoignant à nouveau

d'une imbrication entre interactions biotiques, traits des espèces et réponse des espèces aux variations thermiques de leur environnement.

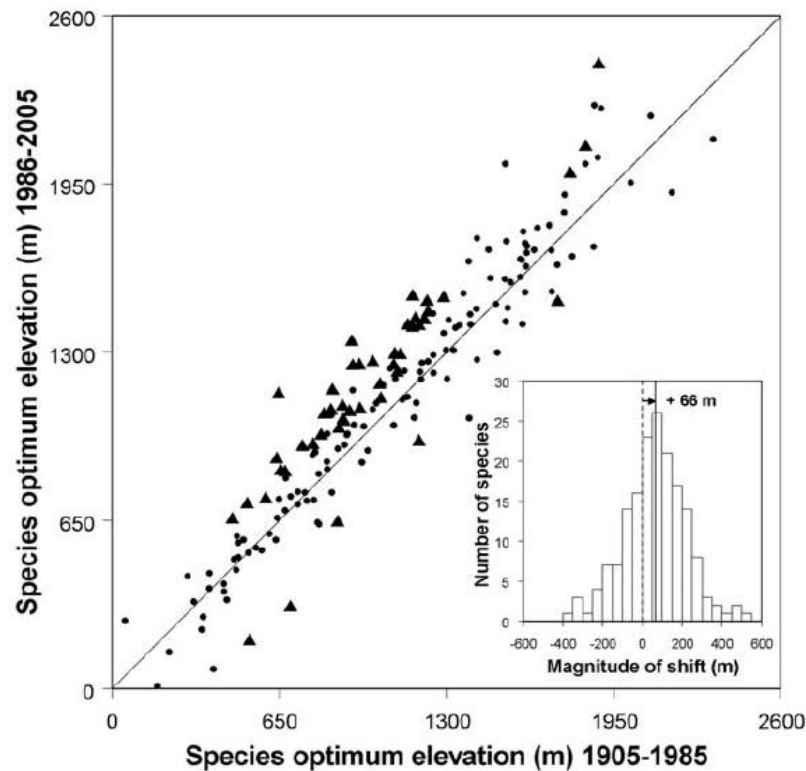


Figure 12: Extrait de Lenoir (2008). Estimation d'un shift altitudinal moyen de +66 mètres pour la végétation d'Europe de l'Ouest

Les ligneux jouent un rôle important notamment dans la structure de l'habitat et ont fait l'objet d'études particulièrement détaillées. Un certain nombre de travaux récents se sont particulièrement penchés sur les paramètres démographiques des arbres qui influent sur la limite supérieure des ligneux (Randin et al. 2013, Benavides et al. 2016a). Il ressort de ces études que les arbres ne sont pas limités en altitude par le froid hivernal, ni par la propension des graines à germer (Vitasse et al. 2012). La période de croissance, et donc de déneigement, semble être la contrainte majeure à la limite supérieure de la forêt (Körner and Paulsen 2004, Vitasse et al. 2017), en plus de contraintes biotiques locales (Benavides et al. 2016b), comme l'abondance

de grands mammifères herbivores par exemple (Legagneux et al. 2014, Jezkova and Wiens 2016, Bråthen et al. 2018). Ce résultat est cohérent avec les observations d'individus au-dessus de la limite théorique des arbres à des emplacements qui déneigent rapidement (Carcaillet and Blarquez 2019). Ces études démontrent que la durée d'enneigement est un facteur majeur de l'évolution de la structure des habitats. Cette variable a également un impact fort sur la dynamique du sol (Edwards et al. 2007). Malheureusement, les précipitations sont particulièrement difficiles à prédire dans le contexte des changements climatiques (Stocker et al. 2013b).

10.2 Les animaux, l'altitude, les changements climatiques

On s'attend à ce que les animaux, comme les végétaux, aient tendance à monter en altitude en réponse au réchauffement climatique global. Si la profondeur temporelle est moins grande dans les études caractérisant l'évolution des répartitions des animaux sur les gradients altitudinaux, l'activité scientifique actuelle est plus intense dans ce domaine: Dans une étude récente et mondiale, Gibson-Reinemer et al. (2015) ont identifié 30 études multi-spécifiques permettant d'estimer les remplacements d'espèces sur un gradient altitudinal pour les amphibiens et reptiles, 339 pour les oiseaux, 177 pour les insectes, 49 pour les mammifères et 124 pour les plantes. Il en ressort un taux de remplacement temporel moyen (ou turnover) des espèces de 12% par décennie sur ces gradients altitudinaux pour les animaux, un résultat cohérent avec les résultats de Dornelas et al. (2014) sur le gradient latitudinal (10%). Notons que leur capacité de mouvement permet à de nombreux animaux de développer une plus grande gamme de réponses aux changements globaux, comme par exemple la possibilité de se déplacer sur le gradient altitudinal de façon journalière, ou saisonnière (e.g. Mason et al. 2017).

Comme l'illustre la Figure 13, le turnover moyen chez les endothermes est de 5% par décennie alors qu'il est de 25% chez les ectothermes dans les zones montagneuses. Cette très forte différence entre les réponses des endothermes et des ectothermes (voir aussi Forister et al. 2010, Bässler et al. 2013 pour ce groupe) est attendue si ce remplacement est expliqué par le réchauffement du climat car les ectothermes sont directement impactés par les températures (voir Deutsch et al. 2008), avec des effets directs sur leur physiologie (Shik et al. 2019) dans leur développement (Chamailé-Jammes et al. 2006) et leur locomotion (Wilson et al. 2000). A l'inverse, les endothermes ont une zone de tolérance thermique, qui est une gamme de variation dans laquelle le stress ressenti est faible pour les individus (Khaliq et al. 2014).

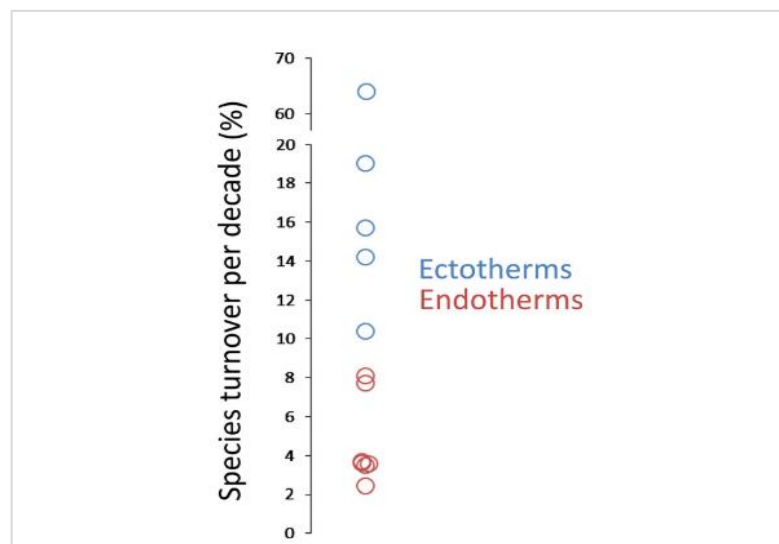


Figure 13: Extrait de (Gibson-Reinemer et al. 2015). Taux moyen de turnover dans les assemblages d'espèces homéothermes et endothermes en pourcentage par décennie. Noter la différence d'échelle dans l'axe des y qui a été tronqué pour plus de lisibilité.

Parmi les animaux endothermes, les travaux portant sur l'évolution temporelle des répartitions altitudinales montrent une tendance générale à l'augmentation de la biodiversité en montagne, ce qui est cohérent avec l'attente de décalage altitudinal des espèces sous l'effet du

réchauffement (Tingley et al. 2009, Tingley and Beissinger 2013, Gibson-Reinemer et al. 2015, Soberon and Peterson 2015, Kirchman and Van Keuren 2018). Dans les zones tropicales, les transferts altitudinaux observés semblent plus importants que dans les zones tempérées (McCain 2009, Şekercioğlu et al. 2012, Freeman and Class Freeman 2014, Freeman 2016), alors que les espèces sont très spécialisées sur le gradient altitudinal sous les tropiques (Janzen, Daniel 1967). Dans les zones tempérées, voire boréales, on note une tendance au décalage des répartitions d'espèces plus haut en altitude (Lindström et al. 2013, Kirchman and Van Keuren 2018), cohérente, mais pas toujours proportionnelle, avec leur décalage vers le nord (e.g. Devictor et al. 2012). Les études dédiées peinent à identifier avec certitude les causes de ces changements, plusieurs effets étant probablement en synergie, comme par exemple les effets combinés, additifs ou confondants des changements de climats et d'habitats (voir par exemple Laiolo et al. 2004, Popy et al. 2010, Chen et al. 2011, Lindström et al. 2013). Comme pour les végétaux, les études ayant tenté de faire le lien entre magnitude du réchauffement et magnitude des changements de répartition décrits dans les études individuelles n'ont pas pu identifier une corrélation qui aurait définitivement identifié un lien fort dans le temps entre variation de température locale et décalage altitudinal des espèces (Scridel et al. 2018). Au contraire, les observations simultanées d'évolutions plus rapides aux pieds et aux sommets des montagnes (Tingley and Beissinger 2013, Townsend Peterson et al. 2015), ou d'évolutions opposées selon les contextes écologiques (Wen et al. 2017, Nice et al. 2019), ou non proportionnelle à l'attendu au regard des tolérances thermiques des espèces (Gibson-Reinemer and Rahel 2015, Freeman 2016) confirment la complexité de ce lien entre répartition des animaux endothermes et climat (e.g. Corcos et al. 2018). Il est donc extrêmement difficile de déterminer précisément dans quelle proportion le changement de climat passé a joué dans le décalage observé de la répartition de ces espèces endothermes. Il est également difficile de déterminer quelle proportion de ce taux de remplacement des espèces est expliquée par un taux moyen (ou « aléatoire ») de

colonisation sur la limite froide des populations, par manque de référentiel sur ce taux moyen (Dornelas et al. 2014, McGill et al. 2015). Le fait que d'avantage d'espèces migrent vers des territoires plus haut en altitude et vers le nord, que dans l'autre sens, n'est pas suffisant: une colonisation se faisant d'un point A à un point B, il est logique que ces événements aient lieu en majorité depuis les zones hébergeant plus d'espèces, qui sont, en moyenne, les zones les plus chaudes (Gaston 2000). Les résultats montrant le plus de cohérence avec les attendus au regard du réchauffement climatique sont probablement ceux présentés par Freeman et al. (2018) dont est extraite la Figure 14, qui montre une diminution des largeurs de distributions pour les espèces situées aux sommets, alors que les espèces dont les répartitions sont plutôt centrées sur le pied des massifs sont en expansion.

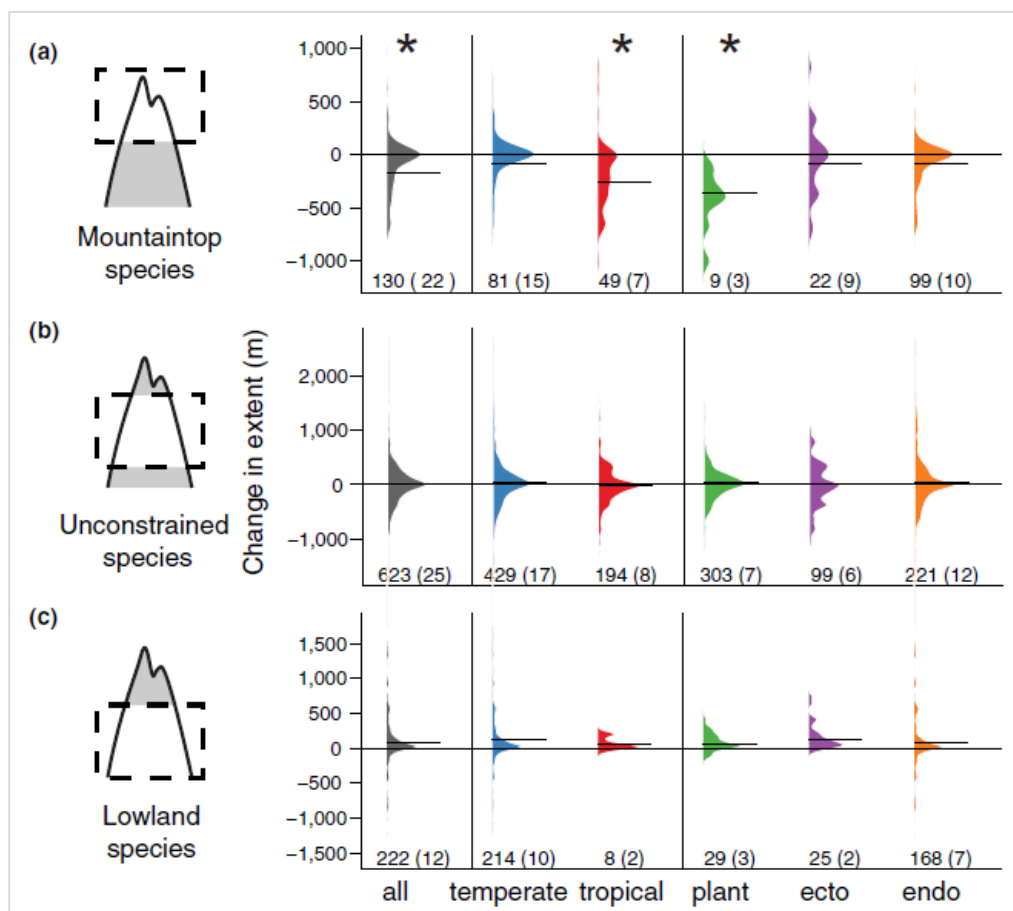


Figure 14: Extrait de Freeman et al. (2018). Changement de la largeur de la distribution altitudinale des espèces par siècle en fonction de leur situation d'origine, et de leur groupe taxonomique

10.2.1 Changements globaux et oiseaux de montagne en Europe de l'Ouest

Les espèces d'oiseaux alpins et adaptés au froid semblent présenter des tendances négative en Europe de l'Ouest (Jiguet et al. 2007, Lehikoinen et al. 2014, 2018, 2019, Stephens et al. 2016, Virkkala and Lehikoinen 2017), ce qui semble aller dans le sens des résultats de l'étude de Freeman et al. (2018) (Figure 14). Si les populations d'espèces se décalent en altitude de manière générale, les études européennes notent cependant une interaction forte des changements de communautés avec les effets des changements d'usage des sols (Figure 15), et peu de cohérence locale entre changements de communautés et changements locaux de température (Lagerholm et al. 2017, Rocchia et al. 2018, Scridel et al. 2018, Bani et al. 2019). Il semble que l'impossibilité à extraire un patron général concernant la réponse des oiseaux européens aux changements de climat de la bibliographie (Scridel et al. 2018), soit également due à un décalage entre l'hypothèse testée dans ces études et les données utilisées pour y répondre. En effet, les communautés d'oiseaux répondent fortement à la structure de l'habitat (Jähnig et al. 2018), au climat et aux interactions biotiques, y compris avec les activités humaines (Pounds et al. 1999, Hallmann et al. 2014, Gaüzère et al. 2015, Swanson and Vézina 2015, Bastianelli et al. 2017a).

Les études des communautés aviaires sur le gradient altitudinal se sont souvent faites le long d'un gradient altitudinal très important (souvent 1000 à 2500 mètres de dénivelés), mais avec très peu de répliques spatiales, ce qui limite la possibilité de sortir de la contingence et donc de conclure sur les mécanismes à l'origine des patrons observés (Chamberlain et al. 2016). Cette configuration de l'échantillonnage ne permet en effet pas d'identifier les effets respectifs des changements de température et des changements d'habitats, par exemple, quand ceux-ci covarient sur le seul site étudié (Maggini et al. 2011, Devictor et al. 2012, Chamberlain et al. 2016), voir quand ces effets varient sur un même gradient altitudinal (Körner 2003, 2007). La seconde approche utilisée pour explorer ces questions repose sur des dispositifs

d'échantillonnage par maille en deux dimensions (Popy et al. 2010) ou plus récemment en trois dimensions (Quintero and Jetz 2018). Cette approche, développée en macroécologie, permet une bien meilleure représentativité dans l'espace, elle est idéale pour étudier les patrons globaux de biodiversité (García-Roselló et al. 2015). Cependant cette méthode a le défaut de perdre le lien fort qui existe très localement entre la distribution des oiseaux et les variables de l'habitat à l'échelle locale (Meichtry-Stier et al. 2018).

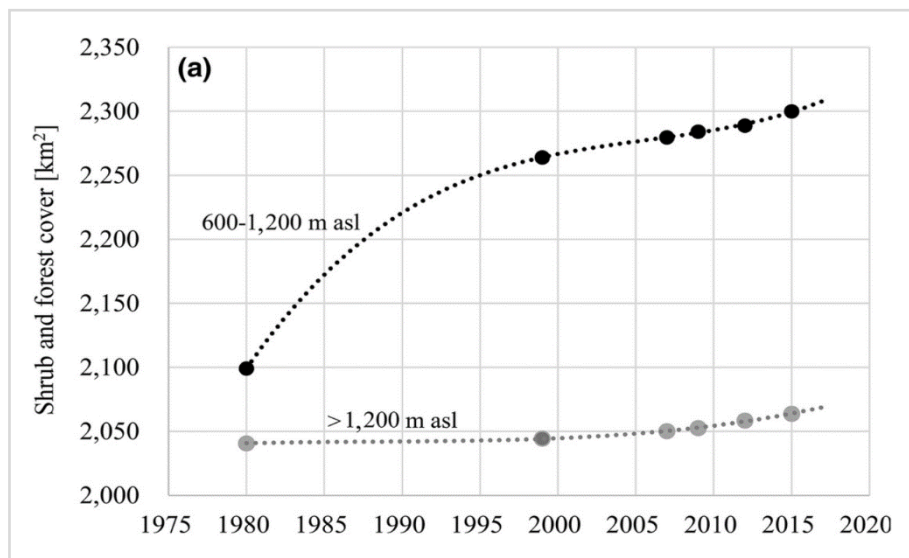


Figure 15: Extrait de Bani et al, 2019. Evolution de la couverture de buissons et de forêts à différentes altitudes dans les Alpes italiennes. La tendance très forte entre les années 1980 et 2000 en dessous de 1200 mètres, donc bien en dessous de l'isotherme définissant la limite théorique de la forêt, ne peut s'expliquer par un changement de climat mais s'expliquent par l'abandon de l'élevage dans cette région.

11 Problématique

La répartition des espèces a généralement tendance à se décaler en altitude, très probablement en grande partie en conséquence des changements de climat récents (Chen et al. 2011, Freeman et al. 2018, Steinbauer et al. 2018). Freeman et al. (2018) estiment le décalage altitudinal moyen pour 975 espèces sur 32 gradients altitudinaux à travers le monde à +92 mètres par siècle au niveau des limites chaudes de distribution, et à +131 mètres par siècle au niveau des limites froides, avec un écart type pour ces deux estimations environ égal à 430 mètres. Ce décalage moyen des espèces sur le gradient altitudinal a pour conséquence de réduire l'aire de répartition des espèces vivant aux sommets, plaçant certaines populations ou espèces en situation de dette d'extinction, sans possibilité de migrer vers d'autres territoires (Dullinger et al. 2012, Boulangeat et al. 2014). La très forte variation observée autour du transfert altitudinal moyen ne permet pas d'émettre des prédictions précises localement, chaque système doit donc faire l'objet d'études dédiées. Dynamiques des métapopulations et interactions biotiques sont très souvent citées comme explications aux écarts à la prédiction globale (Essl et al. 2015, Freeman 2016). Les modèles prédictifs les plus récents, en prenant en considération un certain nombre de mécanismes d'interactions biotiques, prédisent des pertes de biodiversité moins importantes en altitude, et à des pas de temps plus longs (Thuiller et al. 2011, 2018, Pauli et al. 2012, Hulme 2014, Jezkova and Wiens 2016, Cotto et al. 2017). Cependant l'ensemble de ces mécanismes ne sont pas identifiés et quantifiés notamment pour les vertébrés d'altitude.

Dans l'objectif de produire des prédictions plus précises sur le court à moyen terme et de tester ces prédictions de changements altitudinaux au regard des changements de température attendus (Houlahan et al. 2017, Dietze et al. 2018, Dietze and Lynch 2019), il est donc nécessaire de mieux définir les contributions respectives de la température, de la structure de la végétation, des interactions biotiques, etc. à la répartition des communautés de vertébrés sur le

gradient altitudinal, la variabilité de ces contributions, et les mécanismes sous-jacents à l'origine des patrons observés à large échelle.

Dans les différents chapitres de cette thèse, nous testerons d'abord la prédiction de la théorie de la niche sur la distribution spatiale à fine échelle de la communauté d'oiseaux de montagne d'Europe de l'Ouest, dans un contexte multi-site, et sur une partie réduite du gradient altitudinal. Dans les chapitres suivants (2 et 3), nous utiliserons des approches plus fines, tout d'abord pour tester si les paramètres vitaux des oiseaux sont sous l'influence de variables d'origine climatique chez une population d'oiseaux alpins, puis pour comprendre les mécanismes trophiques à l'origine d'interactions entre oiseaux et grands mammifères herbivores, une interaction biotique majeure dans les milieux alpins. Enfin, une proposition méthodologique sera également développée dans un dernier chapitre pour tenter de suivre les changements de répartition pour les espèces d'oiseaux les plus rares en montagne.

12 Questions de recherche

12.1 Les passereaux chanteurs des pelouses alpines répondent-ils localement à la température ?

Comme nous l'avons vu précédemment, les contributions relatives de la température, de l'habitat et des interactions biotiques pour expliquer la répartition des communautés d'oiseaux d'Europe de l'Ouest sur le gradient altitudinal ne sont pas clairement définies (Maggini et al. 2011, Chamberlain et al. 2016). Selon la théorie de la niche, les contraintes thermiques influent sur la dynamique des populations et donc sur la répartition altitudinale des oiseaux. On s'attend donc à pouvoir identifier une réponse des espèces aux contraintes climatiques qui covarient avec l'altitude en comparant les abondances des espèces d'oiseaux les plus communes sur plusieurs sites et dans des habitats équivalents, une approche qui n'a été que rarement développée sur le gradient altitudinal. Dans ce premier chapitre, nous tenterons donc de vérifier si les hypothèses générales issues de la théorie de la niche peuvent se vérifier localement chez des oiseaux territoriaux, en prenant pour modèle les oiseaux des milieux supra-forestiers français. D'après l'ensemble des informations présentées en introduction, notre hypothèse principale est que la communauté des oiseaux alpins, et plus spécifiquement les espèces qui fréquentent les sommets, sont sous influence des gradients climatiques locaux, en interaction avec d'autres contraintes comme l'habitat et les interactions biotiques, ce qui n'a jamais été démontré à une échelle spatiale fine.

Les oiseaux alpins forment une communauté relativement homogène en Europe de l'Ouest (Quintero and Jetz 2018), ce qui est particulièrement favorable aux comparaisons spatiales. L'effet principalement attendu est un effet positif de la température sur la diversité spécifique, les températures froides limitant la diversité en altitude (Gaston 2000, Quintero and Jetz 2018). On s'attendra cependant à ce que certains groupes d'espèces, dites arctique-alpines, présentent

un optimum d'abondance au niveau d'habitats plus froids et voient leurs abondances décliner sur les sites les plus chauds en fonction de l'altitude et de l'exposition. On s'attend à ce que l'ensemble des espèces répondent à la structure de leur habitat, et notamment à la couverture rocheuse comme variable limitante de la quantité de nourriture disponible (absence de production primaire par les végétaux). Les interactions biotiques peuvent avoir des effets majeurs sur les assemblages d'espèces et leur réponse aux changements globaux (Hunter and Price 2008, Essl et al. 2015). Dans ces espaces, la présence des troupeaux est une probablement une contrainte biotique majeure pour les oiseaux des pelouses alpines, qui nichent au sol, et sont donc sensibles à la structure de la strate herbacée et au piétinement ; de plus la plupart des espèces d'oiseaux de ces pelouses se nourrissent d'insectes, hors la présence des troupeaux modifie les cortèges d'insectes et leur accessibilité en prélevant des végétaux. On s'attend donc à ce que la réponse des oiseaux au pâturage présente un optimum, avec une favorisation de la diversité des milieux aux pressions de pâturage faibles à moyenne (diversité d'insectes et de micro-habitats de chasse pour les oiseaux), mais aussi une homogénéisation dans les sites les plus fortement pâturés (piétinement et moins de sites de nidification).

Ces hypothèses sont simples mais comme nous l'avons vu en introduction un certain nombre de phénomènes peuvent perturber localement la mesure de la réponse des espèces aux contraintes environnementales comme la température etc. Par exemple, les oiseaux ne consomment qu'une toute petite partie des insectes et des plantes et ne sont donc peut-être pas limités par l'abondance de ces ressources telles qu'elles peuvent varier dans l'espace étudié (sauf pour les zones très rocheuses). A l'inverse, du fait que le nombre d'espèces augmente avec la température, les relations interspécifiques peuvent être plus fortes dans les zones les plus chaudes, et empêcher de détecter la réponse attendue à la température: par exemple, le gradient altitudinal d'interactions biotiques (voir introduction) peut se manifester sous la forme de réduction de l'intensité de la prédation/parasitisme en altitude (Lafferty and Kuris 2002, voir

Masoero et al. 2016 pour un exemple concret en montagne). Ainsi La présence de prédateurs peut influencer fortement sur les patrons d'abondance et d'activité des oiseaux (Emmering et al. 2018) et masquer spatialement l'effet de la température.

Pour tester nos hypothèses, nous utiliserons le plan d'échantillonnage du suivi des oiseaux de montagne (STOM), un protocole adapté aux contraintes du contexte montagnard (Chiffard et al. 2017). Ce protocole se focalise sur les milieux ouverts d'altitude, ce qui permet de limiter la variabilité en réduisant les sujets d'études à une seule communauté d'oiseaux ; la seconde particularité de ce protocole est de multiplier les répliques spatiaux dans plusieurs vallées et contextes climatiques différents (114 dans les données utilisées, 40 de plus en 2019) afin d'améliorer le potentiel de généralisation des résultats obtenus (plus de répliques représentatifs des conditions des différentes facettes). Les variables météorologiques à large échelle disponibles en montagne sont de manière générale fortement dégradées du fait d'une plus faible intensité de mesure dans ces espaces présentant de plus de forts contrastes locaux. Nous avons collaboré avec l'équipe Forecast du CEFÉ (Florent Mouillot), pour obtenir les prédictions spatialisées d'un modèle de température aussi précis que possible développé récemment par Kloog et al. (2016). Nous prendrons en compte les variables relatives à la structure de la végétation, mesurées sur le terrain, ainsi que les variables liées à la détection des oiseaux aux différentes heures de la journée (effets observateurs/site, et heure de passage).

12.2 Existe-t-il un lien entre saisonnalité, variations météorologiques et paramètres démographiques chez un oiseau longévif alpin ?

Les mécanismes qui lient la répartition des animaux endothermes et la température sont divers et difficilement identifiables (Sunday et al. 2012). Les animaux qui maintiennent des populations en altitude subissent une amplitude thermique saisonnière et journalière très

importante. Il semble donc peu probable que les liens entre paramètres démographiques des populations et les changements climatiques soient directs au regard de la faible amplitude des changements de températures moyens dus aux changements globaux comparativement à l'amplitude des variations annuelles et journalières présents en montagne. Cependant, la théorie de la niche écologique des espèces prédit clairement que ces paramètres démographiques sont en lien direct avec les contraintes environnementales. Ce paradoxe n'a pas encore été élucidé à l'échelle des populations. En cette période interglaciaire chaude, les oiseaux présents aux sommets sont limités dans leur répartition par des contraintes thermiques chaudes. On peut donc faire l'hypothèse que certains paramètres météorologiques doivent impacter les populations de vertébrés qui vivent en altitude.

Deux paramètres démographiques ont une contribution majeure dans le maintien d'une population : la reproduction, et la survie des individus. Deux études récentes ont exploré le lien entre la température et la productivité de passereaux de montagne (Meller et al. 2018, Saracco et al. 2019). Ces études démontrent que les dates de nidification de ces oiseaux de montagne sont devenues plus précoces, alors que leur environnement se réchauffait et que l'accumulation de neige était de moins en moins importante. Elles démontrent aussi que la production de jeunes s'est améliorée et que les passereaux ont donc produit plus de jeunes durant les années plus chaudes, un effet qui se ressentait plus en altitude qu'au fond des vallées. Ces résultats sont cohérents avec les résultats de Nice et al. (2019) qui montrent que des populations d'insectes répondent négativement à la température estivale en plaine mais positivement en altitude. Si même les espèces des sommets profitent des années chaudes pour se reproduire plus, alors quels sont les mécanismes populationnels qui peuvent expliquer que leurs populations se rétractent sous l'effet d'un changement de température ?² Le succès reproducteur n'est pas le seul

² attention, dans cette phrase, j'utilise une observation générale mais qui n'est pas vérifiée sur les espèces ouest européennes

paramètre à prendre en compte pour conclure sur l'effet du climat sur une population : la survie des individus, et leur taux de recrutement au stade reproducteur peuvent aussi changer sous l'effet de contraintes environnementales. Les conditions logistiques de la montagne font que peu d'études sur la démographie des oiseaux ont été menées dans ces espaces, et ces mécanismes demeurent en grande partie inconnus (Chamberlain et al. 2012, voir cependant Bastianelli et al. 2017b, 2017a). Dans une étude récente Pearce-Higgins et al. (2015) ont identifié pour la première fois un effet négatif des températures chaudes sur les tendances des populations d'oiseaux en Angleterre (échelle nationale). Quelques études sur les ongulés de montagne suggèrent aussi une sensibilité aux températures hautes (Mason et al. 2017), qui serait donc également à démontrer chez les oiseaux de montagne. Identifier de tels effets sur la survie des individus permettrait de comprendre par quels mécanismes démographiques les oiseaux de montagne pourraient être défavorisés par les réchauffements climatiques, au-delà de changements d'habitats.

Dans ce second chapitre, nous avons exploré le lien entre climat et survie des individus par l'étude de la démographie d'un des oiseaux les plus alpins de l'avifaune Européenne (Scridel et al. 2018) : le Chocard à bec jaune *Pyrrhocorax graculus*. Nous avons caractérisé la relation temporelle entre les paramètres démographiques liés à la survie des individus dans une population de Chocards à bec jaune et la saisonnalité du climat alpin tout d'abord, et dans un second temps nous avons cherché à déterminer si les fluctuations de variables météorologiques en relation avec les changements globaux pouvaient expliquer les variations des paramètres saisonniers de survie. Nous avons développé une analyse des histoires de vies des individus sur une période assez longue : 1987-2014 et avec une résolution saisonnière.

12.3 Existe-t-il un lien trophique entre les oiseaux communs d'altitude et les grands mammifères herbivores ?

Les interactions biotiques jouent un rôle prépondérant dans les communautés et les écosystèmes, et influent sur leur réponse aux changements de climats notamment (Bråthen et al. 2018). Les grands mammifères herbivores, de par leur action sur la végétation, sont un des groupes qui influencent le plus les communautés terrestres (McNaughton et al. 1989). Ils induisent d'intenses interactions biotiques avec la plupart des autres taxons de leurs écosystèmes. Dans les milieux froids et steppiques des sommets montagneux, l'on s'attend à ce que les interactions soient particulièrement intenses avec les grands mammifères herbivores (Bråthen et al. 2007, Pellissier et al. 2013), car ceux-ci consomment une part plus importante de la biomasse produite par les plantes que dans les milieux chauds et arborés où les plantes sont plus productives, et aussi moins accessibles aux herbivores (Daskin and Pringle 2016). Cependant, les conséquences de ces interactions restent mal connues et quantifiées (Foster et al. 2014, Daskin and Pringle 2016) : La grande majorité des études portant sur ces interactions s'appuient sur des corrélations entre l'occurrence des mammifères et celle des autres taxons pour en déduire les impacts positifs ou négatifs des mammifères, comme nous l'avons fait dans le chapitre 1. Si ces études sont intéressantes pour formuler des hypothèses sur la nature des interactions et la sensibilité des différentes espèces, les études portant sur les mécanismes induisant des liens interspécifiques forts sont aussi nécessaires car les mécanismes identifiés sont alors plus facilement transférables dans l'espace et la phylogénie.

Les montagnes françaises sont particulièrement intéressantes pour étudier le lien entre herbivores et biodiversité, car les troupeaux y sont très nombreux : deux à cinq millions de mammifères herbivores passent environ trois mois de l'année en estive. D'une vallée à l'autre, les conditions d'élevage sont très différentes en termes d'espèces présentes et de quantités de

bétail, et ces différences sont stables car elles sont imposées par des contraintes pratiques d'accès et de microclimat. Ce contexte fournit des conditions relativement contrôlées pour étudier l'impact des pressions très diverses de pâturages sur les oiseaux de montagne.

Les troupeaux modifient probablement fortement les communautés d'insectes (Daskin and Pringle 2016) en faisant concurrence aux insectes herbivores. Les mammifères produisent également une ressource abondante pour les insectes coprophages. Les oiseaux chanteurs des pelouses d'altitude étant presque exclusivement insectivores pour la plupart, il est très probable que la présence des troupeaux soit une contrainte forte pour les communautés d'oiseaux de montagne. Les espèces d'oiseaux les plus abondantes sont très probablement les mieux adaptées à cette contrainte, et pourraient donc adapter leur régime alimentaire sur ce gradient d'intensité de pâturage. Si le régime alimentaire des oiseaux communs en montagne a pu être partiellement décrit dans sa variété, et a mené à considérer ces espèces comme des opportunistes, l'interaction entre ce régime alimentaire et la présence des troupeaux n'a jamais été étudiée. Dans le troisième chapitre de cette thèse, j'ai testé l'hypothèse selon laquelle les oiseaux les plus communs des pelouses alpines adaptent leur régime alimentaire en fonction de la présence des troupeaux. Pour ce faire, j'ai utilisé un traceur isotopique, le ratio des isotopes stables de l'azote, qui fournit une information fine sur le cycle de ces nutriments dans les chaînes trophiques. Les ratios isotopiques ont été mesurés à partir de fèces des deux espèces les plus communes des pelouses de France, le Traquet motteux *Oenanthe oenanthe* et le Pipit spioncelle *Anthus spinoletta*, sur un gradient de sites sélectionnés selon l'intensité du pâturage par les mammifères herbivores.

12.4 L'échantillonnage adaptatif à partir de modèles de distribution d'espèces : améliorer l'efficacité des protocoles d'échantillonnage pour étudier les espèces rares.

En règle générale, les communautés sont composées de quelques espèces communes, et de nombreuses espèces plus rares (Chase 2013). C'est particulièrement le cas dans les communautés d'oiseaux de montagne. Quelle que soit la question et la méthode d'étude, la capacité à détecter une espèce ou un évènement rare est un facteur très limitant les possibilités d'inférences, c'est par exemple le cas pour les trois approches présentées dans les trois premiers chapitres. Lors de mesures standardisées d'un évènement rare, comme détecter une espèce lors d'un point d'écoute (chapitre 1), on considère que lorsque moins de 10% des points de mesure détectent un signal, celui-ci ne peut pas être correctement modélisé (Zuur et al. 2010). Ainsi je n'ai étudié les paramètres influençant l'abondance ou la présence des espèces que pour les 8 des 74 espèces territoriales contactées dans le jeu de données du chapitre 1. Typiquement lorsque l'objectif est de prélever un échantillon dans l'environnement, avec une fenêtre temporelle et un personnel limité, comme c'est toujours le cas en écologie, (voir chapitre 3 par exemple), un compromis doit être trouvé entre la représentativité, et l'assurance de collecter suffisamment de données pour avoir les moyens d'interpréter les patrons observés (limiter et quantifier la probabilité d'avoir obtenu ce résultat par hasard). Typiquement dans le chapitre 3, nous aurions souhaité réaliser les mêmes prélèvements pour des espèces moins communes, mais alors la quantité de travail nécessaire pour atteindre cet objectif aurait limité énormément le nombre de sites que nous aurions pu inclure dans l'échantillonnage, affectant la représentativité et la puissance statistique de l'étude. De plus, lorsque l'espèce rare était trouvée, les échantillons auraient très probablement été récoltés de façon répétée à ces endroits, ce qui aurait augmenté la pseudo-réplication dans nos données. Les espèces rares peuvent pourtant jouer des rôles clés dans les écosystèmes (Jousset et al. 2017), et leur rareté pouvant être expliquées par leur forte

sensibilité à certaines variables environnementales, elles peuvent être de remarquables bio-indicatrices. Améliorer l'efficacité des protocoles dans les contextes d'accessibilité difficile ou de coût élevé de la mesure est une problématique particulièrement prégnante pour le développement des études en montagne (Chamberlain et al. 2012), mais aussi universelle. Le temps et les moyens étant limités pour l'étude de la biodiversité, l'optimisation des protocoles d'échantillonnage est cruciale pour le développement des mesures à même de nous renseigner sur la réponse des espèces aux changements globaux (Albert et al. 2010).

Dans ce quatrième chapitre, avons testé une méthode proposée en 2006 par Guisan et al. (2006), l'échantillonnage basé sur des modèles de niche. Le principe de cette méthode est de développer l'échantillonnage adaptatif, une technique d'échantillonnage « de proche en proche » et itérative, dans un espace environnemental défini par l'estimation de la niche réalisée de l'espèce cible. La niche réalisée est tout d'abord estimée grâce à des modèles de distribution d'espèces, puis la projection spatiale de cette niche est utilisée pour réaliser un échantillonnage proportionnel, où les zones les plus favorables ont donc plus de chances d'être échantillonnées. Cette méthode est particulièrement prometteuse pour étudier les espèces rares dans le cadre du développement des sciences participatives, mais elle n'a pour l'instant, que très peu été testée. L'évaluation de cette méthode reposera à la fois sur des simulations, ainsi que sur une mise en place en condition réelle en prenant pour modèles d'études deux espèces de la communauté des oiseaux des milieux supra-forestiers : la Niverolle alpine, et le Monticole de roche. Des modèles de répartition de ces espèces et des prospections ont été réalisées en 2016, 2017 et 2018. L'étude présentée dans ce chapitre repose sur les données des deux premières années.

*Chapitre 1 : Les oiseaux chanteurs des milieux ouverts
d'altitude, indicateurs des changements globaux*

Birds above treeline as local indicators of global changes

Jules CHIFFARD*¹, Nigel G. YOCCOZ²⁻³, Florent MOUILLOT⁴, Philippe FONTANILLES⁵, Aurélien BESNARD¹

¹ EPHE, PSL Research University, CNRS, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, France

² UiT The Arctic University of Norway, Department of Arctic and Marine Biology, N-9037 Tromsø, Norway

³ CREA, 74400 Chamonix Mont-Blanc, France

⁴ CEFE/CNRS

⁵ Parc National des Pyrénées

* Corresponding author: chiffard.jules@cefe.cnrs.fr

Abstract

A better understanding of the drivers of species' distributions along elevational gradients is needed to evaluate the extent to which distributions are explained by direct or indirect consequences of thermal constraints in terrestrial vertebrates. In this study, we investigated drivers of the abundances of birds in many different localities to disentangle respective effects of vegetation structure, land use, productivity and temperatures on birds living in open landscapes of mountain and alpine areas. This investigation was implemented above tree line in the two main mountain ranges of France, i.e. Alps and Pyrenees. We sampled bird communities living in open landscapes of mountain, subalpine and alpine biomes, at 1200 locations between 1800 and 2400 meters above sea level. We found that the main drivers for the birds living above tree line are related to vegetation structure (superior ligneous cover), and productivity (rock cover, residual primary productivity of vegetation), that also interact with grazing intensity. Temperature constrains overall diversity of birds to lower elevation, but alpine specialists, including the most common alpine birds, respond negatively to higher temperature. The monitoring of this bird community, with its simple bird community and vegetation structure, allows to survey the local response to the direct and indirect consequences of global climate change, and human agricultural practices.

Key-words: elevational gradient, alpine thermal belt, bird abundance, bird diversity, bird communities, global change, warming, agricultural abandonment, agricultural intensification

Introduction

Assessing the effects of global changes on biodiversity is crucial to develop predictive scenario and propose mitigation actions (Pecl et al. 2017). Yet, biologists encounter well-identified limitations to reach this goal. One of them is the contingency of the effects of global changes on biodiversity, due to unique species-environment relationships in different ecological contexts, that precludes extrapolation to other contexts. For example, agricultural practices and climate change generally co-vary in many regions (Asner et al. 2004, Howden et al. 2007), and have interactive effects on biodiversity depending on many contextual particularities (community composition, local climate, etc. (Gosler et al. 1998, Asner et al. 2004, Reidsma et al. 2006, Koh and Wilcove 2008, Tsiafouli et al. 2015, Frishkoff et al. 2016, Virkkala 2016). As a result, the respective effects of climatic and land use variables should be assessed together in many different contexts including different communities etc. to get a better understanding of the general response of biodiversity to these two drivers of global changes (Jetz et al. 2007, Brook et al. 2008, McMahon et al. 2011, Princé et al. 2015). Setting up the observational conditions that would provide relevant biodiversity datasets to overcome this complexity is critical (Pereira and David Cooper 2006, Albert et al. 2010, Pereira et al. 2010, McMahon et al. 2011, Jetz et al. 2012).

In mountain ecosystems, the temperature gradient co-vary with elevation over very small areas. This wide climatic gradient in a narrow horizontal space concentrates mechanisms of species distributions, and thus favours the observational study of global climate forcing impact on communities at local scale (Körner 2000). Mountains provide good conditions for agriculture as they catch moisture from atmosphere, however, they are hard to reach, and human activities are generally constrained to a rather lower intensity, compare to what happen in the agricultural plains. Human activities also differ in each valleys, depending mostly on local microclimate and most importantly on accessibility. As a result to low intensity and variability of land use in

the mountains, the vegetation structure can respond to other environmental constraints than agriculture (Körner 2003). These pronounced ecological gradients of climate and land use on small areas provide a unique opportunity to disentangle the relative impacts of land use and climate change on biodiversity at local scale.

Mountain areas are expected to mitigate the regional consequences of climate change on biodiversity by providing local climate refuges favoured by the bioclimatic gradient induced by elevation (Kisel et al. 2011, Körner et al. 2017, Quintero and Jetz 2018). On another hand, mountains are expected to be particularly exposed to climate change, as they have been during the last decades (global warming is $+0.5^{\circ}\text{C}$ above 1600 meters than elsewhere, Nogués-Bravo et al. 2007, Pepin et al. 2015). In warm periods, the areas which fit with thermal requirements of mountain species living near the top tend to reduce as demonstrated in Freeman et al. (2018), and these suitable areas can disappear in the context of global warming (La Sorte and Jetz 2010, Thuiller et al. 2011, Dullinger et al. 2012, Laiolo and Obeso 2017). A mean positive elevational shift is globally observed around the world, however local elevational shifts are very variable and the standard deviation of the shift is much greater than its mean (e.g. Freeman measured a mean shift of +131 meters, $\text{SD}=430$ meters in plants and animals worldwide). Moreover in many locations or regions, the shifts observed in species distributions do not meet expectations locally regarding temperature change (Tingley and Beissinger 2013, Grytnes et al. 2014), or considering species' traits like thermal optima (Sunday et al. 2012, Grytnes et al. 2014, Gibson-Reinemer and Rahel 2015). This result might be a consequence of the very important effect of landscape facets in the mountain areas, where hydric constraints, microclimates and exposition to solar radiations can vary locally and play a major role in local conditions (Scherrer and Körner 2010, Körner et al. 2011, Nice et al. 2019), favourising species' adaptation to local changes in environmental conditions (mountains are places of high diversification see e.g. Quintero and Jetz, 2018).

European cold adapted and mountain birds abundances decrease in northern Europe (Lehikoinen et al. 2014, 2018). Yet these changes cannot be directly related to climate change, as elevational shifts of bird distributions are not always consistent in space, regarding local temperature change or species sensitivity (Scridel et al. 2018). Moreover confounding effects like changes in grazing practices are occurring simultaneously and influence vegetation structure, and important determinant of bird communities (Laiolo et al. 2004, Herrando et al. 2014, Lehikoinen et al. 2014, Bani et al. 2019). However, most previous studies on birds' altitudinal shifts were conducted on relatively small areas, with few spatial replications and different methods, which precludes disentangling the imbricated effects of habitat structure and climate on birds distributions (Chamberlain et al. 2012, 2016, Scridel et al. 2018). The relative contributions of climatic constraints, habitat structure, and major biotic interactions are not clearly assessed to explain spatial and temporal differences in local bird communities along elevation gradients of western Europe (Maggini et al. 2011, Chamberlain et al. 2016).

To reach this goal, in this study we tested the local influence of thermal constraints, vegetation structure, available energy, and grazing intensity by herbivorous mammals (mainly domestic livestock), on the Western European meadow bird community with a dedicated sampling design based on 1801 point counts (1200 locations clustered in 122 sites), covering most of the French Pyrenees and Alps massifs. Bird communities are very similar all over the European mountains including the Alps mountains (Quintero and Jetz, 2018), which favours spatial investigations. In order to disentangle the relative role of habitat and climate, we focused on only one habitat type: alpine meadows. Two conceptual frameworks can be mobilized to formulate hypothesis regarding constraints on alpine meadow' community : the niche theory (Chase and Leibold 2003), and the energy/area relationship (Wright 1983, Hurlbert and Jetz 2010). Both niche theory and energy/area relationship predict that species richness and abundance should decrease along the elevational gradient following temperature decrease and vegetation structure

simplification (Hurlbert and Jetz 2010). Open-habitat specialists are also known to avoid forest edges (Lack 1937, Fonderflick et al. 2013), thus we expected birds of open mountain landscapes to avoid trees. As high elevation meadows are cold and low productivity habitats, we expected bird abundances to follow the spatial distribution of resource, which was approximated from plant productivity. At guild and species level, niche theory predicts that species with the coldest or warmest optima should respond to thermal constraints locally, as these variable influence their demography. Thus, we expected birds of alpine meadows and mountain specialists (defined in from Scridel et al. 2018) to avoid warmest habitats, and birds that colonize meadows from the plain to avoid coldest habitats. Finally, the effects of the presence of large herbivorous mammals are multiple: They can induce nest-site perturbation for these land-nesting birds (trampling nests, homogenising grass structure at high density), and they can also influence insects communities (compete with herbivorous ones and on contrary favour coprophagous), which are the main resource for most passerines. Thus we expected a quadratic “hump-shaped” response of bird abundances to the intensity of herbivory.

Material & Methods

Sampling scheme and bird census technique

We studied bird communities in four regions of French Alps and Pyrenees mountains: western Pyrenees (Pyrenees National Park and surroundings), northern Alps (Mont-Blanc massif and surroundings), mid-latitude Alps (Ecrins National Park), and Southern Alps (Mercantour National Park). In each region, we first located all grassland areas (ligneous cover <20%) between 1800 and 2800 meters of elevation, with a slope less than 35 degrees for security reasons, and large enough to set-up 10 sampling locations separated by a minimum distance of 250 meters. Then, depending on the sampling effort that could be dedicated by observers

(mostly park rangers) in a specific region, we randomly selected sites among all potential areas. Number of sites monitored was 11 in Mont-Blanc massif, 36 in Ecrins, 24 in Mercantour, and 43 in Pyrenees (complete list of sites and temporal sampling scheme is in ESM Table 1). Depending on the size of the selected area, we randomly sampled 12 to 24 points. Observers had to conduct counts in the 10 first points. Yet if a point was not appropriate (too dangerous to reach or where the conditions for the counts were not optimal, e.g. near a noisy river) they were allowed to select for the next point in the list.

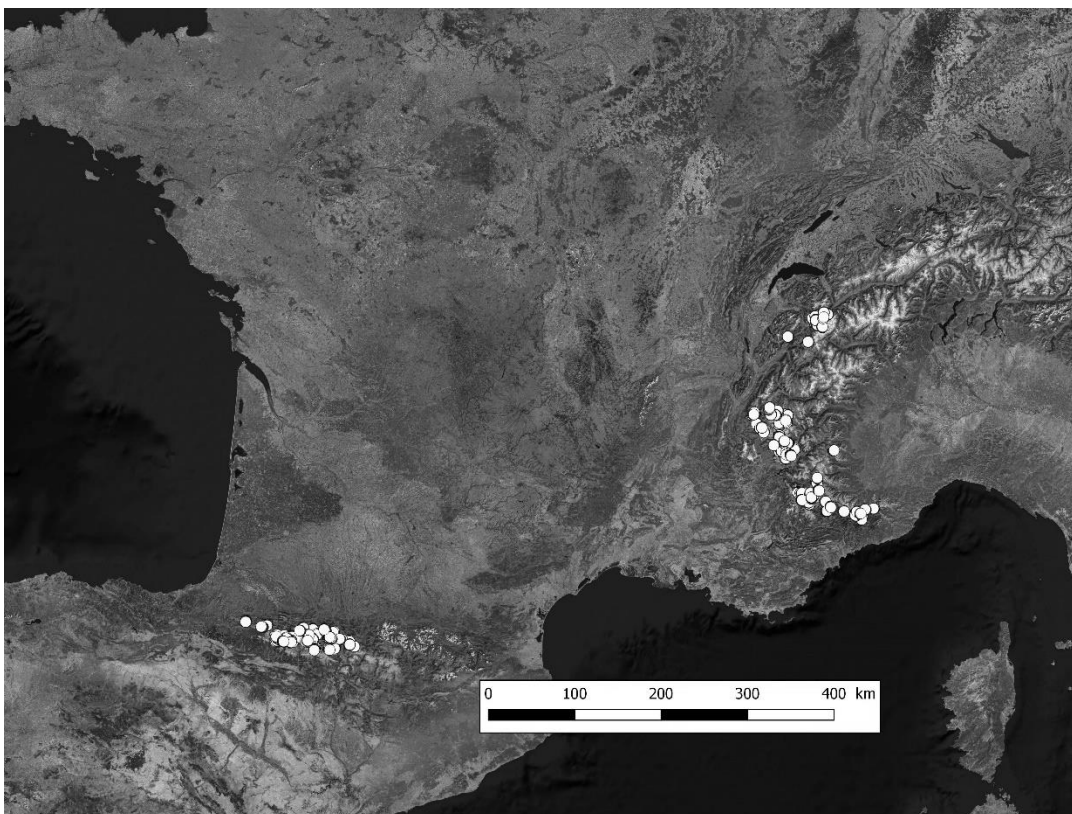


Figure 1: Map of the study area. White dots are the sample locations in the French Pyrenees and Alps (N=1201).

At each point, birds were recorded over a 100 meters radius around the observer for 10 minutes between sunrise and 11 a.m. Flying birds that did not show any behaviour linked with the area of the count (landing, singing, territorial interaction with another bird) were excluded from the analysis. Point counts were carried out every year or every four years depending on sampling area. Counts occurred as soon as it was possible to reach the site (snow cover <20%). The earliest possible date is the 1st of May and the latest date is the 15th of July. In one given region, observers had to conduct all point counts in a three weeks interval. 51 different observers were involved between 2014 and 2017.

Collection of environmental variables

Some habitat variables were recorded during point counts to describe the habitat in the 100 meters radius area dedicated to bird counts. These variables are the percentage of cover of snow, grass, rock, low ligneous (lower than one meter), ligneous from one to three meters, ligneous higher than three meters. An index of grazing intensity by large herbivorous mammals (sheep, cattle, chamois and ibex usually) was also recorded based on visual clues like degradation of vegetation and abundance of trampled paths. First level of the index corresponded to sites with no sign of large herbivorous mammals presence, third level of the index corresponded to intensively grazed areas with no or very rare herbaceous growing above 15 cm, second level correspond to all intermediate gazing situations. Finally, observers recorded meteorological conditions like cloud cover, wind strength, rain, and visibility, all scaled in categories from 1 (perfect conditions: no clouds, no rain, no wind and perfect visibility) to 3 (harsh conditions: 100% clouds, high wind, permanent rain and no visibility). Elevation was also measured on site with GPS devices.

Slope and topographic position index (TPI) were extracted from 25 meter resolution Digital Elevation Model (DEM) from French “Institut Géographique National”. For temperature indices, we used the Kloog et al. (2016) daily and 1km-gridded air temperature dataset over the period 2000-2011. This dataset results from a spatially-explicit interpolation of daily air temperature based on the linear mixed model relating daily air temperature from 792 meteorological stations over France (source Météo-France) to the MODIS Land surface Temperature (MOD11_A1), the MODIS MOD13A3 Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), elevation (from the digital elevation model ASTER GDEM) and the percent of urban area based on the population density GEOFLA database (Institut Geographique National). This dataset is the finest-scale information available for France with root mean squared prediction errors less than 1.68°C (Kloog et al. 2016). From the daily time series over the 2000-2011 period, we derived the mean temperature of June. Solar radiation has a major effect on thermal conditions in the facets of mountain landscapes as shown e.g. in Huertas and Díaz (2001). We calculated the topographically varying optimal solar radiation flux (called ‘clearsky’ and assuming the least cloudy conditions) from the 30m Digital elevation model ASTER GDEM by combining direct radiation calculation proposed by Kumar et al. (1997) and diffuse radiation estimation (Oliphant et al. 2003, method is provided in supplementary material). NDVI was calculated from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) VI products 250 meter resolution images (Huete and Justice 1999, Huete et al. 2002), as the median of the maximal annual values measured between May 9 and August 29 for years 2003 to 2017.

Variable selection, abundances, diversity and data analysis

Sites 2, 8, 16, 78, 81 were not accounted for in the analysis because of lack of some data (elevation, spatial coordinates, habitats), or because the focal community was absent from the counts (habitat with too many trees). From the initial 1926 counts, we obtained 1794 counts after filtering sites elevations between 1800 and 2500 meters, removing very late counts in

terms of hour and date, and 9 point counts with more than 70% tree cover and absence of open-habitat bird community. Following Zuur, Ieno and Elphick (2010), we checked for collinearity among variables (annexe Figure 1) and by calculating variance inflation factors (Dormann et al. 2013). Variables showing collinearity (elevation and temperature) were not implemented in the same model. To avoid collinearity among habitat variables and particularly among the ground cover variables which are highly collinear as they share the same area (grass, rocks and lower ligneous), we transformed grass and lower ligneous cover inferior to one meter in a ratio (addition of both covers and division by lower ligneous cover). As a result this ratio ranges from 0 (only grass) to 1 (only shrubs), and is independent of rock cover in the area (ESM Figures A1 and A2). Ligneous from one to three meters and ligneous higher than three meters were both rare and collinear in the data ($r=0.7$), thus we summed their covers in a single variable (high ligneous hereafter). We found a high correlation for rock cover in point counts and NDVI calculated from remote sensing, which was expected, thus we fitted a linear model to assess which part of NDVI variation was explained by rock cover, and only used the residual NDVI from this models, thus we obtained a proxy of vegetation primary productivity independently from the effect of rock cover. Because we expected open grassland birds to avoid tree cover at multiple spatial scales (Jähnig et al. 2018), we included high ligneous cover at site-scale (mean of all covers for a site) for this variable.

Point counts are specifically designed to evaluate abundances of birds with territory size matching the dimensions of point counts (Bibby et al. 2000). Species foraging in large territories like alpine chough (*Pyrrhocorax graculus*), red-billed chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), or raptors, were thus excluded from the analysis (69 species were retained in the final list, SM Table A1). We modelled community local abundance (A) and richness (R) at the point count scale as a random variable following a Poisson distribution of expected mean λ . At species level, we modelled abundance for the four most common species using a Poisson distribution,

and modelled probability of presence of four less abundant species using a Binomial distribution. Species occurrence probabilities were not modelled for species whose prevalence was below 10% in the dataset to avoid too low precision in parameter estimates and spurious correlations. To account for the temporal and spatial structure of the sampling scheme (10 counts nested in 114 different sites, some points repeated every years) we implemented two random effect in the models: one for individual point counts to deal with temporal replication (30% of points), nested in another random effect for sites to deal with spatial and observer replications (points in a same site were recorded by the same observer, Barr et al. 2013). We modelled bird abundances for three distinct species groups: the overall territorial bird community (n=69 species, SM Table A1), species we defined as living in low ligneous/grassy vegetation (“open habitat species”, n=20 species, SM Table A1), and cold adapted species (n=4 species, SM Table A1), which merges mountain endemics and arctic-alpine species (Laiolo and Obeso 2017, Scridel et al. 2018)

In mountain studies, elevation is a convenient variable as it is highly inclusive of many biotic and abiotic gradients., however, this inclusive variable is poorly transferable in space and time, thus it gains to be decomposed (Körner 2007, Chamberlain et al. 2016). For community richness and abundance, we assessed all possible models including non-collinear variables, and to check if we successfully described elevation-related biophysical gradient we considered models with two separated sets of variables: the first included elevation, the second included temperature. Other variables systematically implemented in the models are rock cover, lower ligneous ratio in ground vegetation (<1m.), superior ligneous cover at point count level, superior ligneous cover at site level, topographic position index, residual vegetation productivity, and hour (relative from sunrise). Only rock cover and hour were tested with a quadratic effect. We considered slopes and p values of the effects estimated from conditional averaging of all models which $\Delta AICc < 4$ compared to the best model (Dormann et al. 2018). When elevation and

temperature model performed similarly ($\Delta AICc < 2$), then temperature model was preferred. When elevation model performed better than temperature, effects from both models are shown. For species level analysis, we tested specific combination of variables based on existing bibliography of the species. We implemented a list of relevant models, and always included elevation and temperature separately to compare models and errors. Other continuous variables were implemented linear or quadratic. We retained best model based on lower AICc and showed estimates from the best model. When elevation and temperature model performed similarly ($\Delta AICc < 2$), then temperature model was preferred. When elevation model performed better than temperature, effects from both models are shown.

Results

Raw description of the dataset

We contacted 8657 individuals from 95 species. The list of most common species ranked by occurrences is shown in Figure 1 (no replicates). The community is dominated by three species which represent >60% of all occurrences: Water pipit (*Anthus spinoletta*), wheatear (*Oenanthe oenanthe*), and black redstart (*Phoenicurus ochruros*). Water pipit, the most common species, represent >30% of all counts.

Correlations at community level

AICc based comparison of models including elevation or temperature to predict bird richness and abundances above treeline are shown in Table 1. Community level models including elevation or temperature showed normally distributed residuals for all metric but cold adapted species, and they were all biased negatively (mean error around -0.1 depending on variable of interest). Error and variance of paired elevation/temperature models were very similar (ESM.

Figure A1). The performance of models including temperature and elevation was very similar in term of AIC to explain spatial variation of bird richness with higher diversity at lower elevation, and in warmer places ($\Delta AIC = -0.1$ for elevation). Model including elevation better explained the spatial variation of the overall bird abundances than temperature ($\Delta AIC = -3.6$, no difference in term of distribution of residuals), with 25% less birds recorded at 2400 meters compared to 1800 meters above sea level.

Temperature constrained the overall birds' richness, with 30% more bird species in warmest locations compared to coldest locations. At the opposite, cold adapted species were 30 % less abundant in warmer locations compared to coolest locations. The best model to explain open habitat birds' abundances didn't include elevation nor temperature, but residual NDVI with 25-30% more birds in locations showing high NDVI compared to locations showing low NDVI. For cold adapted species, the effect of residual primary productivity seems even more important with 30-50% more birds in locations showing high NDVI compared to locations showing low NDVI. Finally, we also found a significant positive correlation between the abundance of open habitat birds and grazing intensity, with about 10% more birds in intermediate and intensely grazed areas compared to areas without clues of grazing activities (Figure 316).

Estimates obtained from model averaging are shown in Table 2 and all response curves at community level are shown in Figure 316. Whatever the metric, effect of rock cover was always significant and hump shaped with an optimum at 30% rock cover (Figure 316). Predicted bird species richness was 30% higher and birds were predicted 10% more abundant in average in locations with 30% high ligneous cover (maximum value in this dataset) compared to locations with 0% high ligneous cover. At the opposite, when accounting only for the open habitat birds' community, and for the cold adapted species, birds were predicted 50% less abundant in places with 30% high ligneous cover at site level compared to 0% high ligneous cover. Cold adapted birds were also 50% less abundant with 30% compared to 0% high ligneous cover locally.

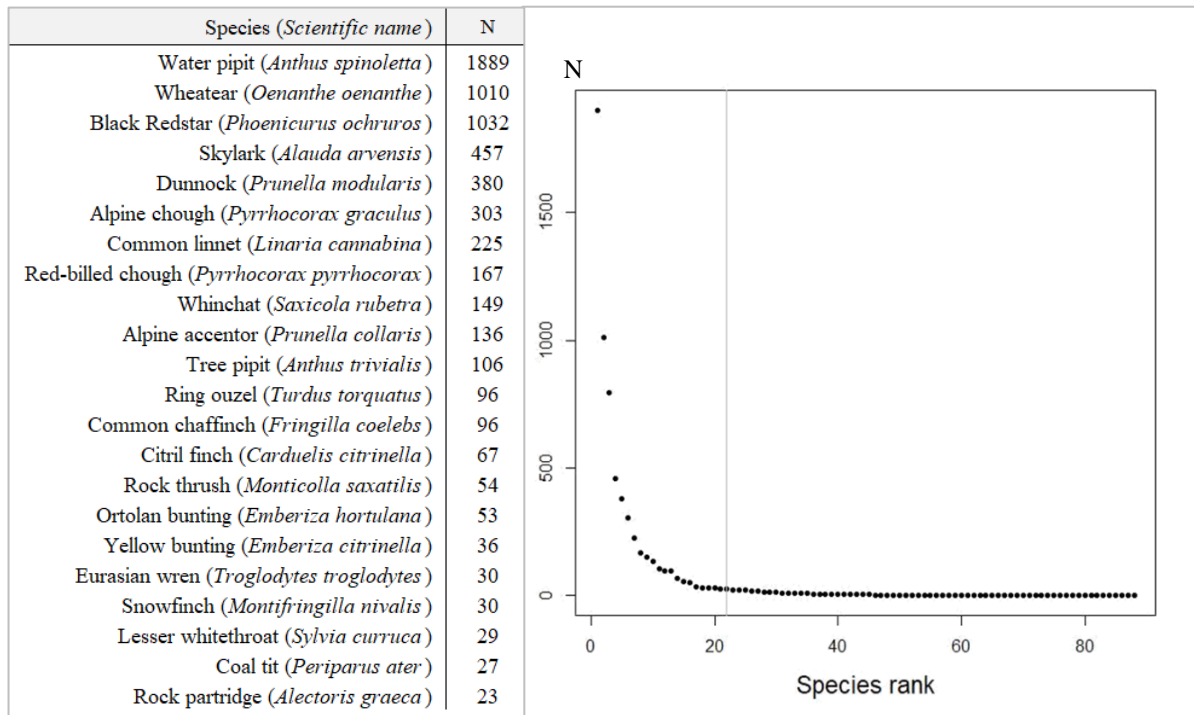


Figure 2: Species list ordered by occurrences (N) based on 1926 counts. The vertical line in right panel correspond to the last species in the list shown in the left side. For sites with temporal replicates, we randomly selected one replicate.

Table 1: Comparison of best model found with elevation or temperature, for each variable of interest describing the bird community. The set of environmental variables selected is totally similar for ‘temperature’ and ‘elevation’ models, and AICc are very similar ($\Delta AICc \leq 1$) unless for the cumulated abundances of all bird species, for which ‘elevation’ model performs better. AICc: Akaike information criterion corrected for low sample sizes. N.P. number of parameters implemented in the model.

Variable of interest	Explanatory variables		AICc	$\Delta AICc$	N.P.
All birds (richness) (Nspecies=69)	Rock (quadratic) + H. ligneous	+ Temperature (*)	6350.3	0	7
	Rock (quadratic) + H. ligneous	+ Elevation (*)	6350.2	-0.1	7
All birds (abd.) (Nspecies=69)	Rock (quadratic) + H. ligneous	+ Temperature (*)	7748.5	0	9
	Rock (quadratic) + H. ligneous	+ Elevation (*)	7744.9	-3.6	9
Meadow species (abd.) (Nspecies=18)	Rock (quadratic) + H. ligneous + primary productivity + grazing intensity	+ Temperature	7629.2	0	8
	Rock (quadratic) + H. ligneous + primary productivity + grazing intensity	+ Elevation	7629.2	0	8
Cold adapted (*) (abd.) (Nspecies=4)	Rock (quadratic) + H. ligneous + primary productivity	+ Temperature (*)	5405.8	0	8
	Rock (quadratic) + H. ligneous + primary productivity	+ Elevation (*)	5406.8	1	8

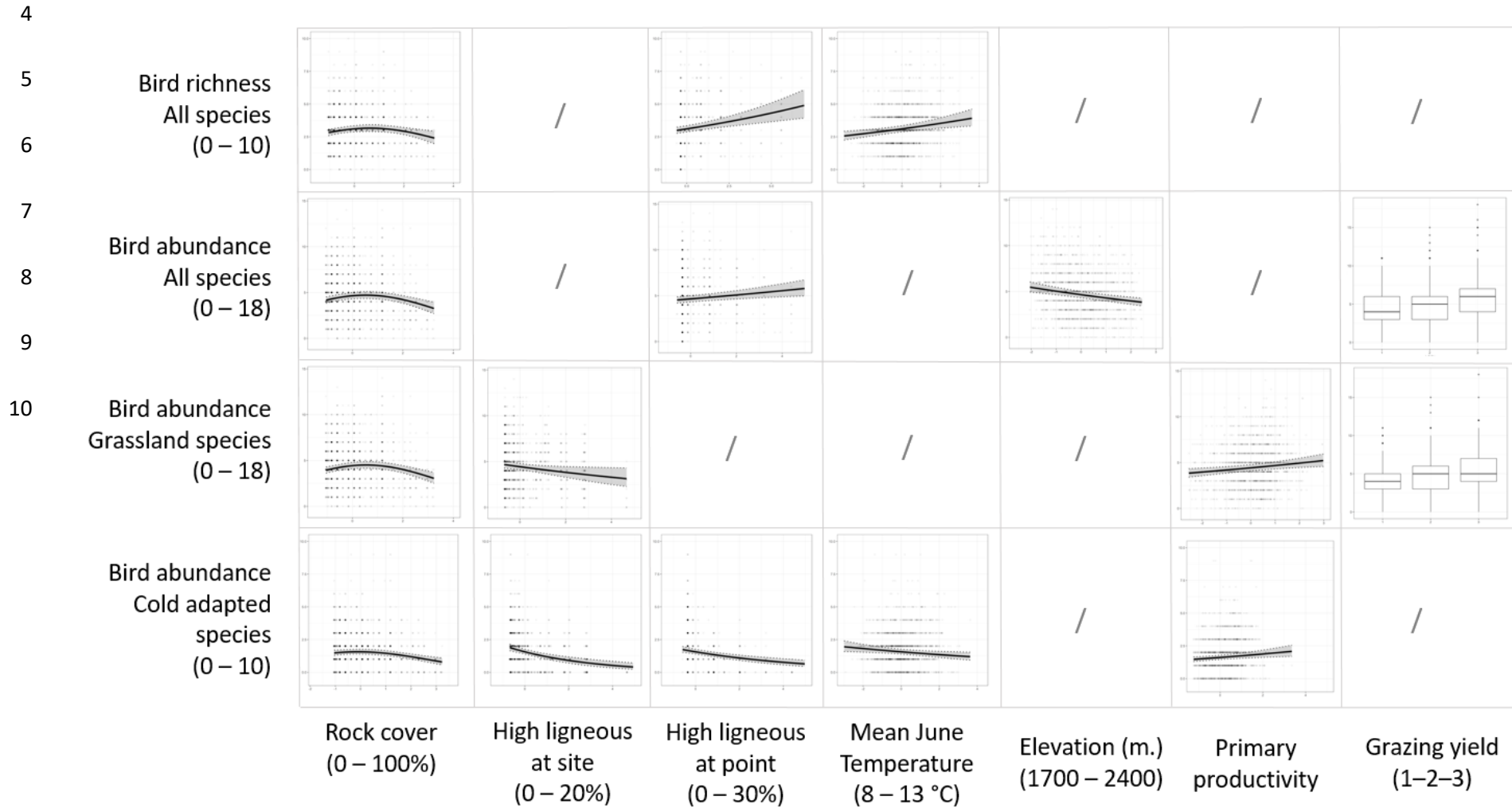
Table 2: Summary of the estimated effects of environmental covariates on species abundances (for Water pipit, Wheatear, Black redstart, and Skylark), and species presence (for Dunnock, Common linnet, Whinchat, and alpine accentor). N.T.: not tested. N= Cumulated counts; O= Number of occurrences; Var = Variable of interest modelled (Ab. for abundance and Pr. for presence); NDVI = Normalized difference vegetation Index as a proxy of primary productivity. TPI = Topographic position index (increases from valleys to mountain summits).

	N	O	V	ROCKS		HIGHER LIGN. (LOCAL)		HIGHER LIGN. (SITE)		GRAZING INTENS.		ELEV.		TEMP.		RES.PPI		LOWER LIGN.		TPI		SOLAR RAD.	
				Ef.	test	Ef.	test	Ef.	test	Ef.	test	Ef.	test	Ef.	test	Ef.	test	Ef.	test	Ef.	test	Ef.	test
All birds (richness)				0.05 -0.04	0.02 0.04	0.07 <0.001	0.0009 0.94	0.045 0.46	-0.06 0.001	0.065 <0.001	0.012 -0.017	0.58 0.19	0.012 0.54	0.007 0.57	-0.005 0.67								
All birds (ab.) - elevation				0.03 -0.04	0.01 <0.001	0.04 0.002	-0.05 0.15	0.1 0.04	-0.05 <0.001	N.T.	0.05 0.01	0.02 0.26	0.01 0.34	0.00 0.93									
All birds (ab.) - temperature				0.006 -0.04	0.66 <0.001	0.05 <0.001	-0.02 0.49	0.1 0.04	N.T.	0.03 0.08	0.07 <0.001	0.02 0.18	0.01 0.34	0.00 0.93									
Territorial birds above treeline (ab.)				0.06 -0.05	0.0036 <0.001	0.02 0.16	-0.07 0.035	0.1 0.03	-0.07 <0.001	0.03 0.16	0.08 <0.001	0.026 0.18	0.002 0.86	0.00 0.98									
Cold adapted species (*) (ab.)				-0.01 -0.06	0.70 0.002	-0.18 <0.001	-0.27 <0.001	0.017 0.72	0.05 0.07	-0.11 <0.001	0.13 <0.001	-0.007 0.73	0.006 0.66	0.00 0.97									
Water pipit (<i>Anthus spinoletta</i>)(*)	3027	1485	ab.	-0.30 -0.08	<0.001 <0.001	-0.33 <0.001	N.T.	0.10 <0.001	0.09 0.02	-0.1 0.001	0.29 <0.001	-0.01 0.54	0.006 0.31	-0.006 0.8									
Wheatear (<i>Oenanthe oenanthe</i>)	1564	940	ab.	0.08 -0.16	0.08 <0.001	-0.22 <0.001	N.T.	0.20 0.002	0.07 0.15	-0.14 0.006	0.13 0.12	-0.23 <0.001	-0.03 0.003	0.05 0.16									
Black redstart (<i>Phoenicurus ochruros</i>)	1257	878	ab.	0.47 -0.14	<0.001 <0.001	-0.09 0.02	N.T.	-0.63 0.16	0.05 0.06	-0.02 0.76	-0.02 0.67	-0.12 0.09	0.04 0.27	-0.023 0.009	-0.18 <0.001								
Skylark (<i>Alauda arvensis</i>)	619	416	ab.	-0.34 <0.001	-0.07 0.37	N.T.	0.96 -0.26	0.06 0.04	0.025 0.81	0.05 0.53	0.52 <0.001	-0.19 0.023	0.03 0.08	0.58 <0.001									
Dunnock (<i>Prunella modularis</i>)	604	451	pr.	0.20 -0.25	0.23 0.01	0.26 0.01	N.T.	0.09 0.65	-1.1 <0.001	0.94 -0.19	<0.001 0.05	-0.02 0.98	0.84 <0.001	-0.02 0.57	-0.45 <0.001								
Common linnet (<i>Linaria cannabina</i>)	321	215	pr.	-0.2 0.07	0.03 0.72	N.T.	1.72 -0.43	0.06 0.06	-0.44 <0.001	0.13 0.29	-0.02 0.92	-0.17 0.17	N.T.	N.T.									
Whinchat (<i>Saxicola rubetra</i>)	259	179	pr.	-1.98 <0.001	0.30 0.02	N.T.	-0.04 0.9	-0.1 0.71	0.32 0.14	1.12 0.03	0.37 0.07	N.T.	N.T.										
Alpine accentor (<i>Prunella collaris</i>)(*)	194	124	pr.	1.27 <0.001	-0.62 0.02	N.T.	0.4 0.06	0.57 0.004	-0.53 0.004	-0.96 0.002	-0.29 0.07	N.T.	-0.19 0.12										

1

2

3 *Figure 316: Correlations estimated as significant between bird richness, cumulated abundances of different guilds, and environmental variables.*



11

12

Table 3: Summary of the effects showed in Table 2 for species' level models.

SPECIES OR GROUP	N	O	Var.	ROCKS	HIGHER LIGNEOUS (LOCAL)	HIGHER LIGNEOUS (SITE)	LOWER LIGNEOUS	GRAZING YIELD	RES. PPI	ELEVATION	TEMPERATURE	SOLAR RADIATION	TPI
Water pipit (<i>Anthus spinoletta</i>)(*)	3027	1485	Ab.	↘	↘	N.T.	-	↗	↗	-	↘	-	-
Weather (<i>Oenanthe oenanthe</i>)	1564	940	Ab.	↘	↘	N.T.	↘	↗	-	-	↘	-	↘
Black redstar (<i>Phoenicurus ochruros</i>)	1257	878	Ab.	↘	↘	N.T.	-	↘	-	-	-	↘	↘
Skylark (<i>Alauda arvensis</i>)	619	416	Ab.	↘	-	N.T.	↘	↘	↗	-	-	↗	-
Dunnock (<i>Prunella modularis</i>)	604	451	Pr.	↘	↗	N.T.	↗	-	-	↘	-	↘	-
Common linnet (<i>Linaria cannabina</i>)	321	215	Pr.	↘	-	N.T.	-	↘	-	↘	-	N.T.	N.T.
Whinchat (<i>Saxicola rubetra</i>)	259	179	Pr.	↘	↗	N.T.	↗	-	↗	-	-	N.T.	N.T.
Alpine accentor (<i>Prunella collaris</i>)(*)	194	124	Pr.	↗	↘	N.T.	-	↗	↘	↗	↘	-	-

13

14

Correlations at species level

Best models for the eight most common territorial species are shown in Table 2. The sign and shape of relationships are shown in table 3, and estimates are in Table 2. Based on AICc, the effect of time of the day was retained in three species: The Eurasian skylark and the wheatear, with a hump shaped response to time of day, and the winchat, with a negative response to time of day.

Rock cover is a major environmental driver for birds in alpine meadows: most species strongly responded to this variable, with contrasted responses between species (Table 2 and 3). In Eurasian skylark, whinchat and common linnet bird abundance linearly decreases with rock cover so that the species are virtually absent above 30%, 50%, and 15% rock cover respectively; water pipit abundance is stable between 0 and 25% rock cover and then shrinks to 0 at 100% rock cover locations. Wheatear abundance doubles from 0 to 20% rock cover, then optimum is between 20 and 50% rock cover, and the species quickly shrinks above 50% rock cover and is absent in 100% rock cover areas. Black redstart abundances triple between 0% and 50% rock cover, optimum is between 50 and 90% rock cover, and the species is 2 times more abundant in 100% rock cover areas than in 0% rock cover areas. Alpine accentor abundance is positively and strongly correlated to rock cover, so that the species is absent under 20% rock cover. Eurasian skylark, common linnet and winchat abundances are negatively and linearly correlated to increasing rock cover, with a very strong negative effect of increasing rock cover for the winchat, absent above 50% rock cover.

The abundances of the three most common birds of the community, water pipit, wheatear, and black redstart, as well as the alpine accentor are negatively correlated to the presence of trees (reminder: the gradient is between 0 and 30% cover in this dataset). At the opposite dunnock and whinchat abundances or presence probabilities were positively correlated to the presence of trees in alpine meadows. For Eurasian skylark slope was negative but not significant (-0.07,

p=0.37), and common linnet did not show any significant response to the presence of trees in grasslands with weak slope and high p value (0.03, p=0.72).

The effect of grazing yield was significant in the two most common species: Water pipit and wheatear abundances were positively correlated with grazing pressure, with 10% more birds found at locations with maximum grazing intensity compared to other locations. Alpine accentor showed a similar response but there is weak evidence for this effect (slope=0.4, p=0.06). Skylark and common linnet abundances were positively correlated to grazing intensity, with 5 to 25% more birds of those species in the medium to intense grazing locations compared to locations without grazing clues on the vegetation. However, there was weak evidence for those effects in both species (p= 0.04 & p=0.06 respectively).

Three species' abundances were negatively correlated to the warmest temperatures: water pipit, wheatear and alpine accentor. Interestingly, water pipit abundances were 15 to 30% lower in warmest temperatures compared to coldest, but species was absent from sites with lower NDVI (slope=0.29, p<0.001). Wheatear showed similar response to temperature but weaker and opposite direction response to primary productivity (slope=0.12, p=0.12) In alpine accentor, negative effects of temperatures and primary productivity were both very important (slope=-0.53 and -0.96, p=0.004 & 0.002 respectively). Dunnock abundance and Common linnet presence probability were negatively correlated with increasing elevation (slope=-1.1 & -0.44 respectively, p<0.001 for each), and none of this species responded to primary productivity (p=0.92 & 0.98 respectively). Also black redstart and dunnock were less abundant in the locations which are very exposed to high solar radiation (slope=-0.18 & -0.45 respectively, p<0.001 for each). The Eurasian skylark didn't respond to elevation or temperatures, but abundances were markedly higher in locations with high primary productivity and high solar radiation (slope=0.52 & 0.58 respectively, p<0.001 for each). In Winchat high primary productivity was a necessity, species being absent in the lower 50% of the primary productivity

gradient (slope=1.12, $p=0.03$). Finally, two species showed decreasing abundances with increasing topographic position index with weak but significant effects: the wheatear, and the black redstart (slope=-0.02 & -0.03 respectively, $p<0.01$ for each).

Discussion

In the alpine meadows of France, the spatial distributions of most bird species seem constrained by temperature at their upper elevational limit. As a consequence of reduction of species diversity when mean temperature gets colder along the elevation gradient, alpine grassland bird community is strongly dominated by very few species in terms of abundances (Figure), which is a common characteristic of many low energy ecosystems (Gaston 2000). Focussing on abundance and distribution of most common birds living above tree line, we found no direct effect of elevation nor temperature, but we found that the abundance of birds is associated with the local primary productivity of plants. This result highlights the importance of resources, food income, for birds living in these harsh environments with short breeding season, in accordance with the results of two recent studies showing a positive correlation between plant productivity and passerines' productivity in alpine meadows (Meller et al. 2018, Saracco et al. 2019). Focussing on cold adapted species, we highlighted that birds' abundances decreased with increasing local temperatures, which is coherent with expectations formulated in introduction following niche theory. Finally, common birds living above tree line are also more abundant in intermediate to intensively grazed areas, thus common species of alpine grasslands seem to get more benefits than disadvantages from large domestic herbivores presence.

Energy is a major factor limiting the abundance of birds in alpine meadows. Individuals may get many advantages in terms of fitness when breeding next from insects, and seeds, their main resources (less energy needed and less predation risks to raise chicks, see e.g. Brodmann et al.

1997). Thus primary productivity may directly influence insects, flowers and seeds quantities, and thus bird biomass along elevational gradients. In addition we found that among habitat structure' variables, rock cover, which directly limit local energy production by plants, had the most important effect size for each species' abundance. Each species had a different response to rock cover (Table 2), thus as a consequence of this specialization, at community level, the effect of rock cover is not very strong on birds' abundances and diversity, as species are distributed along the gradient of local rock cover. This result highlights how a major environmental at species level may seem poorly relevant at community scale. This result also reveals the high degree of specialization of the alpine bird community to low productivity areas.

Alpine bird communities have interacted with pasture grazing practices for thousands of years (Asner et al. 2004). The positive correlation found between open habitat specialists' abundances and grazing intensity probably reveals the fingerprint of this long term human activity on alpine grassland bird community, or a deeper evolutionary link between grazing mammals and grassland birds. The high number of birds contacted in these areas reveals that common alpine birds exploit intensively grazed areas, probably for foraging. Depending on species, low and simple vegetation may help birds to catch insects (Loe et al. 2007), or to find specific vegetation for food. Loe *et al.* (2007) showed a positive short term effect of sheep grazing on alpine avifauna in semi-controlled condition, and explained this effect by a micro-habitat change after grazing that increases availability of birds' favorited preys. Laiolo *et al.* (2004) noticed that open habitat species benefited from grazing to a large extent, but found that only two species, the common linnet and the skylark, were more abundant in highly grazed pastures. Our results are partially similar, but we found that 5 of the 9 most common grassland alpine birds showed positive relationship to the impact of herbivorous mammals on vegetation.

Two recent studies showed negative population trends for western European mountain bird (Lehikoinen et al. 2014, 2018), which suggest that these species are already responding to

global climate change and to land use changes. Space for time substitution may overestimate the effects of landscape changes on common bird distribution in some cases (La Sorte et al. 2009, Bonthoux et al. 2013), however, here we clearly showed that both vegetation structure, and temperature, influence the alpine bird community. We found that tree cover increased diversity and abundance of birds in general, at the expense of open habitat species, which negatively responded to even low tree cover. This variable is thus of major interest to predict the change of alpine bird diversity. With an upward shift of forests, which will probably occur next from existing treelines, the overall community of birds living in open landscapes would have to shift to higher locations and would thus face an increasing fragmentation by rock cover with elevation. From our results we would predict that some species would tolerate it, like wheatear and common linnet, because those species show no negative response to this variable even at very high cover. Other species like skylark, water pipit or whinchat, have less propensity to tolerate for high rock cover, the two first avoid warm places (temperature or exposition respectively), but the latter appreciates warm temperatures. Theoretically, the suitable areas for alpine specialists like snowfinch or alpine accentor being smaller at the summits, these species are considered as much more exposed to local and global extinction due to global climate change (La Sorte and Jetz 2010, Dirnböck et al. 2011, Dullinger et al. 2012), as their distribution cannot shift to higher locations. However those species tolerate very high rock cover, which may help them to cope with vegetation change in grasslands. Also the response of the community to temperature is not homogeneous: 3 of the 9 most common species of alpine birds are constrained in their abundances or distribution by warm conditions above 1800 meters, and 3 are constrained by elevation and probably cold conditions. Predicting the response of alpine bird to global change not only requires to account for temperature change (Sofaer et al. 2018), but also to account for vegetation structure change, and local primary productivity change, following different climate scenarios and different agricultural scenarios, as agricultural

practices and grazing strongly influence the tree line (Körner and Paulsen 2004, Vitasse et al. 2012, see e.g. Fonderflick et al. 2010 for the interaction with bird communities)

Conclusion

We highlighted the local influence of temperature, vegetation structure, primary productivity, as well as an interaction with grazing intensity by large herbivorous mammals on bird community living above tree line. This community locally respond to climate forcing and biotic interactions with human practices, which offers a scientific opportunity to monitor the evolution of the effect of those drivers in a very simple ecological context (Chamberlain et al. 2012, Payne et al. 2017, Quintero and Jetz 2018). Such monitoring is now implemented in France. To finally confront these results with future observations, thus temporal response of species and community, we suggest to develop explicit predictions and explicit prediction of vegetation habitat structure with different climate and agricultural scenarios, as recently done by Thuiller et al. (2018).

Acknowledgements

Jean-Yves Barnagaud, Carole Birck, Anne Delestrade, Daniel Demontoux, Ludovic Imbertis, Adrien Jailloux, Eric Sourp, and all observers of the national sampling scheme listed in supplementary material.

Birds above tree line as indicators of global changes:

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table A1: Species list and species selections for analysis

Rank	Scientific name	English name	French name	Territorial	Open hab.	Cold
1	<i>Anthus spinoletta</i>	Water pipit	Pipit spioncelle	X	X	X
2	<i>Oenanthe oenanthe</i>	Weathear	Traquet motteux	X	X	
3	<i>Phoenicurus ochruros</i>	Black Redstar	Rougequeue noir	X	X	
4	<i>Alauda arvensis</i>	Eurasian Skylark	Alouette des champs	X	X	
5	<i>Prunella modularis</i>	Dunnoch	Accenteur mouchet	X	X	
6	<i>Pyrrhocorax graculus</i>	Alpine chough	Chocard a bec jaune			
7	<i>Carduelis cannabina</i>	Common linnet	Linotte melodieuse	X	X	
8	<i>Saxicola rubetra</i>	Winchat	Tarier des pres	X	X	
9	<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	Red-billed Chough	Crave a bec rouge			
10	<i>Prunella collaris</i>	Alpine accentor	Accenteur alpin	X	X	X
11	<i>Anthus trivialis</i>	Tree pipit	Pipit des arbres	X	X	
12	<i>Fringilla coelebs</i>	Common Chaffinch	Pinson des arbres	X	X	
13	<i>Turdus torquatus</i>	Ring Ouzel	Merle a plastron	X	X	X
14	<i>Carduelis citrinella</i>	Citril finch	Venturon montagnard	X	X	
15	<i>Monticola saxatilis</i>	Common Rock Thrush	Monticole de roche	X	X	
16	<i>Emberiza hortulana</i>	Ortolan bunting	Bruant ortolan	X	X	
17	<i>Troglodytes troglodytes</i>	Eurasian Wren	Troglodyte mignon	X	X	
18	<i>Sylvia curruca</i>	Lesser Whitethroat	Fauvette babillarde	X	X	
19	<i>Emberiza citrinella</i>	Yellowhammer	Bruant jaune	X	X	
20	<i>Montifringilla nivalis</i>	White-winged Snowfinch	Niverolle alpine	X	X	X
21	<i>Motacilla cinerea</i>	Grey Wagtail	Berg. des ruisseaux	X		
22	<i>Acanthis flammea</i>	Common Redpoll	Sizerin flamme	X		
23	<i>Turdus viscivorus</i>	Mistle Thrush	Grive draine	X		
24	<i>Corvus corone</i>	Carriion Crow	Corneille noire			
25	<i>Alectoris graeca</i>	Rock Partridge	Perdrix bartavelle	X		
26	<i>Periparus ater</i>	Coal Tit	Mesange noire	X		
27	<i>Falco tinnunculus</i>	Common Kestrel	Faucon crecerelle			
28	<i>Loxia curvirostra</i>	Red Crossbill	Bec croise des sapins	X		
29	<i>Lagopus muta</i>	Rock Ptarmigan	Lagopede alpin	X		
30	<i>Corvus corax</i>	Northern Raven	Grand corbeau			
31	<i>Emberiza cia</i>	Rock Bunting	Bruant fou	X		
32	<i>Lanius collurio</i>	Red-backed Shrike	Piegrieche ecorcheur	X		
33	<i>Saxicola rubicola</i>	European Stonechat	Tarier patre	X		
34	<i>Anthus campestris</i>	Tawny Pipit	Pipit rousseline	X		
35	<i>Eritacus rubecula</i>	European Robin	Rougegorge familier	X		
36	<i>Coturnix coturnix</i>	Common Quail	Caille des bles	X		
37	<i>Phylloscopus collybita</i>	Common Chiffchaff	Pouillot veloce	X		
38	<i>Cuculus canorus</i>	Common Cuckoo	Coucou gris	X		
39	<i>Phylloscopus bonelli</i>	Western Bonelli's Warbler	Pouillot de bonelli	X		
40	<i>Serinus serinus</i>	European Serin	Serin cini	X		
41	<i>Cinclus cinclus</i>	White-throated Dipper	CinCLE plongeur	X		
42	<i>Motacilla alba</i>	White Wagtail	Bergeronnette grise	X		
43	<i>Turdus merula</i>	Common Blackbird	Merle noir	X		
44	<i>Carduelis carduelis</i>	European Goldfinch	Chardonneret elegant	X		
45	<i>Lyrurus tetrix</i>	Black Grouse	Tetras lyre	X		
46	<i>Poecile montanus</i>	Willow Tit	Mesange boreale	X		
47	<i>Turdus philomelos</i>	Song Thrush	Grive musicienne	X		
48	<i>Sylvia atricapilla</i>	Eurasian Blackcap	Fauvette a tete noire	X		
49	<i>Parus major</i>	Great Tit	Mesange charbonniere	X		
50	<i>Sylvia borin</i>	Garden Warbler	Fauvette des jardins	X		
51	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	Spotted Nutcracker	Cassenoix mouchete	X		
52	<i>Tichodroma muraria</i>	Wallcreeper	Tichodrome echelette	X		
53	<i>Perdix perdix</i>	Grey Partridge	Perdrix grise	X		
54	<i>Columba palumbus</i>	Common Wood Pigeon	Pigeon ramier	X		
55	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Common Redstart	Rougequeue a front blanc	X		
56	<i>Regulus regulus</i>	Goldcrest	Roitelet huppe	X		
57	<i>Sylvia communis</i>	Common Whitethroat	Fauvette grisette	X		
58	<i>Regulus ignicapilla</i>	Common Firecrest	Roitelet triple bandeau	X		
59	<i>Dendrocopos major</i>	Great Spotted Woodpecker	Pic epeiche	X		
60	<i>Lullula arborea</i>	Woodlark	Alouette lulu	X		
61	<i>Cyanistes caeruleus</i>	Eurasian Blue Tit	Mesange bleue	X		
62	<i>Picus viridis</i>	European Green Woodpecker	Pic vert	X		
63	<i>Petronia petronia</i>	Rock Sparrow	Moineau soulcie	X		
64	<i>Lophophanes cristatus</i>	European Crested Tit	Mesange huppee	X		
65	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Eurasian Bullfinch	Bouvreuil pivoine	X		
66	<i>Certhia familiaris</i>	Eurasian Treecreeper	Grimpreau des bois	X		
67	<i>Accipiter nisus</i>	Eurasian Sparrowhawk	Epervier d Europe			
68	<i>Pica pica</i>	Eurasian Magpie	Pie bavarde			
69	<i>Garrulus glandarius</i>	Eurasian Jay	Geai des chenes	X		
70	<i>Dryocopus martius</i>	Black Woodpecker	Pic noir	X		
71	<i>Vanellus vanellus</i>	Northern Lapwing	Vanneau huppe	X		
72	<i>Chloris chloris</i>	European Greenfinch	Verdier	X		
73	<i>Jynx torquilla</i>	Eurasian Wryneck	Torcol fourmilier	X		
74	<i>Merops apiaster</i>	Merops apiaster	Guepier d Europe	X		
75	<i>Upupa epops</i>	Eurasian Hoopoe	Huppe fasciee	X		
76	<i>Crex crex</i>	Corn Crane	Rale des genets	X		

ID	SITE	ZONE	2014	2015	2016	2017	REP.
1	Arsine	ECRINS	1	1	1	1	4
2	Carmetran	ECRINS	0	1	0	0	1
3	Combeynot	ECRINS	1	0	0	0	1
4	Basset	ECRINS	1	0	0	0	1
5	Valestreche	ECRINS	1	1	1	1	4
6	charges	ECRINS	0	1	0	0	1
7	Distroit	ECRINS	1	1	1	1	4
8	Oucanes	ECRINS	1	0	0	0	1
9	Clavans	ECRINS	1	1	1	1	4
10	Etancons	ECRINS	1	0	0	0	1
11	Oulles	ECRINS	0	1	0	0	1
12	Estaris	ECRINS	0	1	0	0	1
13	Clapierroux	ECRINS	1	0	0	0	1
14	combe guyon	ECRINS	0	1	0	0	1
15	Cote belle	ECRINS	1	1	1	0	3
16	Beranne	ECRINS	0	1	0	0	1
17	Tiriere	ECRINS	1	1	1	1	4
18	Vaccivier	ECRINS	1	0	0	0	1
19	Fournel bas	ECRINS	0	1	1	1	3
20	Jas-la-croix	ECRINS	1	0	0	1	2
21	Val Haute	ECRINS	1	1	0	0	2
77	Taillefer	ECRINS	0	0	1	1	2
78	vallonpierre	ECRINS	0	0	1	0	1
79	Besse	ECRINS	0	0	1	0	1
80	Bagnols	ECRINS	0	0	1	0	1
81	morgon	ECRINS	0	0	1	0	1
82	Galibier	ECRINS	0	0	1	0	1
83	fournel haut	ECRINS	0	0	1	0	1
90	RISTOLAS	ECRINS	0	0	0	1	1
91	Valsenestre	ECRINS	0	0	0	1	1
92	Bufte	ECRINS	0	0	0	1	1
93	Emparis	ECRINS	0	0	0	1	1
94	Le Vallon	ECRINS	0	0	0	1	1
95	Vallon Cros	ECRINS	0	0	0	1	1
96	Tissap	ECRINS	0	0	0	1	1
97	Mizoen	ECRINS	0	0	0	1	1
22	Col des Champs	MERCANTOUR	0	1	0	0	1
23	Pra Giraud	MERCANTOUR	0	1	1	1	3
24	Muletiers	MERCANTOUR	0	1	1	1	3
25	Tardee	MERCANTOUR	0	1	0	0	1
26	Sagnas	MERCANTOUR	0	2	0	0	2
27	Sadour	MERCANTOUR	0	1	1	1	3
28	Merveilles	MERCANTOUR	0	2	0	0	2
29	Sabion	MERCANTOUR	0	2	1	1	4
30	Font Creze	MERCANTOUR	0	1	1	1	3
31	Sanguiniere	MERCANTOUR	0	1	0	0	1
32	Ferisson	MERCANTOUR	0	1	0	0	1
33	Madone	MERCANTOUR	0	1	1	1	3
71	Signal	MERCANTOUR	0	0	1	0	1
72	Millefont	MERCANTOUR	0	0	1	0	1
73	Sanguiniere Boucharde	MERCANTOUR	0	0	1	0	1
74	Pre Premier	MERCANTOUR	0	0	1	0	1
75	Roya	MERCANTOUR	0	0	1	0	1
76	Pepin	MERCANTOUR	0	0	1	0	1
99	Esbéliousses	MERCANTOUR	0	0	0	1	1
100	RAUS	MERCANTOUR	0	0	0	1	1
101	AUTIER	MERCANTOUR	0	0	0	1	1
102	AUTAPIE	MERCANTOUR	0	0	0	1	1
103	ESPAUL	MERCANTOUR	0	0	0	1	1
104	ALPE	MERCANTOUR	0	0	0	1	1

Table A2: Sites in the different regions of monitoring and temporal sampling plan. Y: Year; NB: Number; TP: Temporal; PYR: Pyrenees.

ID	SITE	ZONE	2014	2015	2016	2017	REP.
34	Plan de l'Aiguille	MONTBLANC	1	1	0	1	3
35	Anterne	MONTBLANC	2	1	0	1	4
36	Balme	MONTBLANC	1	1	0	1	3
37	Carlaveyron	MONTBLANC	1	1	0	1	3
38	Col de la fenêtre	MONTBLANC	2	1	0	0	3
39	Lac des Chezerys	MONTBLANC	2	1	0	1	4
40	Loriaz	MONTBLANC	1	1	0	1	3
41	Moede	MONTBLANC	2	0	1	1	4
42	Pormenaz	MONTBLANC	1	1	0	0	2
43	Sales	MONTBLANC	0	1	0	0	1
98	Lac du Charvin	MONTBLANC	0	0	1	1	2
44	Cuarde	WESTERN PYR.	1	1	1	1	4
45	Larry	WESTERN PYR.	1	0	0	0	1
46	Souperret	WESTERN PYR.	0	1	0	0	1
47	Cap de long Aure	WESTERN PYR.	1	0	0	0	1
48	Estibere	WESTERN PYR.	0	1	0	0	1
49	Portet	WESTERN PYR.	1	1	0	1	3
50	Cabaliros	WESTERN PYR.	0	1	0	0	1
51	Ilheou	WESTERN PYR.	1	1	1	1	4
52	Migouelou	WESTERN PYR.	0	1	0	0	1
53	Gaube	WESTERN PYR.	1	0	0	0	1
54	Wallon Est	WESTERN PYR.	0	1	0	0	1
55	Wallon Ouest	WESTERN PYR.	1	1	1	1	4
56	Ardiden	WESTERN PYR.	1	0	0	0	1
57	Tourmalet	WESTERN PYR.	0	1	0	0	1
58	Troumouse	WESTERN PYR.	1	1	1	1	4
59	Ayous	WESTERN PYR.	1	1	1	1	4
60	Pombie	WESTERN PYR.	1	0	0	0	1
61	Pourtalet Est	WESTERN PYR.	0	1	0	0	1
62	La Pierre Saint-Martin	WESTERN PYR.	0	1	0	0	1
63	Ardounes	WESTERN PYR.	0	1	1	1	3
900	Aragon	WESTERN PYR.	0	0	2	0	2
901	Benou	WESTERN PYR.	0	0	2	1	3
902	Ehujarre	WESTERN PYR.	0	0	2	0	2
903	Soum Lagaube	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
904	Soulor	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
66	Aneou	WESTERN PYR.	0	0	4	0	4
906	Soum Arrouy	WESTERN PYR.	0	0	2	0	2
908	Ossoue	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
67	Saux	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
910	Cherue	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
911	Odei	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
912	Packe	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
69	Larribet	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
64	Mayouret	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
65	Arlet	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
68	Bernatoire	WESTERN PYR.	0	0	2	0	2
70	Peyres Aubes	WESTERN PYR.	0	0	1	0	1
86	Aubert	WESTERN PYR.	0	0	0	1	1
84	Pourtalet Ouest	WESTERN PYR.	0	0	0	1	1
85	Glère	WESTERN PYR.	0	0	0	1	1
89	Bouleste	WESTERN PYR.	0	0	0	1	1
88	Isaby	WESTERN PYR.	0	0	0	1	1
87	Ourtiga	WESTERN PYR.	0	0	0	1	1

Table A2 (end): Sites in the different regions of monitoring and temporal sampling plan. Y: Year; NB: Number; TP: Temporal; PYR: Pyrenees

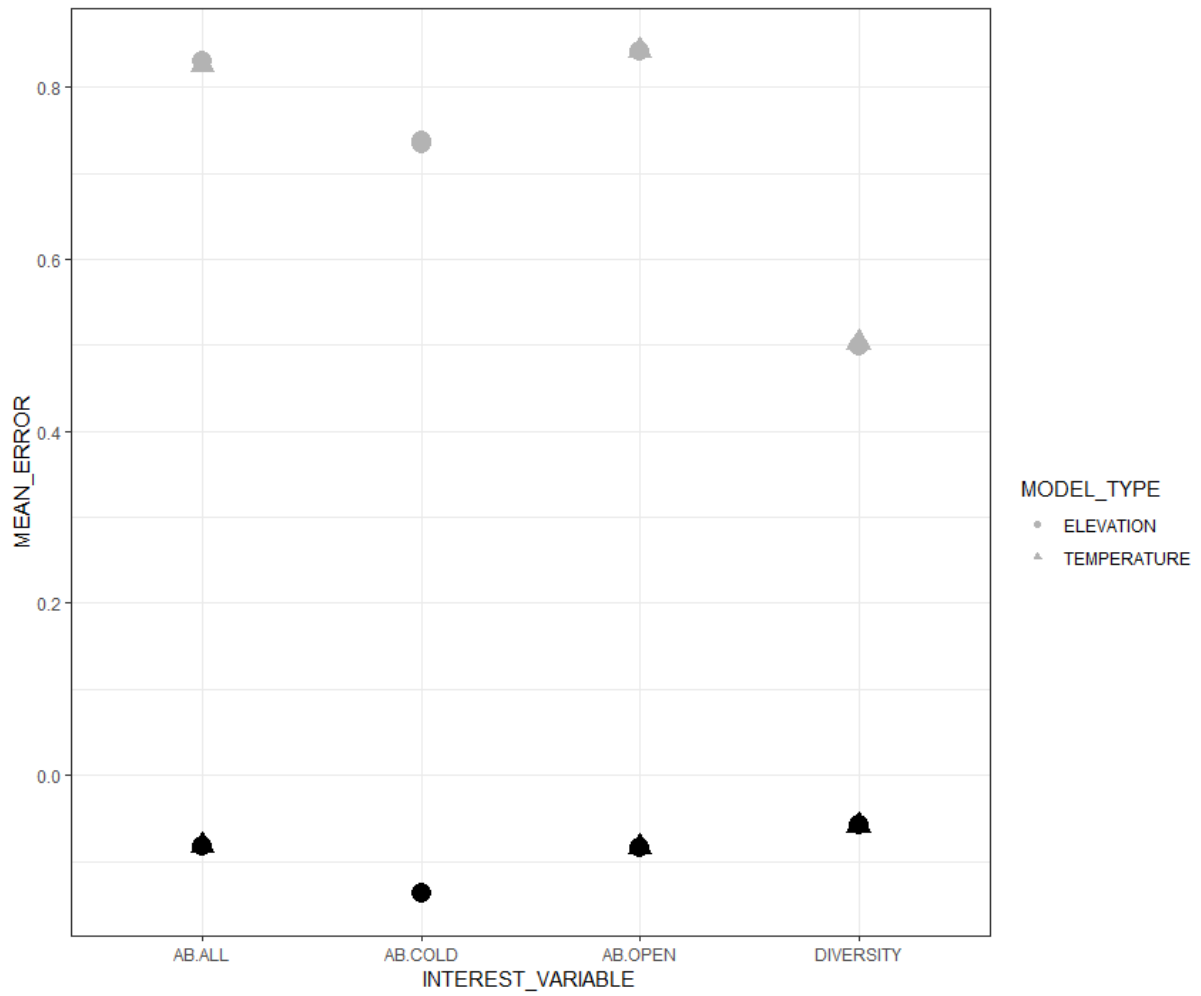


Figure A1: Mean error (black dots) and variance (grey dots) for community level models including elevation (dots) or temperature (triangle) as covariates. All paired models are very similar in terms of bias (mean error) and error variance.

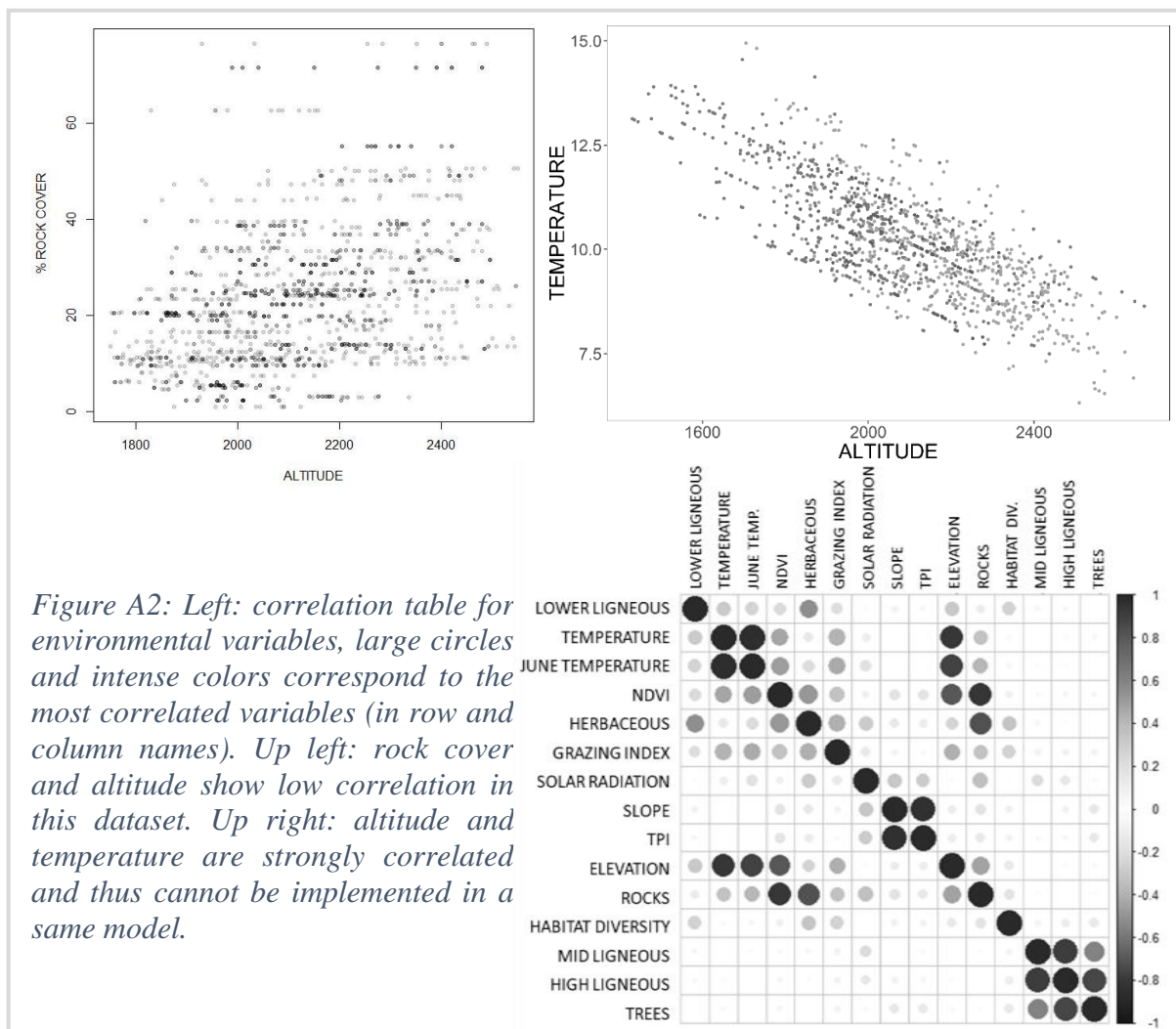


Figure A2: Left: correlation table for environmental variables, large circles and intense colors correspond to the most correlated variables (in row and column names). Up left: rock cover and altitude show low correlation in this dataset. Up right: altitude and temperature are strongly correlated and thus cannot be implemented in a same model.

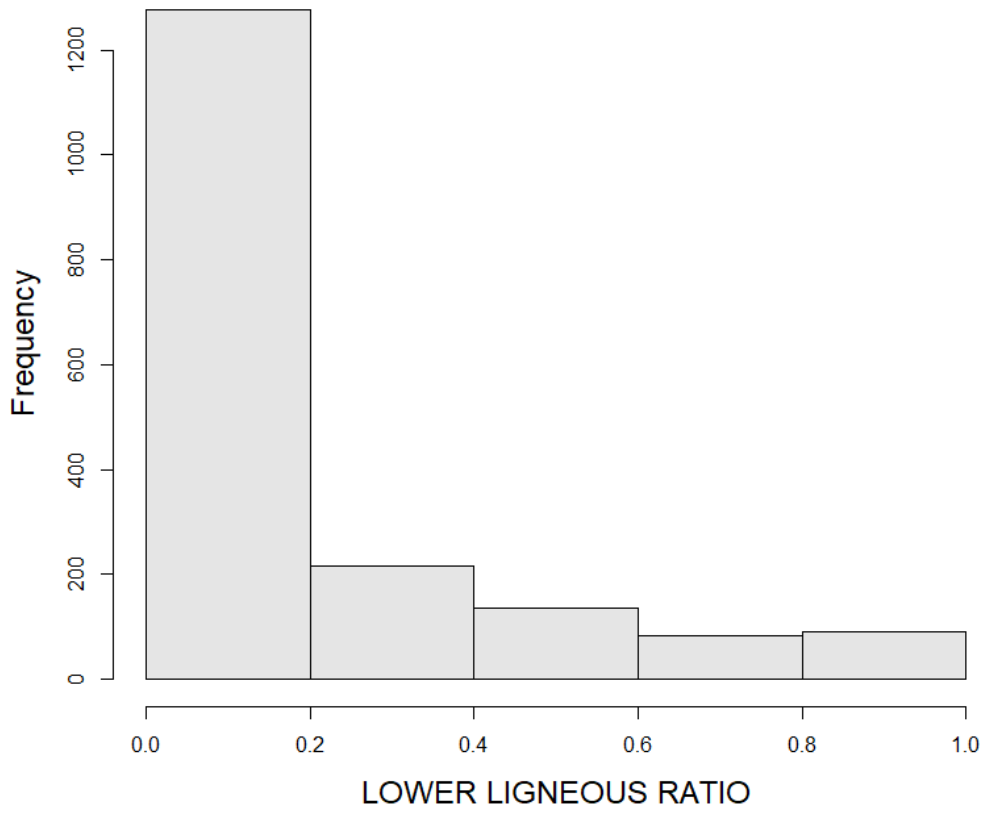


Figure A3: Frequency histogram for lower ligneous ratio in a 100 meter radius around point counts ($N=1801$)

SPECIES	N	O	Variable of interest	Model	ΔAIC_c
Water pipit (<i>Anthus spinoletta</i>)(*)	1635	1483	Abundance	TREE + ROCK(2) + RESNDVI + AGRI + TEMP	0
				TREE + ROCK(2) + RESNDVI + AGRI + ALT	5.4
				TREE + ROCK(2) + RESNDVI + AGRI	8.9
Weather (<i>Oenanthe oenanthe</i>)	1097	938	Abundance	HOUR + TREE + LOW_LIGN + TPI + ROCK(2) + AGRI + TEMP	0
				HOUR + TREE + LOW_LIGN + TPI + ROCK(2) + AGRI + ALT	5
				HOUR + TREE + LOW_LIGN + TPI + ROCK(2) + AGRI + PPI + TEMP	-0.3
Black redstar (<i>Phoenicurus ochruros</i>)	1032	877	Abundance	SOL_RAD + TPI + TREE + ROCK(2) + ALT	4.2
				SOL_RAD + TPI + TREE + ROCK(2) + TEMP	3.7
				SOL_RAD + TPI + TREE + ROCK(2) + AGRI (2)	0
				SOL_RAD + TPI + TREE + ROCK(2) + PPI	1.7
				SOL_RAD + TPI + TREE + ROCK(2)	2.6
Skylark (<i>Alauda arvensis</i>)	544	415	Abundance	HOUR + LOW_LIGN + ROCK (2) + SOL_RAD + PPI + AGRI(2) + TPI + ALT	0.3
				HOUR + LOW_LIGN + ROCK (2) + SOL_RAD + PPI + AGRI(2) + TPI + TEMP	0
				HOUR + LOW_LIGN + ROCK (2) + SOL_RAD + PPI + AGRI(2) + TPI	-1.7
				HOUR + LOW_LIGN + ROCK (2) + SOL_RAD + PPI + AGRI(2)	-0.4
				HOUR + LOW_LIGN + ROCK (2) + SOL_RAD + PPI + AGRI	1.9
				HOUR + LOW_LIGN + ROCK (2) + SOL_RAD + PPI	0
Dunnock (<i>Prunella modularis</i>)	511	449	Presence	TREE + LOW_LIGN + SOL_RAD + ROCK (2) + ALT	0
				TREE + LOW_LIGN + SOL_RAD + ROCK (2) + TEMP (2)	20.0
				TREE + LOW_LIGN + SOL_RAD + ROCK (2)	43.1
				TREE + LOW_LIGN + SOL_RAD + ALT	2.9
				TREE + LOW_LIGN + SOL_RAD + ALT + TPI	4.7
Common linnet (<i>Linaria cannabina</i>)	308	215	Presence	ROCK + AGRI(2) + ALT	0
				ROCK + AGRI(2) + TEMP	10.7
				ALT + AGRI(2)	1.3
				ALT	2
Whinchat (<i>Saxicola rubetra</i>)	212	178	Presence	HOUR + TREE + ROCK + PPI + LOW_LIGN + TEMP	2.1
				HOUR + TREE + ROCK + PPI + LOW_LIGN	0
				HOUR + TREE + ROCK + PPI	1.5
				HOUR + TREE + ROCK	4.5
Alpine accentor (<i>Prunella collaris</i>)(*)	199	124	Presence	TREE + ROCK + PPI + AGRI + ALT	0.2
				TREE + ROCK + PPI + AGRI + TEMP	0
				TREE + ROCK + PPI + TEMP	0.9

Figure A17: Species level models comparison based on AICc: Aikaike Information Criterion corrected for small dataset.

Discussion

Les gradients altitudinaux de diversité ont été très étudiés depuis Humboldt (Körner 2004, McCain 2009, Zuloaga and Kerr 2017, Moret et al. 2019). Cependant, la plupart des études et notamment celles qui concernent les oiseaux ont été menées dans des conditions différentes les unes des autres (en termes de techniques d'échantillonnage, de gradient altitudinal couvert, de communauté, etc.) et avec des questions sous-jacentes variées, menant à des plans d'échantillonnage différents (Chamberlain et al. 2012, Quintero and Jetz 2018). Notre étude en multi-site et dans des habitats homogènes permet de mieux comprendre les variables qui influent localement sur la communauté des oiseaux des milieux ouverts d'altitude. Parmi les résultats présentés dans ce chapitre, il est particulièrement intéressant de noter que l'abondance de ces espèces répond localement à des contraintes thermiques. Ces résultats confirment que les contraintes thermiques influent directement et indirectement sur les abondances et répartitions d'espèces, même à l'échelle locale sur le gradient altitudinal. Nous validons donc ici avec une nouvelle approche pour cet écosystème, la validité du mécanisme sur lequel reposent les études formulant des prédictions sur les réponses des espèces aux futurs changements de température. Les résultats obtenus ici permettent également de quantifier la force de ces liens et ont notamment révélé l'importance de la production primaire locale pour expliquer l'abondance ou la répartition de certaines espèces. Dans le cadre d'un suivi à long terme, ici le suivi temporel des oiseaux de montagne (STOM), émettre des prédictions serait une démarche logique notamment pour mettre les connaissances actuelles de ces systèmes à l'épreuve des observations futures. Nous n'avons cependant pas souhaité émettre de prédictions directement à partir des modèles développés dans ce chapitre. Je discuterai ici de ce choix et

des conditions à réunir pour émettre des prédictions pertinentes en fonction de l'évolution de ce contexte écologique.

Selon les scénarios de changements climatiques affichés par le GIEC (Stocker et al. 2013b), il est probable que les températures moyennes du 21^{ème} siècle augmentent de 3 à 6°C, une magnitude égale voire supérieure à la moitié de la variation existante entre les différents sites de notre étude (Figure), et environ égale à la variation de température existant entre les sites d'une même tranche altitudinale à l'échelle de la France (Figure). On peut donc s'attendre à ce que les abondances des espèces qui répondent spatialement à la température présentent des évolutions temporelles directement corrélées à ces évolutions attendues. On peut également s'attendre à ce que ces changements de température influencent la structure des habitats, et influencent donc indirectement la répartition des oiseaux. Il est cependant difficile de déduire quelles seront les conséquences locales de ces évolutions de températures moyennes sur l'habitat, du fait notamment de la complexité de la topographie des zones de montagne, qui crée de forts contrastes locaux de conditions atmosphériques (Daly et al. 2010). On s'attend par exemple à des conséquences plus fortes des changements de température sur la biodiversité au niveau des sites les moins exposés au froid nocturne, car celui-ci tamponne le climat en altitude (Körner 2007). On s'attend également à des patrons altitudinaux de changement de communautés dépendants de l'exposition des sites aux « inversions » de températures nocturnes (vallées où l'air froid descend durant la nuit, Patsiou et al. 2017). Enfin, il est possible que ces modifications attendues des températures moyennes bouleversent les activités de pâturage en montagne (EFESE 2018), directement par l'augmentation ou la diminution de la production primaire, ou indirectement via des répercussions en plaines des changements de climat, et des choix socio/économiques pour ce secteur.

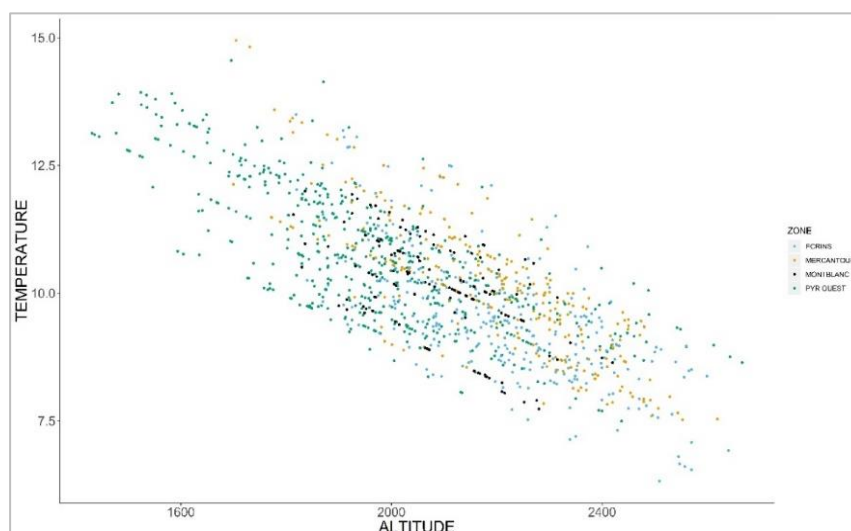


Figure 1: Température moyenne du mois de juin estimée pour les différents points de mesure du STOM en 2013-2017, en fonction de l'altitude. Le patron en lignes est dû à une correction locale de la température (estimée dans une surface de 1 kilomètre) en fonction de l'altitude du point. Noter que la différence entre les points les plus chauds et les points les plus froids d'une tranche altitudinale correspond environ à l'ampleur des changements climatiques moyens prévus pour le 21^{ème} siècle.

Pour prédire l'effet des changements de température sur l'avifaune alpine, il est crucial de pouvoir prédire l'évolution de la végétation en réponse aux changements attendus de climat. La structure végétale a en effet une influence majeure sur la plupart des oiseaux et sur cette communauté, ce qui est largement démontré dans la littérature (e.g. Jetz et al. 2007), et confirmé dans notre étude. Comme nous l'avons vu en introduction et dans ce chapitre, la présence de ligneux limite fortement la distribution et l'abondance des oiseaux spécialistes des pelouses alpines à leur limite inférieure. En limite supérieure, la présence des rochers contraint également certaines espèces. Hors, les mécanismes permettant la constitution d'habitats de pelouses sur un substrat rocheux se déroulent sur des temps bien plus longs que la montée forestière sous l'effet du réchauffement (Boulangéat et al. 2014). La présence de grands mammifères

herbivores et les pratiques associées au pâturage peuvent également influencer très fortement le développement des végétaux (Figure 18), et particulièrement définir et modifier la limite forestière. La meilleure procédure pour émettre des prédictions sur les oiseaux des pelouses alpines serait donc dans un premier temps, de prédire les effets synergiques du climat, des précipitations, et de l'herbivorie par les grands mammifères sur la végétation selon plusieurs scénarios d'évolution du réchauffement du climat global et des pratiques d'élevage en montagne. Dans un second temps, ces scénarios d'évolution de la végétation, du climat et de l'élevage pourraient permettre de prédire des changements d'abondance et de répartition des espèces d'oiseaux alpins, en fonction de leur réponse observée au climat et à l'habitat (voir le paragraphe suivant et la discussion générale pour les limites de ce dernier point).

Prédire à partir de scénarios précis d'évolution de la végétation aurait l'avantage de produire une prédiction spatialement explicite pour vérifier l'exposition des populations au risque d'extinction locale au regard des connaissances existantes. Les oiseaux les plus localisés en altitude, comme la Niverolle alpine, l'Accenteur alpin ou le lagopède alpin par exemple sont théoriquement les plus exposés aux extinctions locales dans le contexte du réchauffement (Freeman et al. 2018). Cependant, ces espèces sont moins exposées à des variations d'habitat car elles se trouvent très haut en altitude et donc dans des habitats peu exposés aux changements de végétation. A l'inverse, les espèces plus spécialistes des pelouses se trouvent plus bas en altitude, plus proches des lisières forestières et sont donc très exposées à des pertes d'habitat. Ces espèces des pelouses pourraient donc présenter des tendances très négatives voire être plus menacées que d'autres espèces vivant plus haut sur le gradient altitudinal. De tels modèles prenant en compte l'évolution de la végétation ont été récemment développée par Thuiller et al. (2018) sur un ongulé de montagne et pourraient être relativement aisément développés sur les oiseaux. Ces modèles prédictifs auraient également pour intérêt, dans ce contexte, de

pouvoir renseigner les politiques publiques en projetant les conséquences de différents choix de sociétés notamment les décisions concernant l'économie de l'élevage sur la biodiversité en montagne, et en identifiant des lieux et des espèces présentant des enjeux de conservation.



Figure 18: La destruction des ligneux par le feu est une pratique très ancienne associée à l'élevage en montagne, qui pourrait limiter les conséquences des changements de climat sur la structure de la végétation dans les milieux d'altitude.

Comme nous l'avons vu en introduction, la prédiction à partir de patrons observés repose sur un certain nombre d'hypothèses restrictives, comme par exemple le fait de ne pas prendre en compte le potentiel adaptatif des populations. Faire des prédictions à partir des corrélations décrites dans ce chapitre, basées sur le temps présent et donc une variation spatiale, nécessite également de faire l'hypothèse de l'équivalence de l'espace et du temps dans la réponse des espèces aux variables étudiées, ce qui peut être fortement critiqué en l'absence de lien direct et fonctionnel entre les variables d'intérêt et les variables explicatives (Bonthoux et al. 2013, Damgaard 2019). Hors, l'approche corrélatrice sur laquelle repose cette étude fournit une vision

synthétique des réponses des espèces à leur environnement, mais ne permet pas toujours d'identifier les mécanismes à l'origine des patrons observés.

Par exemple, dans ces environnements fortement saisonniers, un changement des températures moyennes peut avoir des conséquences variables aux différentes saisons, avec des reports temporels de certains effets, comme le retard de certaines espèces après des hivers doux (Asse et al. 2018). Ces conséquences des changements climatiques peuvent s'avérer complètement indépendantes -dans le temps- de la réponse –dans l'espace- des espèces étudiées. Par exemple dans cette étude, nous avons utilisé les températures du mois de Juin pour expliquer les abondances d'oiseaux de montagne à cette période. Hors l'évolution temporelle de ces températures du mois de juin peuvent être différentes de celles d'autres périodes, et/ou, les conséquences écologiques de ces évolutions de température à différentes périodes, quand bien même elles seraient similaires, peuvent être différentes : un hiver chaud retarde le printemps (voir ci-dessus et introduction), un printemps chaud allonge la période de croissance de la végétation et des insectes (Meller et al. 2018, Saracco et al. 2019), un été chaud réduit cette période de croissance pour les versants les plus exposés au rayonnement solaire. Il est donc difficile de dire si l'évolution de cette variable de température utilisée pour modéliser les variations spatiales des populations d'oiseaux de montagne sera la plus pertinente pour expliquer leurs variations temporelles.

En second exemple, examinons la corrélation trouvée entre l'intensité des traces de pâturage sur l'habitat et l'abondance des oiseaux des pelouses : il est difficile de savoir si cette réponse doit être interprétée comme une véritable réponse des oiseaux à la présence des grands mammifères (lien trophique indirect), ou comme une réponse à des variables d'habitat plus fines que celles mesurées dans cette étude (moindre hauteur de la strate herbacée notamment), ces deux mécanismes explicatifs pouvant aussi interagir. Ces hypothèses et limitations des

études corrélatives à large échelle ne remettent pas en cause leur intérêt mais justifient le développement d'études complémentaires pour mieux identifier les mécanismes à l'origine des patrons observés.

Dans les deux chapitres suivants, nous utiliserons des approches très différentes de celle développée dans ce chapitre, pour tenter d'aller plus loin dans la compréhension des interactions entre les oiseaux des pelouses alpines et leur environnement. Nous nous intéresserons à deux mécanismes écologiques qui pourraient tous les deux influencer la répartition des oiseaux des pelouses alpines 'indépendamment' de la structure de la végétation: les variations de températures, et la présence des troupeaux. Nous tenterons tout d'abord, dans le chapitre suivant, de caractériser plus précisément le lien entre températures et paramètres démographiques d'une population d'oiseaux alpins. Nous nous baserons sur les données d'un suivi individuel d'une population de chocards à bec jaune, un corvidé sédentaire (second chapitre), pour tester l'existence d'un patron saisonnier de survie des individus, et ensuite tester l'effet de variables météorologiques. Dans le troisième chapitre, nous tenterons de vérifier l'existence d'un lien trophique indirect entre grands mammifères herbivores et oiseaux de montagne.

*Chapitre2 : Saisonnalité et paramètres
démographiques chez un corvidé de l'étage alpin : Le
Chocard à bec jaune.*

Sex- and season-specific estimates of survival reveal a negative effect of warm springs on adult female survival in an alpine bird population

Jules CHIFFARD*¹, Anne DELESTRADE ²⁻³, Nigel Gilles YOCCOZ ^{2,4}, Anne LOISON ³, Aurélien BESNARD¹

¹ Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE), PSL Research University, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), UMR 5175, Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

² Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude (CREA), Observatoire du Mont-Blanc, F-74400 Chamonix, France

³ Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA), UMR 5553, Savoie Mont-Blanc University, F-73376 Le Bourget-du-Lac, France

⁴ UiT The Arctic University of Norway, Department of Arctic and Marine Biology, N-9037 Tromsø, Norway

* Corresponding author: Jules CHIFFARD jules.chiffard@cefe.cnrs.fr

CEFE/CNRS 1919 route de Mende 34090 MONTPELLIER, FRANCE

Abstract

Climate seasonality is a predominant constraint on species' lifecycles in alpine and arctic biome. Assessing species response to climate change requires to account for seasonal constraints on populations. However, interactions between seasonality, weather fluctuations and population parameters remain poorly explored, as they require population studies with long-term and high sampling frequency, which are rare. This study assesses for the influence of environmental constraints on the demography of a species inhabiting seasonal environment in two steps: 1) estimating seasonal survival depending on different categories of individuals based on their age, sex, etc. 2) investigating the effect of weather covariates on seasonal survival based on the pattern observed in previous step. We hypothesized that cold season and more specifically the end of cold season (spring) would be a critical period for individuals, and that weather and individual covariates would explain survival variation during critical periods. Spring was a critical season for adult females in terms of survival, but not for adult males. Females are dominated by males at feeding sites during snowy seasons (winter and spring), and additionally need to invest energy in egg production. They probably reached their physiological limits in spring when conditions were not favourable, which occurred when cold season was warmer than usual. Surprisingly, in the beginning of the cold season, adult survival was higher than in summer, which may result from high adaptation to weather harshness in alpine and polar vertebrates. This hypothesis needs to be tested in a larger set of populations to be confirmed. This first analysis of survival over the full seasonal cycle in a sedentary alpine bird revealed that intrinsic and extrinsic factors interact with seasonality to impact survival of individuals. Such demographic investigations including seasonality are crucial to better understand the potential impact of climate change on cold ecosystems.

Keywords: demography, seasonal environments, carry-over effect, cold-adapted species, mountain, climate change, vertebrate, corvid, *Pyrrhocorax graculus*

Introduction

High latitudes and high elevations are the regions on Earth most exposed to current and future climate change (Nogués-Bravo et al. 2007, Yoccoz et al. 2010, Pepin et al. 2015). In these cold ecosystems, climate seasonality is a predominant constraint on species' lifecycles (Körner 2003, Martin and Wiebe 2004, Korslund and Steen 2006). In this context, predicting the responses of a species to future climate change relies heavily on their sensitivity to seasonal variations in a range of ecological constraints. However, interactions between seasonality, weather fluctuations and population parameters such as age- and sex-specific survival remain poorly understood (Hallett et al. 2004).

Animals living in cold regions have a short breeding season, which is usually synchronized with the brief flush of resources. While many polar and alpine species escape harsh environmental periods by migrating or hibernating, others only migrate short distances, or even stay in the same range throughout the year. To survive winter periods, these cold-adapted species often rely on metabolic, morphological or behavioural adaptations, such as accumulated fat reserves, body insulation, or trophic flexibility (Hart 1962, Martin 2001). In all cases, reproduction and survival are likely to be affected differently by the variation of environmental conditions in each season. As an example, warmer spring and summer has been shown to positively influence reproduction in common alpine birds (Meller et al. 2018, Saracco et al. 2019), but to negatively impact common birds' survival in a wider temperate context (Pearce-Higgins et al. 2015). The impact of environmental conditions can also be reported to 'critical periods' induced by seasonality through carry-over effects. For example, spring conditions,

which largely determine available forage resources for large herbivores (Pettorelli et al. 2007, Bischof et al. 2012), have a direct effect on juvenile survival, and carry-over effects on the survival of capital breeders the following winter, as winter survival largely relies on fat accumulation during the previous spring and summer (Loison and Langvatn 1998, Loison et al. 1999, Harrison et al. 2011). In long-lived species, elasticity in adult survival is counterbalanced by the high variability of younger age classes, thus survival parameters of each age class should be investigated as well as potential drivers of their variability (Gaillard and Yoccoz 2003)

Predicting the impact of climate change on long-lived terrestrial vertebrates living in highly seasonal environments is difficult due to the combination of immediate and delayed consequences of seasonality on demographic traits. Estimating such parameters in marked free-living populations over the long term is the most reliable way to identify critical survival periods for individuals and the determinants of temporal variation on survival. Grosbois et al. (2008) pointed out that most demographic studies with a hypothesis based on seasonality have tested the correlation between seasonal weather covariates and annual survival estimates (e.g. Sillett & Holmes, 2002). While such studies focusing on annual survival clearly indicate that weather covariates during certain periods of the year are more influential than others, they do not allow the identification of when animals are actually at risk of dying. This may be achieved by estimating season-specific demographic parameters and assessing how they co-vary in line with environmental variations (Grosbois et al. 2008).

In long-lived terrestrial vertebrates, an additional complexity is that individuals may vary in their ability to survive depending on characteristics such as age (Gaillard et al., 2000), sex (Jorgenson et al. 1997) and body condition (Gardner et al. 2016). The hierarchical status of individuals in a group has also been shown to be related to survival in many species that winter in cold ecosystems, notably because this can determine access to food and thus body condition (Ekman 1990, Henderson and Hart 1995, Rézouki et al. 2016). While intrinsic factors are known

to influence survival variation between individuals, whether and how these individual characteristics interact with at-risk periods has seldom been investigated in sedentary birds (although see below for migrating birds), as long-term studies with relatively high sampling frequency are needed in order to identify seasonal patterns and investigate hypotheses regarding the environmental constraints affecting them.

In birds, seasonal survival studies have mostly been carried out on migratory species (Hostetler et al. 2015, Rushing et al. 2016), which are subject to constraints that are very different to those of sedentary species (e.g. Drent, Both, Green, Madsen, & Piersma, 2003). Seasonal survival has been studied in some sedentary alpine bird species using radio telemetry (Angelstam, 1984), which seems to suggest high winter survival. However, these studies were short term and based on a low number of individuals, precluding useful generalizations (Chamberlain et al. 2012). Seasonal survival patterns are still unknown for most species of cold-adapted vertebrates (Hallett et al. 2004).

To address the effect of seasonality in a sedentary bird living in highly seasonal environment, we estimated the mean effect of seasons on survival in a non-migratory population of the alpine chough (*Pyrrhocorax graculus*) living in one of the harshest mountain environments in Europe, the massif of Mont Blanc. The study was based on 27 years of capture–mark–resighting/recapture data. The alpine chough is a long-lived, gregarious species living in labile flocks composed of stable pairs (Holyoak 1972). From its morphology and behaviour, it is inferred that the alpine chough relies on an income breeding strategy to obtain energy for survival and reproduction (Stephens et al. 2009). A flock has a strong hierarchical social structure, with adults dominating immature individuals, and males dominating females on clumped food resources (Delestrade 1993a). Given these characteristics, and the general pattern of survival observed in long-lived species, we expected: (1) the end of the winter season, the spring in alpine environment, to be the most critical period of the year in terms of survival for

all individuals (due to low food income, high requirements and lower levels of fat reserves); (2) differences in survival between adults and younger individuals to be greater during the harsh or ‘critical’ seasons (winter and especially spring in this case); (3) dominated adults (females and small individuals) to have lower survival than dominating adults during the harsh/critical seasons; (4) winter flock size to negatively influence cold season survival as intraspecific competition for food is strongly correlated with the relative size of a flock, despite the numerous advantages of living in a group (Clutton-Brock et al. 1999, Lehtonen and Jaatinen 2016); and (5) seasonal survival rates to be influenced by weather conditions such as temperature (warm summers, cold winters or springs) and precipitations, through direct or carry-over effects, especially during critical survival periods.

Material & methods

Biological model & study site

The alpine chough is a long-lived corvid with an average lifespan in the wild of 8 to 10 years (maximum longevity is 19 years, see Supplementary material Appendix 1, then called ESM1, Figure A5). The species is distributed in Palearctic mountainous regions between latitudes of 30° and 50°. Alpine choughs breed at high elevations (the nest is usually hidden in a cliff’s crevice 800–3800m above sea level: Delestrade and Stoyanov, 1995a; Laroulandie, 2004) and forage over a wide range of elevations in all seasons (400–4807m elevation in the Alps), as food resources at high elevations can be artificially maintained by human activity (Laiolo, Rolando and Carisio, 2001). Pairs are highly stable over years, and paired individuals can be observed together even in non-breeding seasons (Holyoak 1972). Males are larger than females (Delestrade, 1993a; Laiolo and Rolando, 2001, and ESM1, Figure A3). These birds forage in flocks whose size can vary from 2 to 1000 individuals, with seasonal variation (Delestrade

1994). In summer, the median flock size in the Alps was found to be 67 individuals in one study (Delestrade 1994). In cold seasons, individuals from different neighbouring breeding areas merge together, forming flocks whose median size is about 30% larger than in summer (Delestrade 1994). Adults and first-year individuals are distinguished by the colour of their legs (red and black, respectively). In this study, we defined three age classes: first-year juveniles (from fledgling to first autumn), immature adults (from first winter to second autumn) and adults. Sexual maturity seems to be reached during the third year (Holyoak 1972).

The site of the study was the northern French Alps, between 2400 and 2700 m above sea level (ESM1, Figure A1). The seasons were defined in quarters, with ‘summer’ from June to August, ‘autumn’ from September to November, ‘winter’ from December to February, and ‘spring’ from March to May (ESM1 Figure A1). In the summer season, we studied individuals at three sites (Site 1: ‘Lac Blanc’, site 2: ‘Albert 1er’, site 3: ‘Couvercle’). Capture locations were located close to common foraging areas, picnic areas or mountain huts. The distance between each of these sites are relatively similar (9 to 11 km). In winter and spring, we studied individuals in a wintering site (‘Le Tour’ site). This is a village with a ski resort 1400 m above sea level and 4, 7 and 10 km away from Albert 1er (site 2), Lac Blanc (site 1) and Couvercle (site 3) respectively. Birds from the three monitored summer sites and from other unmonitored summer sites gather together at the ‘Le Tour’ site after the first snowfalls, usually in December. They then usually stay until the last weeks of May, depending on spring phenology (Delestrade, 1994, timing of breeding, e.g. fledging, varies from July 30 to August 28; this variation is important with regard to the short time interval favourable for breeding and is driven by spring phenology in alpine chough).

Data collection

In each season, individuals were baited with apples and dried grapes, and then captured with cannon nets or clap nets (Delestrade and Stoyanov 1995a). Captured individuals were ringed with an individual combination of three or four coloured plastic bands. During these capture sessions, marked individuals were resighted from up to 50 m using a telescope. No captures or resightings were performed during the autumn season in any year, nor in the spring of 2010. The first ringing season was the winter of 1988, and the last studied season was the summer of 2014, resulting in 80 ‘season–year’ capture occasions. Capture and resighting efforts varied between sites and seasons, ranging from 1 to 37 days (mean = 16 days, ESM1 Figure A2). Sex was determined by observation (when a male fed its female mate), by genetic analyses (from blood samples) or using a discriminant function analysis performed on biometric variables (wing, tail and tarsus length, position of nostril, and bill width, all measured during capture), which correctly classified 93% of adults (Delestrade 2001).

Groups and covariates

We used tarsus length as a proxy of an individual’s size, a common practice in bird studies (see Gosler et al. 1998 for field determination of body size in birds; Bókony et al. 2012 for an example on tarsus' length). While tarsus length is a continuous covariate, we discretized it and implemented it as size classes in the models as implementing individual continuous variable for one thousand individuals in E-surge (see below) required months of calculation to get model convergence. We calculated the median tarsus length for each sex and classified individuals in four sex/size groups: small females, large females, small males and large males. Each year, we calculated the flock size based on all the flock counts carried out during capture occasions at the Le Tour site (the cold season site). During the cold seasons over the study period (1988–2014), the total number of counts was 526, with a median number of counts per year of 20 (between 8 and 54). Flock size was calculated as the mean of the maximum value for each

month. The quarterly mean of daily precipitation and of daily temperature were calculated from homogenized (corrected from discontinuities) climate data provided by the Swiss National Basic Climatologic Network for the Grand Saint Bernard station (2470 m above sea level) (see Begert, Schlegel, & Kirchhofer, 2005 for homogenization method). The quarterly mean of snowpack was calculated for each year of the study based on ISBA-Crocus models (Vionnet et al. 2012) (elevational range 1200–1500 m) for winter and spring only. Lastly, the ‘snow anomaly’ was calculated as the residual of a linear regression between snow cover and precipitation in cold seasons, so that the negative and positive values represent proxies of rainy and snowy seasons respectively. All covariates were standardized before analysis, they are shown in ESM1, Figure A3.

Capture–recapture data analysis

We performed a multistate goodness of fit test using U-care (Choquet et al. 2009a) on a simple dataset only including data on adults and specific seasons (winter and summer). These tests revealed very high over-dispersion and trap-dependency (ESM 1), thus we chose to develop a more complex model, in line with the structure of the dataset and the biology of the studied species. Dataset was made of 3115 captures or resightings in winter and 3323 spring resightings at the Le Tour site, and 2722 resightings in summer sites for a total of 9160 capture or resightings. With such a dataset we can afford to fit model with a relatively high number of parameters. A multi-event capture–recapture (CR hereafter) modelling framework (Pradel 2005) accounting for dispersal between monitored and unmonitored sites was used to test predictions (see below). In a multi-event framework, ‘events’ are the field observations related to the latent states of the individuals. These observations can involve uncertainty regarding the latent state, which is modelled through the observation process. For example, the choughs were monitored in three summer sites, but individuals breeding/living in unmonitored summer sites could be ringed and resighted during winter and spring. To deal with these individuals, a fourth

summer site, a ‘ghost’ site, was implemented in the model (see Tavecchia et al., 2016 for a similar approach). We defined individual states as a combination of age class and the site occupied in summer (Lebreton et al., 2003; Lebreton and Pradel, 2002). To account for resighting heterogeneity in summer sites – due to distance to chough nests, and possible trap dependency from baiting (see ‘Results’) – we also defined two additional ‘hidden’ states for individuals: those with high resighting probability versus those with low resighting probability (or ‘mixture’ models, see e.g. Cayuela et al., 2014). The combination of age (three age classes), site (three monitored and one unmonitored site) and resighting heterogeneity classes (high and low resighting probability) resulted in 24 ‘living’ states and one ‘dead’ state (ESM1 Figure A4).

The CR data was analysed on a seasonal basis, i.e. in quarters corresponding to the four seasons defined above. From its initial state at first capture, an individual could transit from state to state between quarter t and $t+1$ according to four steps (ESM1 Figure A4). The first step was the probability of surviving or not from t to $t+1$. Survival could depend on an individual’s state, notably age and the summer site it occupied, and could also vary between quarters or between years. The second step was the probability of changing age class, which was not estimated and forced to occur during the first (juvenile to immature) and second (immature to adult) autumn–winter transition. The third and fourth steps corresponded to dispersal probability, which was split into two steps (Grosbois and Tavecchia 2003) and occurred during the spring–summer transition (Delestrade and Stoyanov 1995b). The third step modelled an individual’s departure probability (i.e. of leaving a summer site given it is still alive), and the fourth step its arrival probability (i.e. of reaching a specific summer site given that it had dispersed at the previous step). The first dispersal event occurred at an individual’s immature stage. Immature departure probability from the ghost site was not estimated as these individuals were not ringed as juveniles (by definition, there were no captures on the ghost summer site). Finally, the events matrix linked the 24 ‘living’ states and the observations (birds were not observed dead). In

summer, individuals were observed on summer sites, so the age and the site were known. Individuals using the ghost site were considered unobservable at this period. In winter and spring, all individuals, including those from the ghost site, were observed, but only at the winter site, so the summer site an individual occupied was unknown. The models were fitted in the E-SURGE program that allowed to address our model complexity in a straightforward manner while keeping convergence time reasonable (few days) (Choquet et al. 2009b).

Model selection procedure step 1: seasonality

We first fit a general model in which quarterly survival probability depended on the effects of season, age class and sex and their interactions: departure probability depended on the effects of age class and sex and their interaction, and arrival probability depended on the occupied site before dispersal and arrival in interaction with sex for each age class. Adult resighting probability was fitted using a log function of the number of days of fieldwork with recaptures accomplished during the corresponding season (recapture effort), with an intercept that differed between site, sex and resighting heterogeneity class (for summer). The summer resighting probability on the ghost site was forced to 0. Immature resighting probability depended on the season and sex group in interaction, but did not depend on field effort as the number of resightings was very low in this age class during cold seasons. From this first model, we tested simpler models by removing the effects of, respectively, resighting heterogeneity, and differences between sites, sex groups and seasons for each parameter. We first simplified resighting probability, then dispersal, and finally survival. We used Akaike information criteria adjusted for small sample sizes (AICc) to select the best models after each simplification step.

Model selection procedure step 2: weather covariates

After this selection procedure, we used the best model to investigate the ability of the mean sex/size group covariate, winter flock size and climate covariates (mean temperature, mean

snow depth, snow anomaly, direct or with carry-over effects), to explain temporal variations in survival probability. Based on the results of the previous modelling step, which showed variation in each seasons (at least for females), but higher winter survival (see ‘Results’), we focused on the effect of covariates on spring and summer survival to avoid a multiplication of statistical tests as this can lead to an inflated risk of Type I errors (Rice 1989). The total number of models with covariates was 12. Direct effects of covariates and carry-over effects accounting for conditions during previous cold season were tested hypothesizing an important effect of the overall cold season (winter and spring) on the following spring and summer survival. To test for carry-over effects, covariate values in winter and spring were added together to create a new covariate. As the number of individuals was low in the juvenile and immature classes, we do not tested covariates on juveniles, and we grouped all quarterly survival together in a single parameter and then tested the effect of covariates on this parameter for immatures. The statistical support for a temporal covariate effect and the magnitude of this effect was assessed relative to the fit of constant and year-dependent models using ANODEV (Grosbois et al. 2008). Thus we preferred fixed effects to random effects for models including years as it was needed for ANODEV test, also E-SURGE does not allow to fit yearly random effects. We fixed the risk of erroneously accepting the effect of a covariate that did not have an effect at 10% ($\alpha \leq 0.1$). Finally, we ran a model in which survival was constant over quarters but depended on years in order to estimate the inter-annual variation in survival. All parameter estimates were given with their associated 95% confidence intervals. This choice was made regarding the relatively low number of years available to identify effects (only 30 time replicates for each seasonal survival estimation). We were more interested in effect size and percentage of temporal variation in chough survival explained by the covariate with ANODEV than in statistical significance per se.

Results

Over the 27-year study period, 1095 alpine choughs (226 juveniles, 110 immature individuals and 759 adults) were banded. Individual history data was collected in 3115 winter and 3323 spring resightings at the Le Tour site, and 2722 resightings in summer sites.

Model selection

The model selection procedure is shown in ESM1 Table A2 and the best models are shown in Table 1. In terms of survival probability, the best model included the effects of sex and season in interaction on adult survival, no effects on immature survival, and a sex effect on juvenile survival. Departure probability was sex-dependent in immature birds, but not in adults. Arrival probability depended on departure site in immature and adult birds, with an interaction with sex in adults. Resighting probability of adults in summer sites varied depending on field effort, with a different positive slope for each site, and the intercept varied with site and heterogeneity class in interaction with sex (ESM1 Figure A8). Resighting probability of adults in winter and spring depended on field effort and season in interaction, but did not differ between sexes (ESM1 Figure A9). Resighting probability of immature individuals only differed between winter/spring and the summer season.

Survival

Annual fluctuations of alpine chough survival is shown in Figure 1 for each age classes. They reveal very large variations in juveniles and immature birds, while the estimates for adults are much more stable over years. Quarterly juvenile survival for summer/autumn and autumn/winter transitions (no data from autumn) was estimated as $\phi=0.91$ [0.77–0.97] for males and $\phi=0.82$ [0.69–0.89] for females. Quarterly immature survival probability was estimated as $\phi = 0.94$ [0.90–0.96], for both sex and all seasonal transitions. The probability for an adult male to survive from spring to summer was estimated as $\phi = 0.98$ [0.96–0.99], while female survival

was estimated as $\phi=0.93$ [0.91–0.95]. Summer to winter survival was very similar for adults of both sexes ($\phi=0.96$ [0.95–0.97]), and lower than winter to spring survival ($\phi=0.98$ [0.97–0.98] for females and $\phi=0.99$ [0.97–0.99] for males, Figure 2). Our models estimate that alpine chough's first-year survival probability was 0.58[0.43–0.71] for females and 0.72[0.54–0.83] for males, and annual survival probability was 0.85[0.82–0.87] for adult females and 0.89[0.86–0.90] for adult males (Figure 2).

Effect of covariates on first-year survival and adult spring and summer survival

The estimated effects of the covariates in the best models are shown in Table 1 (for the complete table, see ESM1 Table A2). The model accounting for an individual's sex/size group was the best model without covariates and showed high variation in spring survival, even between larger females and smaller males, despite the nearly equal mean tarsus length in these two sex/size groups (mean tarsus length is 44.7 mm for larger females versus 44.3 mm for smaller males, ESM1 Figure A3). Smaller females also seem to have lower survival probability than larger females during the critical spring/summer transition (-0.02 survival probability, i.e. a +25% mortality rate, see ESM1 Figure A10), but the evidence is not strong. This model accounting for an individual's sex/size was very close to the model implemented solely with sex groups in terms of AICc and had two more parameters, thus the latter was considered the best model and was used for further covariate testing (delta AIC=-0.2, Table 1).

Models accounting for inter-annual variation in adult survival resulted in higher AICc values than constant models, pointing low inter-annual variation of seasonal survival estimates. Immature survival was not correlated to temperature, precipitation or snow anomaly variation occurring during cold seasons. But the cumulative winter and spring temperatures were correlated to variations in adult female survival during the spring/summer transitions, with a negative effect of high temperatures on female spring/summer survival (delta AIC=-3.0, ANODEV p-value=0.025 with 28% of variance explained). Adult female survival during

spring/summer transitions was also correlated to flock size variation, but the evidence was not strong (delta AIC=-1.5, Table 1, ANODEV test, p-value=0.09, explaining 16% of adult female survival variation during the spring/summer transition (Table 1). In years when the flock size was small (i.e. ≤ 100 individuals), survival was estimated as about $\phi=0.95$, while it was about $\phi=0.90$ for a mean flock size of ≥ 140 individuals. No evidence of a correlation between weather covariates and adult survival was found in the summer/autumn transition.

Dispersal

The propensity to disperse from a birth site was much higher in immature females $\omega=0.87$ [0.77–0.92] than in immature males $\omega=0.49$ [0.37–0.62] (ESM1, Figure A6). Immature individuals that dispersed showed a site-dependent arrival pattern (ESM1, Figure A7). Adult annual departure probability was $\omega=0.09$ [0.08–0.10] for both sexes and all sites. Arrival probability was site dependent and sex dependent in adults (ESM1, Figure A7).

Resighting probability

Resighting heterogeneity in summer sites was high for sites 1 (Lac Blanc) and 2 (Couvercle). Adults in the high resighting probability group were 6 to 20 times easier to resight than adults in the low resighting probability group after 10 days of sampling effort ($p=0.90$ – 1.00 versus $p=0.05$ – 0.15 respectively). Immature resighting probability during winter and spring was equal in both sexes and in both seasons $p=0.12$ [0.09–0.17]. During summer, immature recapture probability was much higher than during cold seasons, and differed between summer sites: $p=0.97$ [0.66–0.99] in site 1 (Lac Blanc), $p=0.52$ [0.25–0.79] in site 2 (Couvercle), and $p=0.78$ [0.48–0.93] in site 3 (Albert 1er).

Table 1: Best models for alpine chough survival. Models below grey line vary in terms of sex or season effects on survival. Models above the grey line investigate drivers of spring survival in adult females. N.P. = number of estimated parameters; Deviance = model residual deviance; AICc = Akaike Information Criterion corrected for small sample size; P ANODEV = P value for the ANODEV test statistic following an F distribution; R2 Dev = the proportion of the variation in survival explained by the covariate. Effect: estimated slope of the correlation between survival and the covariate. J = juveniles; IM = immature individuals; AD = adults.

Model id	Survival	N.P.	Deviance	$\Delta AICc$	P ANODEV	R2 Dev	Effect [CI.95]
1	Spring (F): F _{co} (Temperature Winter+Spring)	95	22306.69	-2.96	0.025	0.28	-0.34 [-0.02 to -0.66]
2	Spring (F): F _{co} (Flock size)	95	22308.42	-1.24	0.093	0.16	-0.15 [0.03 to -0.39]
3	Spring (F): F _{co} (Snow anomaly)	95	22309.53	-0.13	0.18	-	0.23 [-0.09 to 0.56]
4	Spring (F): F _{time} (YEAR)	111	22293.19	16.2	-	-	-
5	Spring (F): Tarsus length	96	22315.34	-0.26	-	-	0.02 [-0.03 to 0.07]
6	Spring (F): F _{cst}	94	22311.69	0	-	-	-
7	J(SEX) +IM+AD(SEX*SEASON)	94	22317.63	0	-	-	-
8	J(SEX) +IM(SEASON)+AD(SEX*SEASON)	96	22313.78	0.223	-	-	-
9	J(SEX) +IM(SEX) +AD(SEX*SEASON)	95	22317.43	1.83	-	-	-

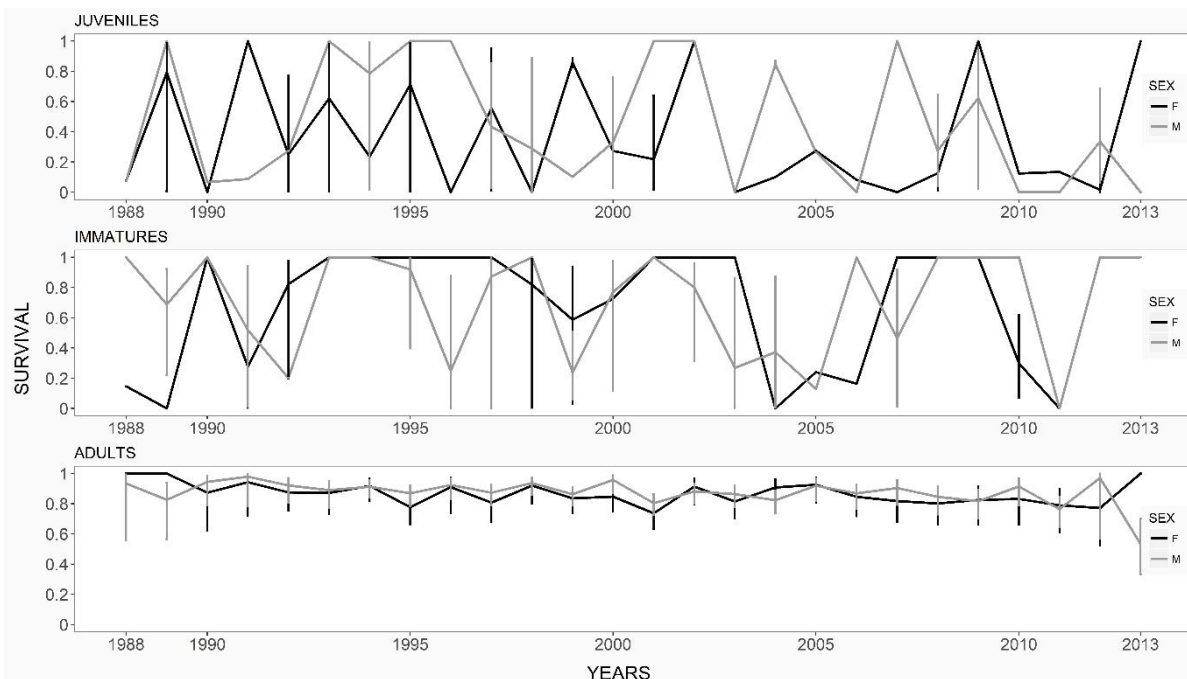


Figure 1: Annual survival probability of alpine chough by age class over the study period.

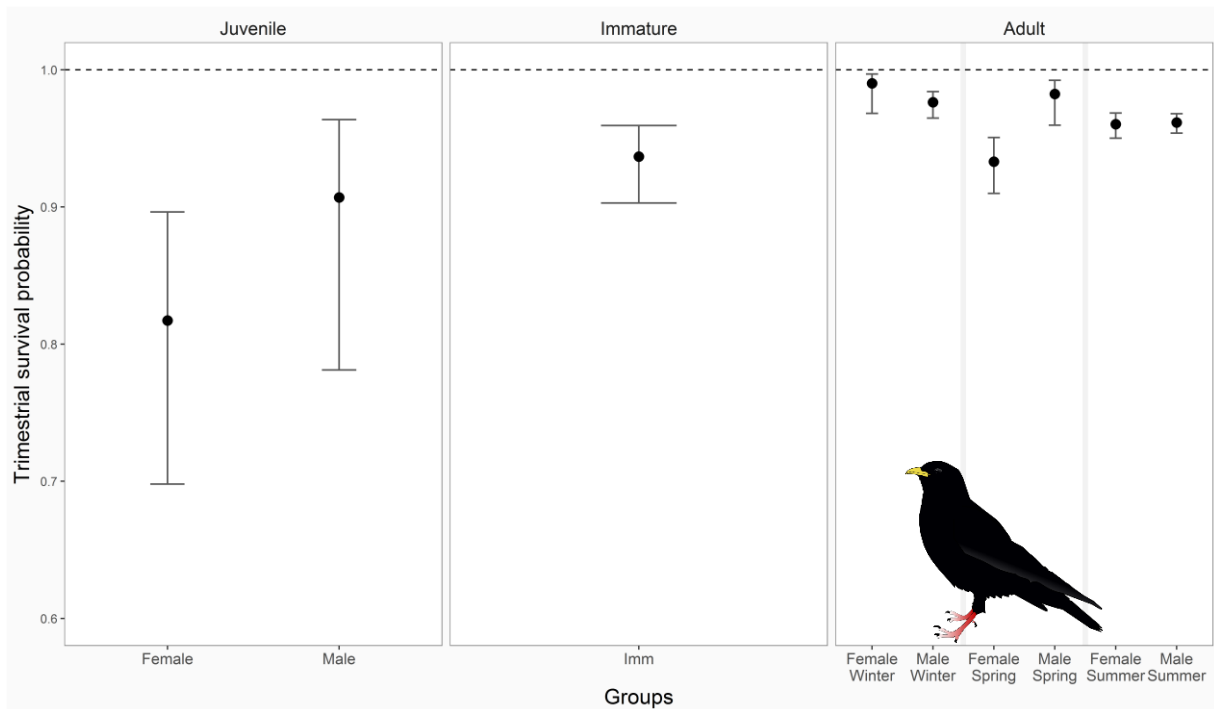


Figure 2: Survival probability of the alpine chough estimated in a multi-site context in the Mont Blanc region. Survival probability is presented by age class (from left to right), as well as by sex and/or season if considered significant using a delta-AIC method. Juvenile survival is based on one summer/winter transition, thus a seasonality effect cannot appear. In immature individuals, no significant seasonal effect was found.

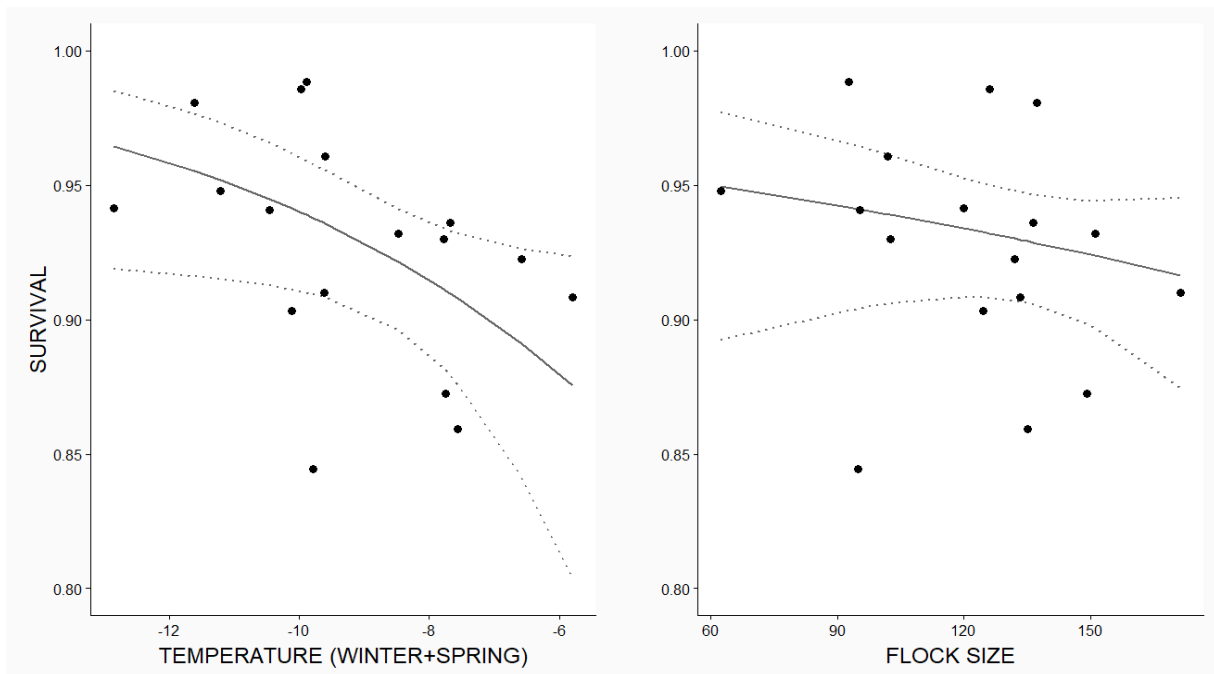


Figure 3: Survival probability of adult female alpine choughs at the end of the cold season as a function of cumulative winter and spring temperatures (left, test value 0.03) and flock size during cold seasons (right, test value 0.09).

Discussion

Adult survival is seasonally structured in alpine chough. Contrary to our expectations, adults' survival was higher in winter than in summer. The end of the cold season, the spring/summer transition, was a critical survival period for adult females, but not for adult males. Cumulative winter and spring temperatures explained 28% of variation in female survival in spring, with lower survival during warmer winters and springs.

High survival in the alpine chough

The alpine chough has the highest survival rate in the corvid family (see the multiple species comparison in Ha et al., 2010), as well as among alpine passerine species of western Europe (Bastianelli et al. 2017a). Alpine chough survival is higher than that of the red-billed chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) (Reid et al. 2004), a closely related species sharing most of its traits with alpine chough, and is higher than that of the western jackdaw (*Coloeus monedula*) (Verhulst and Salomons 2004), a similar-sized corvid species. Both compared species live at lower mean elevation than alpine chough. Like other alpine species, the alpine chough may have developed life-history traits that include high investment in self-maintenance and a 'slow' pace of life (Boyce et al. 2006, Hille and Cooper 2015). This species may also benefit from its high specialisation to extreme environments, suffering lower predation/competition pressures than similar species living at lower elevations.

Seasonal survival patterns

The general pattern of survival variation with age is typical for a long-lived species, with increased survival probability and decreased survival variation (Figure) with the age of individuals (Sæther and Bakke 2000, Péron et al. 2016). In immature and juvenile individuals, survival varied much between years and seasons. We found no correlation between survival and weather conditions during cold seasons in immatures, despite high inter-annual survival

variation. This result, as well as the absence of seasonal patterns in immature survival, might be explained by low statistical power resulting from the addition of high survival variability (Reid et al. 2008) and a low resighting rate of immature birds during cold seasons.

In adult alpine choughs, survival is higher in the harsh winters of the Mont Blanc region than during the summer season. Animals living in polar biomes have developed many physiological and behavioural adaptations to survive harsh seasons, including fat reserves (Douhard, 2018), lower metabolism, or behavioural mechanisms such as optimized foraging, basking, shelter-building, short-term elevational displacement to avoid extreme events, etc. (Marjakangas et al. 1984, Laiolo et al. 2001, Martin 2001, Martin and Wiebe 2004). For instance, alpine ungulates have high survival in the first months of winter, which may be attributed to stored fat reserves (Gonzalez and Crampe 2001). The few available seasonal studies on alpine bird species seem to confirm, with low samples, higher survival in the beginning of cold season than in summer: for example, in the alpine ptarmigan (*Lagopus muta*) (Novoa et al. 2011), or the black grouse (*Tetrao tetrix*) (Angelstam 1984). However, unlike grouses which are ‘capital breeders’, the active foraging behaviour of alpine choughs during winter suggests that this species has adopted an ‘income’ strategy (Stephens et al. 2009). Sociality, high cognitive abilities and diet plasticity help the alpine chough get resources. These traits allow for complex behaviours such as information sharing, opportunistic foraging on human refuse, and taking advantage of the warmer microclimates of human settlements, as has been shown in other corvids (White 2005a, Seed et al. 2009). These behaviours may be critical in allowing the species to remain so high in elevation during the cold alpine winters. As choughs are mainly scavengers in cold seasons, the recent ‘rewilding’ of western European mountains (Navarro and Pereira 2015) may also be an advantage for their survival in cold seasons, with higher carrion availability in harsh periods.

We found that summer survival is lower than winter survival for both sexes in adult alpine choughs. Cold-adapted vertebrates are known to be directly or indirectly impacted by warm

summer temperatures (Furrer et al. 2016), influencing their foraging strategy (Mason et al. 2017), body condition (Gardner et al. 2016) and survival probability (White et al. 2011). However, we found no evidence of a correlation between summer survival, mean summer temperature, and mean summer precipitation in the alpine chough. The very high diversity of facies in a mountain massif may explain the absence of a direct correlation between weather covariates and survival, as individuals can easily move to find optimal foraging locations and microclimates. Additionally, alpine choughs resort to eating invertebrates or fruits such as bilberries (*Vaccinium myrtillus*) during summer/autumn, which increases their ability to adapt to differing summer conditions. The absence of clear evidence of a direct or carry-over effect of weather covariates on summer survival suggests that lower survival in summer may be related to a recurrent reproduction and/or moult cost at this period of the year, including higher predation risk during this season (increased predator activity during reproduction, e.g. beech marten *Martes foina*).

Lower female survival in spring: a matter of social hierarchy and weather?

While our findings did not detect consequences of harsh alpine winters on alpine chough survival in winter, these may be delayed to spring, the end of the cold season. We found that spring is a critical survival period, but only for females. The lower survival of females in spring might have been produced by emigration outside the study area. Yet we did not detect any dispersal differences between males and females in the three study sites, and the models with sex-specific adult dispersal showed the same estimates for survival. The model including sex-size groups show that in alpine choughs, females do not have lower survival because they are smaller than males, but mostly because they are females (ESM1 Figure A10). Females in many species of birds are known to show lower survival during breeding season, which is, in a major part, linked to the higher physiological allocation of energy to reproduction than in males: For example through egg production (Williams 1966, Sæther et al. 1993, Bize et al. 2008). Since

capture was conducted close to breeding sites, the sample of this study was likely to be mainly composed of individuals involved in reproduction. Additionally in alpine choughs, males systematically dominate females for food access in clumped food resources (Delestrade et al., 1993). This suggests that the social status of females in this species results in their greater sensitivity to environmental constraints, notably during the critical period at the end of winter. The negative effect of flock size on female survival might result from increased intraspecific competition for food access (Delestrade 1993a), however, this effect is weak (Figure).

Adult female survival in spring was significantly correlated to weather conditions, with lower survival when the cold season was warmer. We found that mortality rates doubled when cumulative winter and spring mean temperatures were between -8° and -6° C compared to years when they were between -12° and -10° C. The negative effect of higher temperatures may seem counterintuitive, but could be explained by the fact that warmer winters and springs are characterized by more days of rain than snow. Rain is much more challenging than snow for alpine choughs energy-wise, as their feathers are not waterproof. Moreover, a warmer winter period may delay the spring phenology of plants and insect development, as was shown in Alps and Himalaya (Yu et al. 2010, Asse et al. 2018). This link found between warm temperatures and demography in alpine chough (Figure 3) was surprising, but not fully unexpected, as it does empirically fulfil a major expectation from niche-theory: cold adapted species are directly or indirectly constrained in their demography by warm temperatures. Our results suggest a quite direct link, with an effect on adults' survival when winter and spring cumulated temperatures' anomaly is high. During the duration of the study, adult survival did not show a clear negative trend (Figure 1). The rate of warming in the region implies a $+1.2^{\circ}$ C mean seasonal temperature in the timespan of the study (Ceppi et al. 2012, Rangwala and Miller 2012, Beniston et al. 2018), which is one of the most intense warming rate for mountains of the world, but might not be enough yet to generate a clear trend in adult survival regarding the 6° C variation of mean winter

+ spring temperatures in the different years of the study (ESM Figure A3). High elevation regions are expected to show a more intense warming than lowlands during the 21st century (Rangwala and Miller 2012, Pepin et al. 2015), as they did during the 20th century. Such a warming might lead to conservation issues for alpine species. This study highlights that the consequences of global warming on alpine populations may be very dependent on the evolution of local abiotic conditions during each seasons. For the alpine region, predictions seem to converge to warmer summers and falls, and more days with high precipitations in winter. If winter also warms as it did during 20th century, conditions could counter-intuitively become very harsh for alpine choughs, with many rainy days in winter, and delayed spring phenology for some species. Uncertainty on the local consequences of global climate changes is however very high in alpine regions (Rangwala and Miller 2012), especially for precipitations. Monitoring of both meteorological conditions and demographic parameters in alpine vertebrates may thus be of major importance to detect and better predict consequences of future changes in alpine environments.

Dispersal

The findings show that individuals displayed much more natal dispersal than breeding dispersal (ESM1 Figure A6). We also found that juvenile females disperse more than juvenile males. This pattern may explain the lower survival observed in female juveniles compared to juvenile males. These results fit the general dispersal pattern found in most species of birds, which is traditionally explained by a lower dispersal cost for females as males defend territories (Greenwood 1980, Greenwood and Harvey 1982, Clarke et al. 1997).

Conclusion

This study proposes a robust 2 steps' approach to assess for the influence of environmental constraints on the demography of species inhabiting seasonal environments. This first full season-cycle analysis of survival in a sedentary bird inhabiting an alpine biome revealed very high winter survival, lower summer survival and contrasting spring survival depending on the sex of individuals. It would be very useful to test if this seasonal pattern is shared with other alpine and arctic species. The impact of weather conditions on the survival of socially dominated individuals, in this case females, at the end of the cold season is likely to be a general phenomenon, but its importance should be assessed in other species and ecosystems as well.

Data accessibility

We plan to upload the data on the Dryad repository (available at time of publication).

Acknowledgements

We would like to thank Olivier Gimenez, Coline Canonne & Pauline Couet, Lorelei Guery, Menad Beddek, Rémy Choquet, Thierry Chambert, Cameron Walsh, Olivier Duriez, Samuel and Philippe Perret for their assistance. We are also grateful for the data supplied by Météo-France-CNRS, the French National Centre for Meteorological Research (CNRM), Centre d'Études de la Neige, and MeteoSwiss weather stations.

Supplementary Material Appendix 1:

Table A1: Results of the goodness of fit tests on simple datasets (only adults, only one season, multi-site).
 STA: Test' statistic; PVAL: P-value associated with the test; DF: degrees of freedom

DATA	TEST	STA	PVAL	DF
SUMMER	3G	212.445	0.003	158
	M	178.594	< 0.001	29
	GOF JMV	391.039	< 0.001	187
	Transience	81.787	0.056	63
	Trap-dependency	162.421	< 0.001	19
WINTER	3G	129.949	0.002	87
	M	1521.963	< 0.001	153
	GOF JMV	1651.912	< 0.001	240
	Transience	54.379	0.114	43
	Trap-dependency	1111.394	< 0.001	49

Table A2: Model selection matrix showing the models that best describe alpine chough survival. Formulas include stages and their respective effects, as an example when survival is noticed $AD*SEASON*SEX+IMM*SEX$ means that season and sex effects are in interaction on adults' survival but only a sex effect is implemented for immature survival that is thus constant over seasons. **Bold series of parameters are those which were simplified in our procedure.** RH= Resighting heterogeneity; P.N. = Estimated parameters number; J = juveniles; IM = immature individuals; AD = adults; (F) = females; (M) = males; EF = effort; K = number of estimated parameters; Dev: model residual deviance; AIC = Akaike Information Criterion; S1= site 1; SEASON = differences between seasons; + = additive effects; * = effects in interaction.

Model	Survival	Departure	Arrival	R.Heterogeneity	Summer resighting	Winter resighting	P.N.	Deviance	ΔAICc	P ANODEV	R2DEV	Effect
0	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX$	NO	$IM*SITE*SEX+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM*SITE*SEX*SEASON+AD*SITE*SEX*SEASON*log(EF)$	90	23212,28	886,50			
1	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX$	YES (SUMMER)	$IM*SITE*SEX+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM*SITE*SEX*SEASON+AD*SITE*SEX*SEASON*log(EF)$	118	22309,63	41,01			
2	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX$	YES (WINTER)	$IM*SITE*SEX+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM*SITE*SEX*SEASON+AD*SITE*SEX*SEASON*log(EF)$	124	22707,18	450,84			
3	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM*SEASON+AD*SITE*SEX*SEASON*log(EF)$	112	22289,09	8,19			
4	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEX*SEASON*log(EF)$	111	22287,83	4,89			
5	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEX*SEASON*log(EF)$	109	22303,59	16,56			
6	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	103	22304,66	5,38			
7	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	99	22350,66	43,21			
8	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*log(EF)$	98	22349,84	40,36			
9	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX(S1)*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	99	22320,76	13,32			
10	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SEX*SITE+AD*SEX$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	99	22331,71	24,27			
11	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	99	22324,92	17,48			
12	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	100	22310,38	4,97			
13	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD*SEX$	$IM*SITE+AD*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	97	22320,33	8,81			
14	$J*SEX+IM*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	99	22325,43	17,99			
15	$J*SEX*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	99	22321,66	14,21			
16	$J*SEX+IM*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	96	22313,78	0,23			
17	$J*SEX+IM*SEASON+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	95	22317,43	1,83			
18	$J*SEX+IM*AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	94	22317,63	0,00			
19	$J*SEX+IM*AD*SEASON$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	91	22347,79	24,04			
20	$J*SEX+IM*AD*SEX$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	92	22325,34	3,63			
21	$J*SEX+IM*AD(F)*SEASON+AD(M)$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	93	22324,41	4,74			
22	$J*SEX+IM*AD*SEX*YEAR$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	145	22277,08	61,57			
23	$J*SEX*YEAR+IM*YEAR+AD*SEX*SEASON$	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	173	22211,06	55,63			
Immature survival (not seasonal)												
24	Immature*TIME(YEAR)	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	117	22301,96	15,67			
25	Year*WINTER SNOW	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	95	22317,58	1,98	--- Not performed ---		-0,047
26	Year*SUMMER PRECIPITATION	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	96	22322,75	9,19	--- Not performed ---		-0,06
27	Year*WINTER TEMPERATURE	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	96	22333,03	13,36	--- Not performed ---		-0,09
Adult survival in summer												
28	Summer Fixed	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	94	22317,63	0,00			
29	Summer*TIME(YEAR)	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	140	22292,37	36,75			
30	Summer*TEMPERATURE	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	96	22322,75	9,19	--- Not performed ---		-0,065 (F) / - 0,69 (M)
31	Summer*PRECIPITATION	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	96	22319,45	5,89	--- Not performed ---		-0,04
32	Summer*PRECIPITATION(WINT+SPRING)	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	96	22329,61	16,05	--- Not performed ---		0,13
Adult female survival in spring												
33	Spring Fixed	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	94	22311,69	0,00			
34	Spring*TIME(YEAR)	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	111	22293,19	16,20			
35	Spring*TEMPERATURE	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	95	22323,34	13,68	--- Not performed ---		0,06
36	Spring*TEMPERATURE(WINT+SPRING)	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	95	22306,69	-2,96	0,025	0,28	-0,34
37	Spring*SNOW	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	95	22310,09	0,43	0,93	-	0,2
38	Spring*PRECIPITATION ANOMALY	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	95	22309,53	-0,13	0,16		0,23
39	Spring*Group Size	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	95	22308,42	-1,23	0,08	0,16	-0,15
40	Spring Fixed*Tarsus length	$IM*SEX+AD$	$IM*SITE+AD*SEX*SITE$	YES (SUMMER)	$IM*SITE+AD*SITE*SEX*log(EF)$	$IM+AD*SITE*SEASON*log(EF)$	96	22315,34	-0,49			

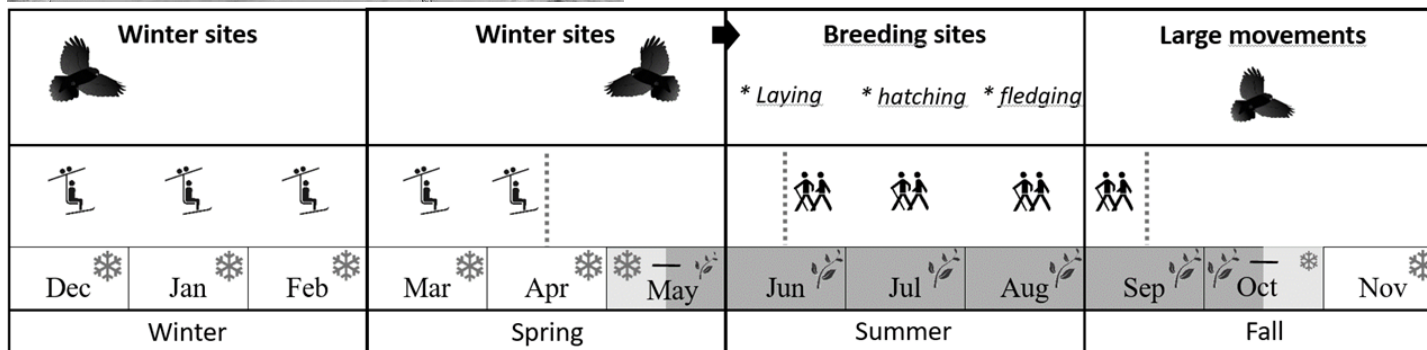
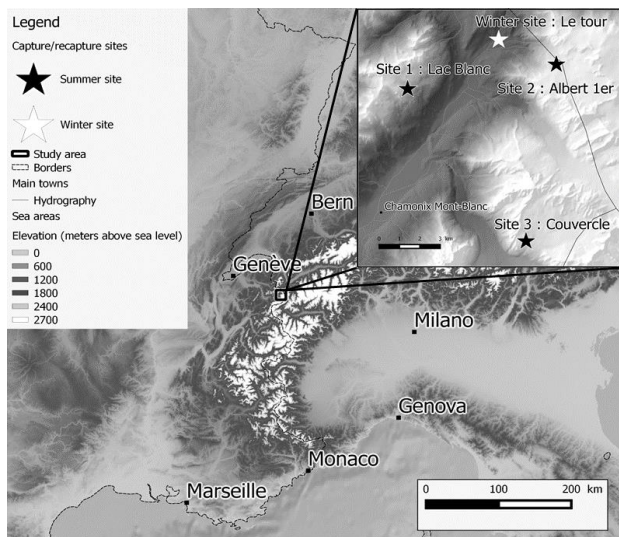


Figure A1: (Up left) Location of the study site in the Western Alps. From 1988 to 2014, 1095 alpine choughs were captured, marked and resighted at three summer sites and one wintering site. (Bottom) The phenology of the Mont Blanc study area by season: seasonal lifecycle of alpine choughs (top row), main human activities (middle row), including skiing in winter/spring and hiking in summer, snow or plant cover (bottom row), with shading indicating the amount of vegetation present.

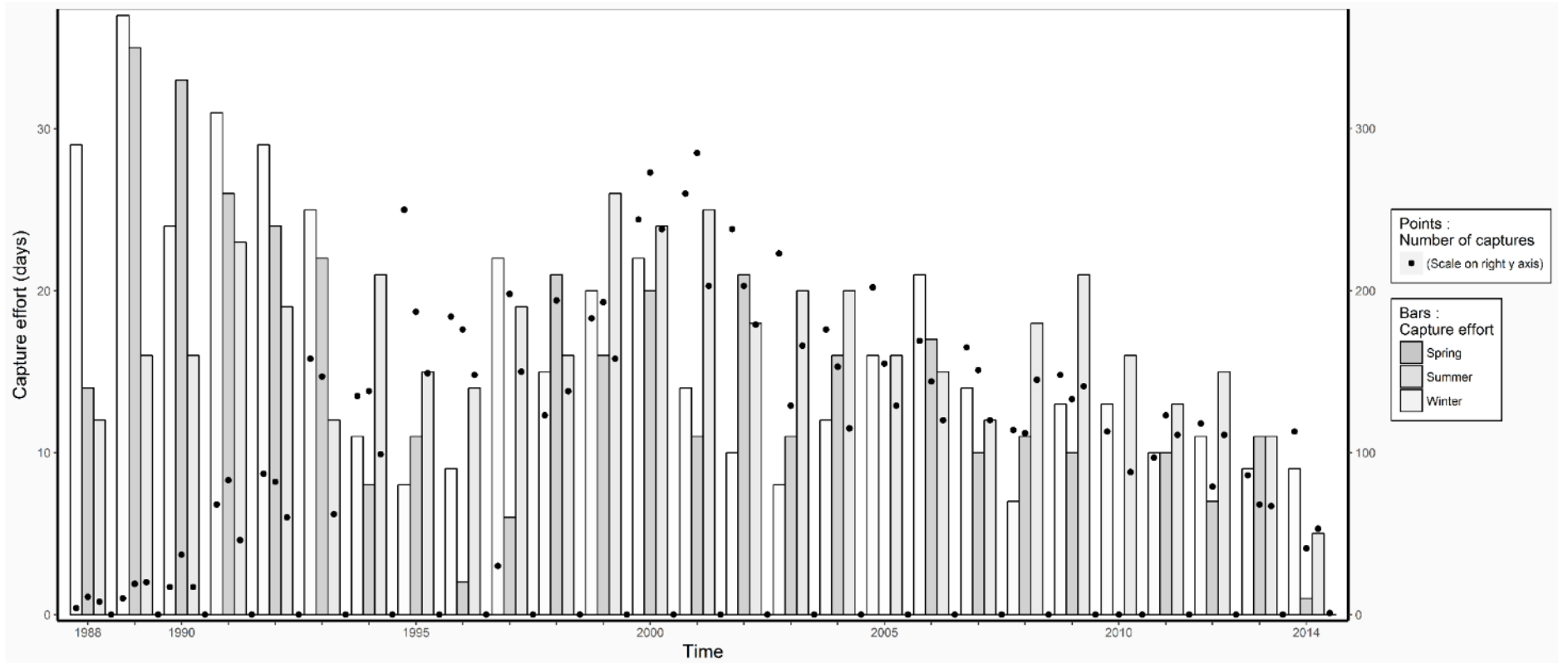


Figure A2: Capture effort (number of days) and number of alpine chough individuals captured in each season per year over the study period.

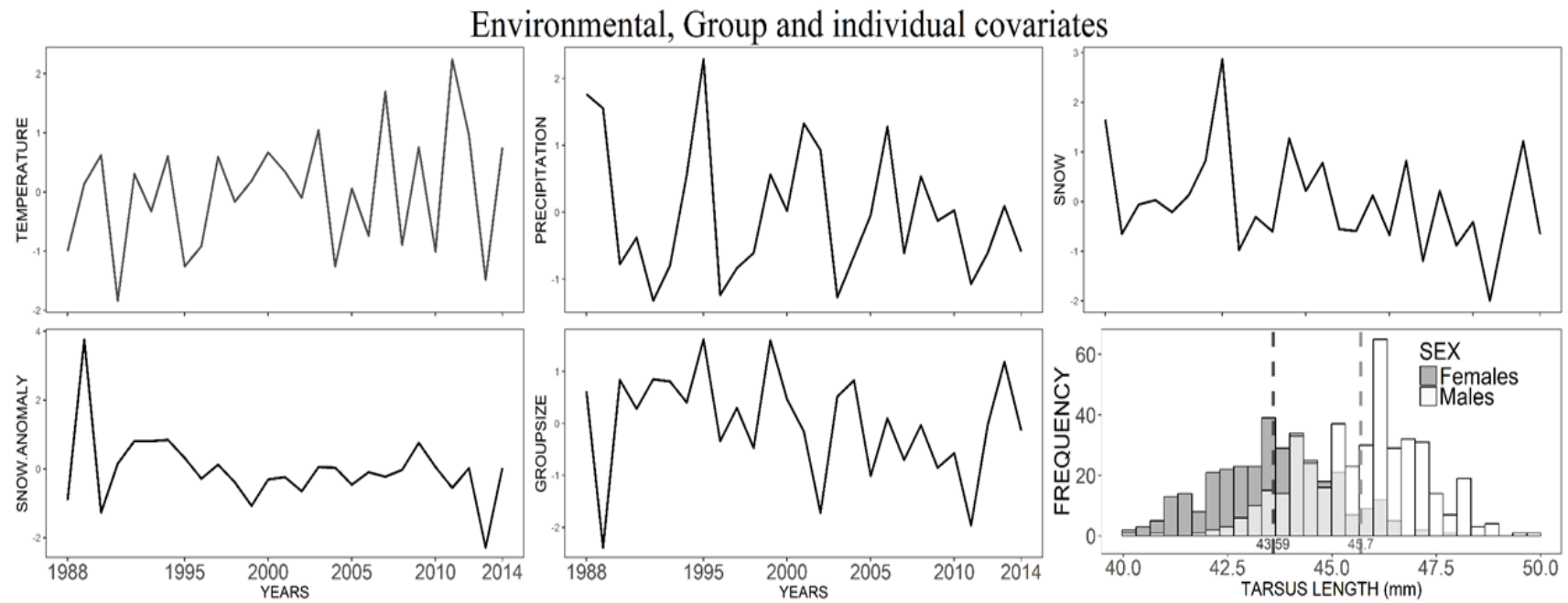


Figure A3: Temporal variation of environmental covariates in the Mont Blanc region during the study period, and the frequency of tarsus length in alpine chough individuals by sex.

Initial states of individuals

Detection Group 1													Detection Group 2													1&2
Juv1 Site 1	Juv2 Site 2	Juv3 Site 3	Juv? Ghost	Imm1 Site 1	Imm2 Site 2	Imm3 Site 3	Imm? Ghost	Ad1 Site 1	Ad2 Site 2	Ad3 Site 3	Ad? Ghost	Dead	Juv1 Site 1	Juv2 Site 2	Juv3 Site 3	Juv? Ghost	Imm1 Site 1	Imm2 Site 2	Imm3 Site 3	Imm? Ghost	Ad1 Site 1	Ad2 Site 2	Ad3 Site 3	Ad? Ghost	Dead	
1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	

Transition step 1 : Survival

Transition step 2 : Age class change

Juv1	Juv2	Juv3	Juv?	Imm1	Imm2	Imm3	Imm?	Ad1	Ad2	Ad3	Ad?	Dead	Juv1	Juv2	Juv3	Juv?	Imm1	Imm2	Imm3	Imm?	Ad1	Ad2	Ad3	Ad?	Dead	
ϕ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\phi$	$1-\alpha$	0	0	0	α	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	ϕ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\phi$	0	$1-\alpha$	0	0	0	α	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	ϕ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\phi$	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	α	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	ϕ	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\phi$	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	α	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	ϕ	0	0	0	0	0	0	0	$1-\phi$	Imm1	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	α	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	ϕ	0	0	0	0	0	0	$1-\phi$	Imm2	0	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	α	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	ϕ	0	0	0	0	0	$1-\phi$	Imm3	0	0	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	α	0	
0	0	0	0	0	0	0	ϕ	0	0	0	0	$1-\phi$	Imm?	0	0	0	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	α	
0	0	0	0	0	0	0	0	ϕ	0	0	0	$1-\phi$	Ad1	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	ϕ	0	0	$1-\phi$	Ad2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ϕ	0	$1-\phi$	Ad3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ϕ	$1-\phi$	Ad?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\alpha$	
													Dead	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Transition step 3 : Departure

	Imm1	Imm2	Imm3	Imm?	Ad1	Ad2	Ad3	Ad?	Juv1	Juv2	Juv3	Juv?	Imm1	Imm2	Imm3	Imm?	Ad1	Ad2	Ad3	Ad?
Juv1	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juv?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0	0	0	0	0	0
Imm1	ω	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0	0	0	0	0
Imm2	0	ω	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0	0	0	0
Imm3	0	0	ω	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0	0	0
Imm?	0	0	0	ω	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0	0
Ad1	0	0	0	0	ω	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0	0
Ad2	0	0	0	0	0	ω	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0	0
Ad3	0	0	0	0	0	0	ω	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$	0
Ad?	0	0	0	0	0	0	0	ω	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\omega$

Transition step 4 : Arrival

Events

Juv1	Juv2	Juv3	J?	Imm1	Imm2	Imm3	Imm?	Ad1	Ad2	Ad3	Ad?	Not resighted	Juv1	Juv2	Juv3	Imm1	Imm2	Imm3	Imm?	Ad1	Ad2	Ad3	Ad?	
Imm1	0	0	0	0	β_1	β_2	$1-(\beta_1+\beta_2)$	0	0	0	0	P-1	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Imm2	0	0	0	0	β_1	0	β_2	$1-(\beta_1+\beta_2)$	0	0	0	P-1	0	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Imm3	0	0	0	0	β_1	β_2	0	$1-(\beta_1+\beta_2)$	0	0	0	P-1	0	0	P	0	0	0	0	0	0	0	0	
Imm?	0	0	0	0	$1-(\beta_1+\beta_2)$	β_1	β_2	0	0	0	0	P-1	0	0	0	P	0	0	P	0	0	0	0	
Ad1	0	0	0	0	0	0	0	0	β_1	β_2	$1-(\beta_1+\beta_2)$	Imm1	P-1	0	0	0	0	P	P	0	0	0	0	
Ad2	0	0	0	0	0	0	0	β_1	0	β_2	$1-(\beta_1+\beta_2)$	Imm2	P-1	0	0	0	0	P	0	P	0	0	0	
Ad3	0	0	0	0	0	0	0	β_1	β_2	0	$1-(\beta_1+\beta_2)$	Imm3	P-1	0	0	0	0	0	P	P	0	0	0	
Ad?	0	0	0	0	0	0	0	$1-(\beta_1+\beta_2)$	β_1	β_2	0	Imm?	P-1	0	0	0	0	0	0	P	0	0	0	
												Ad1	P-1	0	0	0	0	0	0	0	P	0	P	
												Ad2	P-1	0	0	0	0	0	0	0	0	P	0	P
												Ad3	P-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P	P
												Ad?	P-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	P

Figure A4: Matrices of multievent capture–recapture models fitted for the data (initial states, transitions and events). ‘Juv’, ‘Ad’ and ‘Imm’ refer to age classes (juveniles, adults and immature individuals), and numbers refer to the summer site occupied (‘?’ refers to a ‘ghost’ or unknown summer site). States assigned with ‘0’ in the initial state (i.e. state at first capture) exist, but never occurred in the dataset (dead individuals were not ringed, nor were juveniles in unknown sites). Parameters of interest are ϕ : survival probability, α : age class transition probability (forced to 0 or 1 depending on the season), ω : departure probability, β : arrival probability and P resighting probability. In the events matrix, rows represent an individual’s states and columns the observations from resighting efforts. A ‘0’ was assigned for impossible observations. Age classes were always identified, but during winter, the summer site could not be identified, resulting in state uncertainty.

n= 1095

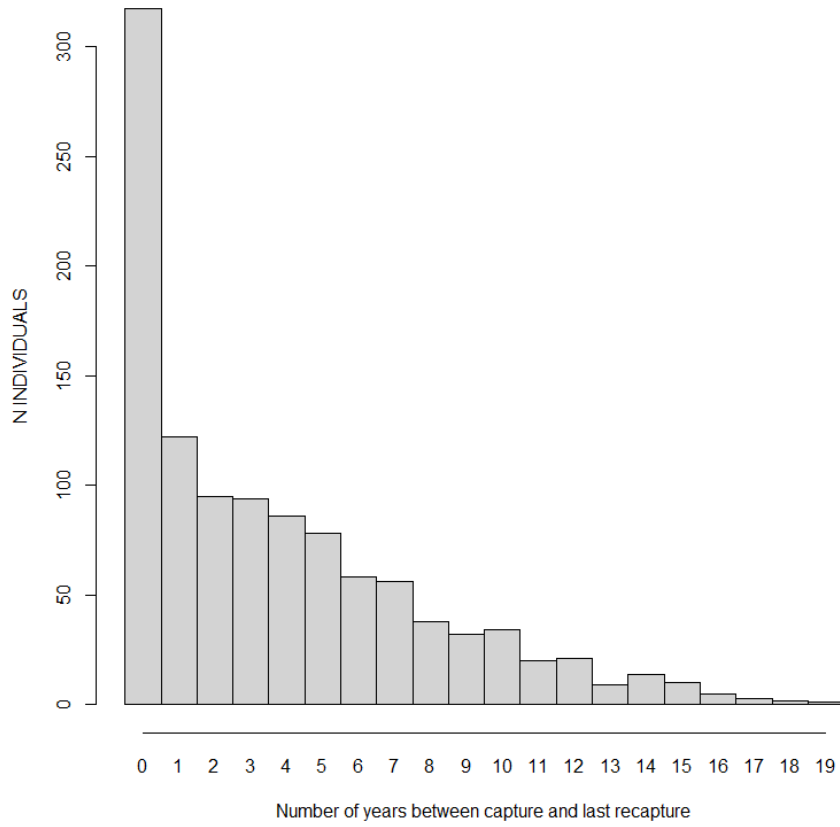


Figure A5: Number of years between capture and last recapture for alpine chough individuals in the study.

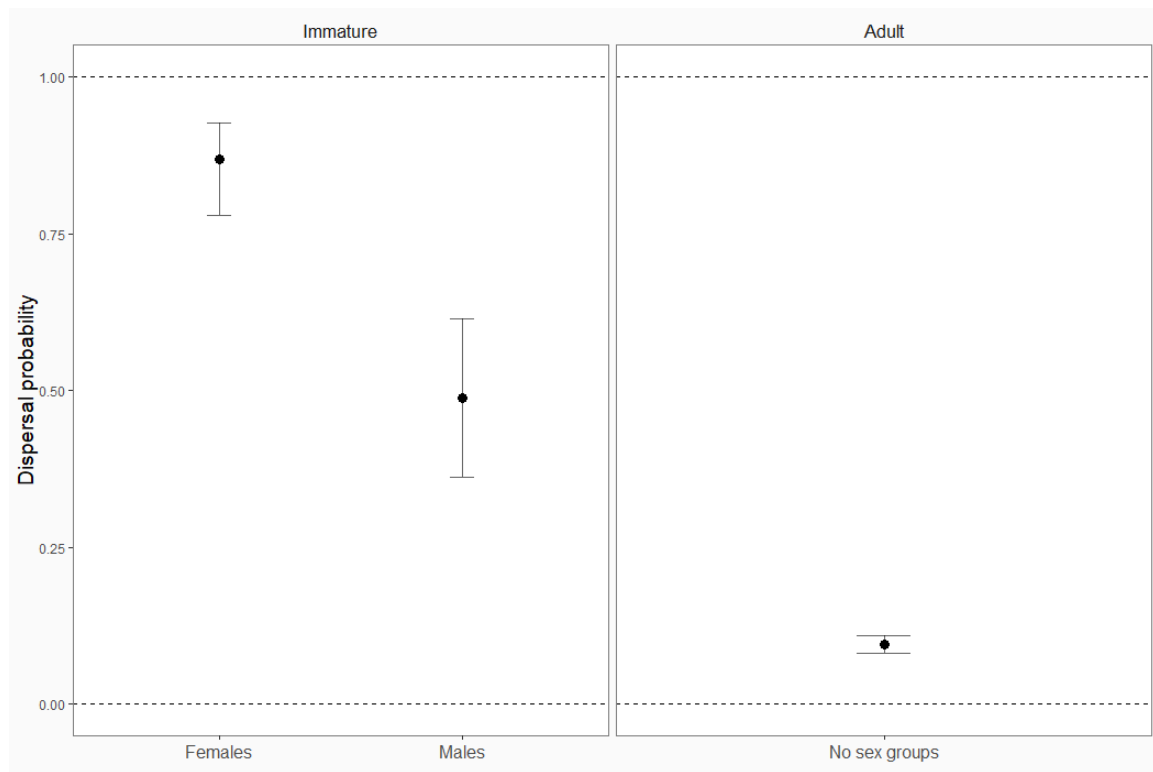


Figure A6: Dispersal probability of the alpine chough by age class: first-year dispersal (on the left) is sex dependent, while adult dispersal (on the right) is not.

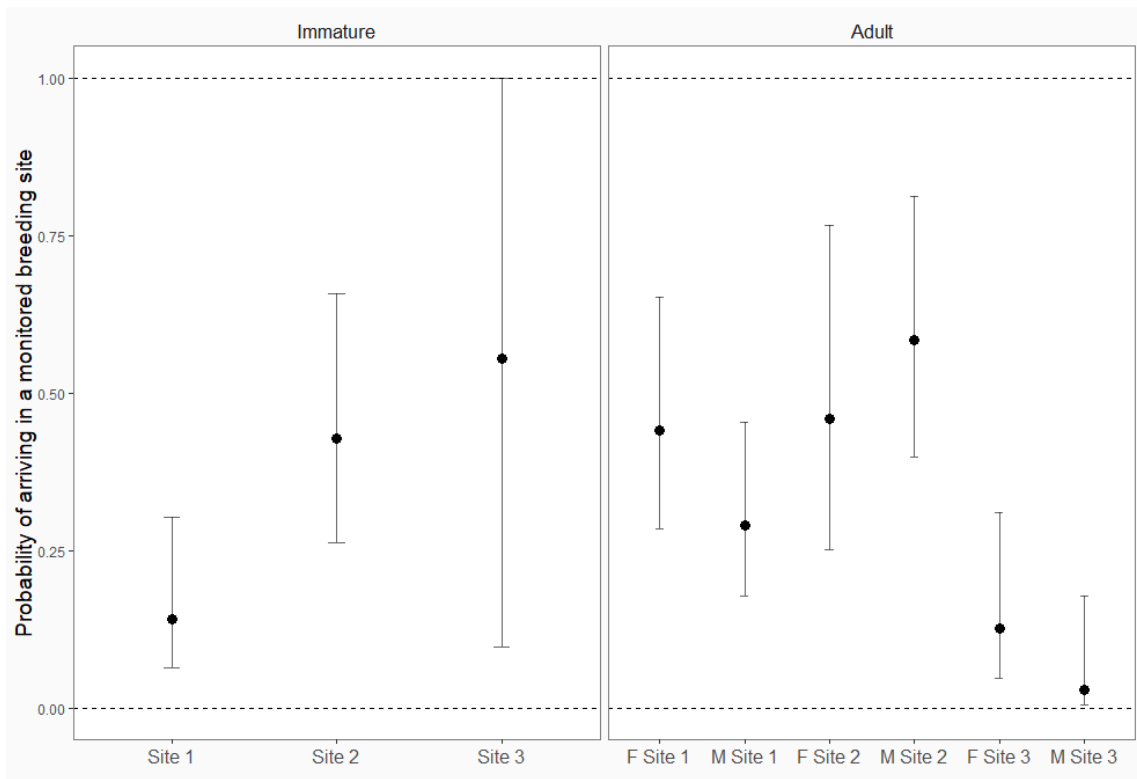


Figure A7: Arrival probability in one of the three monitored sites by age class and (for adults) sex, with the 95% confidence intervals.

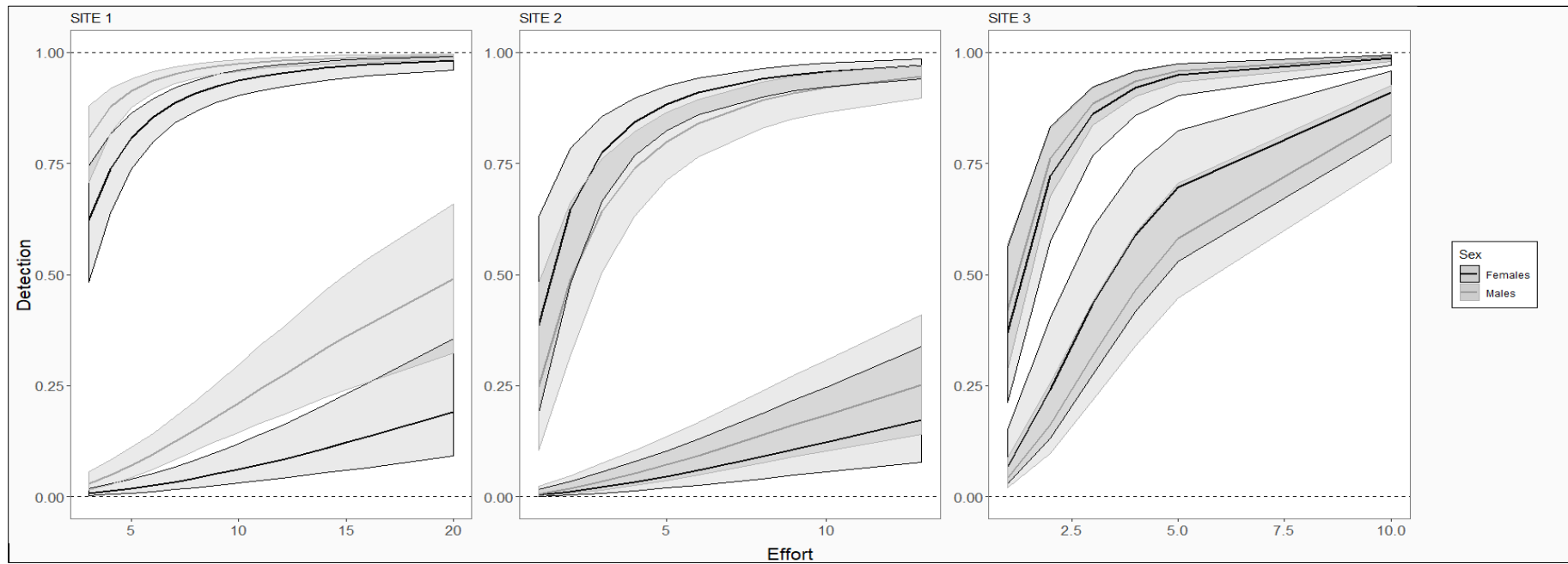


Figure A8: Resighting probability of adult alpine choughs in summer sites depending on capture effort, with 95% confidence intervals. For each sex and site, hidden heterogeneity groups classified individuals depending on their detection probability in summer. In sites 1 and 2, almost half of individuals were classified in both heterogeneity groups. In site 3, most individuals are in the most detected group.

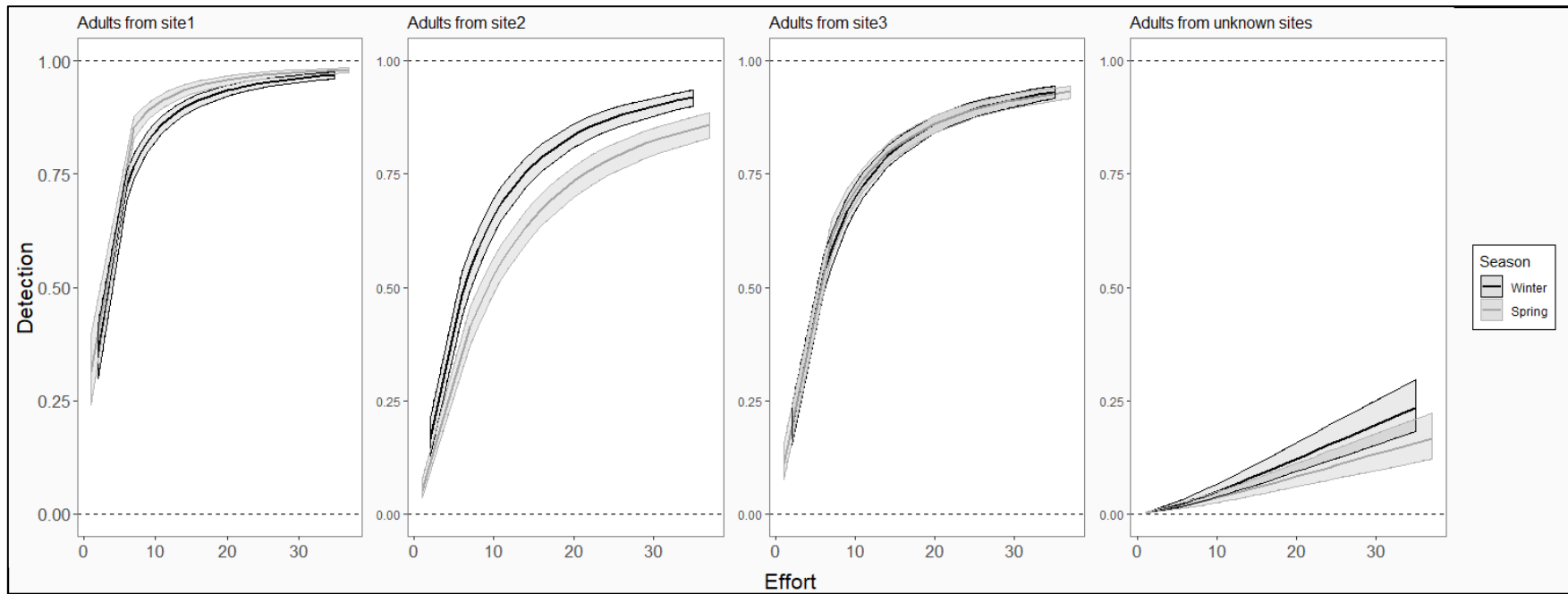


Figure A9: Resighting probability of adult alpine choughs in the cold seasons depending on the summer site occupied and season, with 95% confidence intervals.

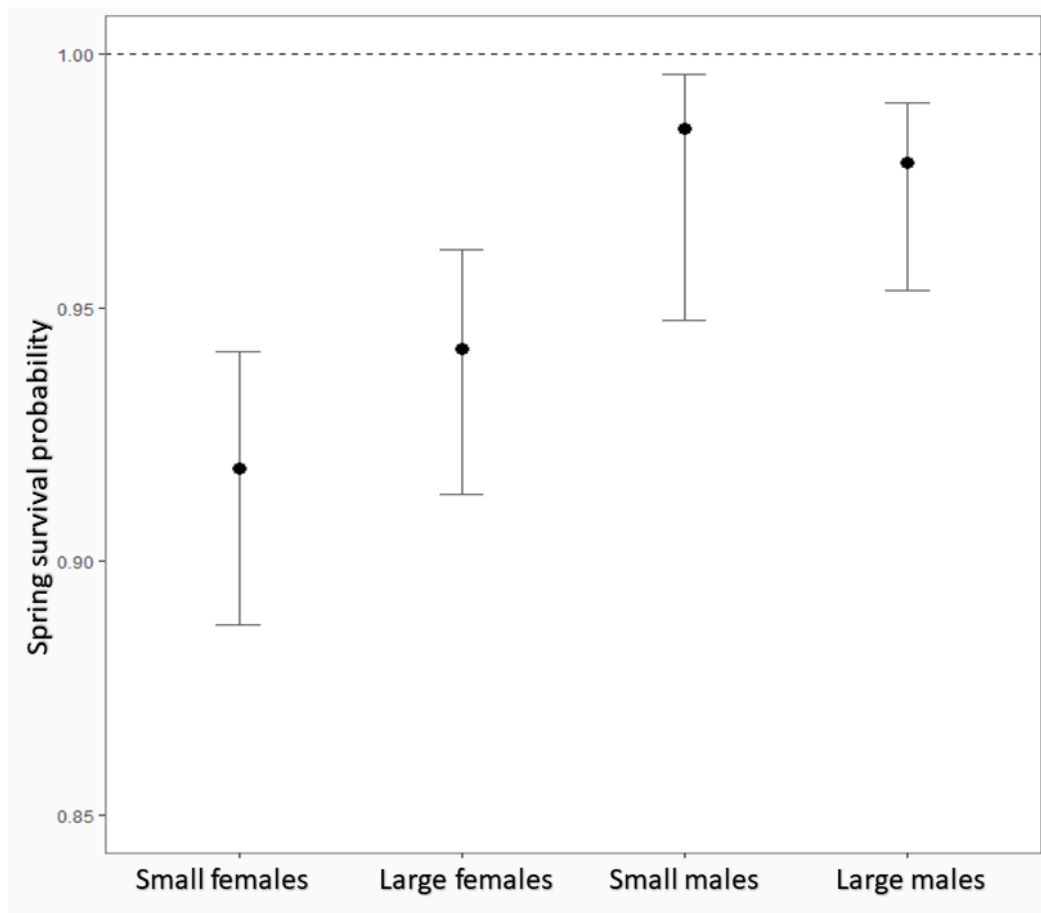


Figure A10: Spring survival probability with 95% confidence intervals for alpine choughs by size and sex. On average, large females are a similar size to small males.

Discussion

La démographie des vertébrés en contexte alpin et particulièrement des oiseaux est peu connue, malgré quelques avancées récentes (Bastianelli et al. 2017a, Meller et al. 2018). Dans cette étude, nous avons démontré que la forte saisonnalité qui caractérise l'écosystème alpin influence la survie moyenne des adultes de chocards à bec jaune. On observe une survie très forte au début de la saison froide chez les deux sexes, que l'on attribue au très haut degré de spécialisation de l'espèce aux conditions météorologiques difficiles. En été, la survie est plus basse chez les deux sexes, probablement en conséquence de l'investissement dans la reproduction ou en conséquence d'un taux de prédation plus important (aigle botté, aigle royal, faucon pèlerin, mustélidés et renards en reproduction notamment). Au printemps, donc à la fin de la saison froide, la survie est aussi contrastée entre les sexes, avec une baisse nette de la survie moyenne des femelles à cette saison. Ce patron s'explique probablement par plusieurs facteurs, comme la nécessité pour les femelles d'allouer de l'énergie à la production des œufs à cette saison encore froide, mais aussi à leur statut social qui les défavorise sur les sites d'alimentation hivernaux. Nous avons démontré que 28% de la variation de la survie printanière des femelles s'explique par les fluctuations de températures, et que les hivers et printemps chauds sont associés à des survies plus faibles pour les femelles. Ce résultat local révèle donc pour la première fois pour un oiseau sédentaire de montagne, à quel moment du cycle annuel les conditions météorologiques chaudes peuvent influencer négativement la dynamique d'une population, ce qui permet d'émettre des hypothèses sur le mécanisme sous-jacents. Ce résultat vient de façon presque inattendue, au regard des fortes variations saisonnières de températures dans les milieux alpins, confirmer une attente théorique qui peut être émise à partir de la théorie de la niche : la démographie des espèces est théoriquement contrainte par les variables qui déterminent la dimension climatique de leur niche écologique. Dans le cas des espèces alpines, le lien entre températures élevées et déficit de survie des individus n'avait jamais été démontré.

Ces hypothèses pourraient être à tester dans d'autres contextes pour vérifier si les patrons obtenus dans la région du Mont-blanc sont généralisables à l'ensemble des massifs et des oiseaux de Montagne ou au contraire très variables dans l'espace. Par exemple, une étude pourrait se concentrer sur les conditions corporelles des femelles à la fin de l'hiver dans plusieurs sites climatiquement contrastés pour mieux comprendre à quel point le lien entre conditions hivernales et printanières et condition corporelle des femelles est généralisable. Ceci pourrait être testé notamment grâce à d'autres sites où des suivis sur l'espèce ont été mis en place plus récemment, en Espagne et en Italie (Vallino et al. 2019). Le retardement de certains végétaux par des mécanismes de débourrement et la baisse de la fréquentation touristique des stations lors des printemps chauds (Jenni-Eiermann and Arlettaz 2008,ASSE et al. 2018) sont deux hypothèses possibles pour expliquer la survie plus basse des femelles à ce moment de l'année. Le Chocard à bec jaune étant omnivore et très opportuniste (Rolando et al. 1997), le régime alimentaire des chocards pourrait être étudié grâce aux ratios isotopiques de l'azote déterminés à partir de crottes ou de plumes de juvéniles, (les aliments d'origine industrielle sont aussi facilement identifiables avec cette méthode cf. Newsome et al. 2010) .

Le réchauffement des dernières décennies a plutôt eu un impact immédiat positif sur la reproduction des oiseaux communs des pelouses alpines comme l'ont démontré deux études récentes (Meller et al. 2018, Saracco et al. 2019), qui s'explique par une plus grande disponibilité des invertébrés lors d'années plus chaudes dans la plupart des pelouses de montagne. Le Chocard se nourrit également, et presque exclusivement, sur les pelouses alpines en été, mais présente des traits assez différents des autres passereaux de montagne de par son organisation sociale, sa taille, la localisation de son nid en falaises (Kendricks and Norment 1992), sa longévité, etc. Chez les espèces longévives la croissance des populations est plus sensible aux variations de la survie des individus adultes qu'au succès reproducteur, il est donc probable que les populations de chocards aient moins bénéficié du réchauffement récent que

les autres passereaux des sommets dont les dynamiques sont plus rapides. Ce dernier point illustre comment des études de mécanismes fins peuvent mener à envisager des réponses contrastées d'espèces, en fonction de leurs traits, aux mêmes évolutions de leur environnement. Ces éléments sont particulièrement pertinents pour mieux comprendre et prédire l'impact du climat à l'échelle des populations et en fonction des traits des espèces.

*Chapitre 3 : Le pâturage par les grands mammifères
herbivores influence fortement le régime alimentaire
des passereaux insectivores.*

Grazing intensity drives trophic shift in diet of alpine birds

Jules CHIFFARD*¹, Ilhem BENTALEB², Nigel Gilles YOCCOZ³, François FOUREL⁴,
Elodie BLANQUET¹, Aurélien BESNARD¹

¹ EPHE, PSL Research University, CNRS, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, France

² ISE-M UMR 5554, University of Montpellier, Montpellier, France

³ UiT The Arctic University of Norway, Department of Arctic and Marine Biology, Norway

⁴ UMR 5023 LEHNA, University of Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

* Corresponding author: Jules CHIFFARD chiffard.jules@cefe.cnrs.fr

Highlights:

- The trophic level of the diet of common insectivorous birds is strongly influenced by large mammal grazing intensity in alpine grasslands
- On a spatial gradient of grazing intensity, birds' diet shifts from herbivorous insects to coprophagous insects
- Birds seem to avoid some of the coprophagous insects, and the selection criterion is related to insects' trophic level

Summary

Large mammalian herbivores shape communities in many terrestrial ecosystems and structure food webs. However, the functional mechanism that underlie large mammalian herbivores (LMH) effects on other vertebrates are poorly understood. In alpine and mountain grasslands of France, we speculated that most common alpine birds are able to cope with the impact of large mammalian herbivores (LMH) and use intensely grazed areas for foraging. As LMH favour coprophagous insects and compete with herbivorous insects, the diet of birds at breeding location may be deeply influenced by grazing intensity. To test for this hypothesis we sampled bird faeces in different sites along a grazing intensity gradient, in the open landscapes of southern French Alps and western Pyrenees. These areas exhibit different insect communities, but quite similar bird communities. We used nitrogen isotopic ratio as an indicator of the trophic level of the insects which composed the diet of birds. We show that birds adapt their diet to a higher trophic level along the grazing intensity gradient. This result highlights a strong trophic link between LMH and birds where intense grazing occurs. We also showed a prey selection process in bird species studied, as they seemed to avoid coprophagous insects with very high nitrogen isotopic ratios. These results highlight the potential influence of domestic LMH on other vertebrate species through trophic links, and raises important conservation issues and further questions to get a better understanding on insectivorous birds/mammals interactions.

Key-words: Large mammals, herbivory, trophic interactions, alpine meadows, grazing ecosystem

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Introduction

The cascading effects of large mammalian herbivorous (LMH) consumption on other vertebrates are poorly known and quantified. By consuming selectively huge plant volumes, large mammalian herbivorous strongly influence plant traits and communities (Bardgett and Wardle 2003, Clay et al. 2005), but also soil structure and chemistry, and food webs (McNaughton 2006, Hunter and Price 2008, Foster et al. 2014, Keesing and Young 2014, Legagneux et al. 2014, Daskin and Pringle 2016, MacSween et al. 2018). As they pre-empt a large volume of plants for their own consumption, LMH also reduce diversity and abundance of many herbivorous insects, but favour a higher diversity and abundance of coprophagous insects that benefit from their faeces (Bardgett and Wardle 2003). These modifications of insect communities may in turn affect the diet of insectivorous birds, potentially favouring some species and disfavouring others. However, recent reviews pointed out the lack of empirical demonstrations of the functional mechanisms that underlie the contrasted effects of large mammalian herbivores (LMH) on abundance of other groups of species (Hunter and Price 2008, Foster et al. 2014, Daskin and Pringle 2016).

Cold ecosystems like mountain and alpine meadows exhibit a low primary productivity, thus insects and bird communities are expected to be particularly influenced by the presence of LMH, notably domestic LMH, in these ecosystems (Legagneux et al. 2014, Daskin and Pringle 2016, Bråthen et al. 2018). The vegetation structure is a major driver for bird communities (Ims and Henden 2012, Jähnig et al. 2018). In mountain and alpine meadows, grazing by domestic LMH is thus considered to have a major indirect effect of on birds through the modification of habitat, for example by its influence on the altitudinal position of the treeline (Körner and Paulsen 2004), or its influence on vegetation structure (Laiolo et al. 2004, Loe et al. 2007, Ims and Henden 2012). However the influence that domestic LMH may have on bird diet in general, and in alpine meadows in particular, is not quantified nor demonstrated.

In this study, we tested the existence of a trophic interaction between birds and LMH of alpine and mountain meadows. Each year, 5 million of domesticated mammals reach alpine landscapes of Alps and Pyrenees, the two main mountain massifs of France, for 2 to 5 months of extensive grazing. We tested if the trophic level of the diet of the two most common bird species in alpine meadows of France, i.e. water pipit *Anthus spinoletta* and wheatear *Oenanthe oenanthe*, increases with grazing intensity by domestic LMH.

We expected that bird diet would change from herbivorous insects to coprophagous insects as the grazing intensity increases. However, despite being generalists, these two species may select for specific prey among available ones. As insectivorous passerines catch a very low part of the available insect biomass (Holmes and Sturges 1975, Gaston 2000), the abundance of preferred preys may still be high enough for birds to find them whatever the influence of grazing pasture on insect diversity and abundance. In this case, we would not find any effect of grazing intensity on birds' diet. Large amounts of efforts is required to assess for a complex food web based on individual observations or from dissection of remains (see e.g. Greig-Smith and Quicke 2009). To test for our hypothesis, we thus relied on the quantitative information provided by isotopic ratio measurements, which allows for investigation of trophic links among species (Kelly 2000, Layman et al. 2007, Caut et al. 2009). Extensive grazing leads to highly heterogeneous grazing pressure in space and time, as it is driven by different local farming practices, as well as by accessibility to humans and animals (topography). We sampled faeces on a gradient of sites with different pasture-grazing intensity, from sites with decades of abandonment to sites with permanent presence of hundreds to thousands of domestic LMH during summer. The test was conducted in two contrasted areas in terms of climate and insect community; i.e. Mediterranean Alps (Mercantour) and Atlantic Pyrenees to explore its generality.

Material & Methods

Study area

Field work was carried out in two geographical areas in France: the Western Pyreneans (West and inside Pyrenean National Park), and the Southern Alps (Mercantour National Park). Western Pyrenean Mountains are characterized by very high moisture levels and colder climate conditions than in Southern Alps, with a Mediterranean climate. Insect communities of the two regions are different in terms of composition and phenology (Sardet et al. 2015). In both regions, we selected sites as homogeneously grazed spatial units which were large enough to host many bird territories (80-600 hectares). We found sites with contrasted grazing intensities by crossing information from local municipalities and national park rangers. Grazing pressure varied from sites where grazing was abandoned 20 years ago to sites with permanent presence of thousands of domestic mammals during summer (cf. table 1 for more details about grazing in each site). Sites were classified in four categories: (1) >15 years abandoned (N=1); (2) abandoned <15 years ago, or very low grazing pressure (N=4); (3) regular grazing by important livestock numbers (N=6); (4) Regular grazing in very high densities (N=2). 5 and 8 sites were sampled in the Pyrenean and Mercantour mountains respectively.

Table 1: Details about grazing condition in each site where bird faeces and insects were collected. N: number of sample collected in each sites. CAT: Category of grazing intensity

REGION	YEAR	SITE	N	RECENT CLUES OF LMH	CAT	DETAILS	AREA (Hectares)
PYRENEES	2016	ODEI	21	YES	3	Many herds of sheep (hundreds) and cows (dozens)	600
PYRENEES	2016	OSSOUE	29	NO	2	Only one grazing event in late august or in september by cows (dozens)	>1000
PYRENEES	2016	ANEOU	15	NO	3	Many herds of sheep (thousands) and cows (hundreds)	>1000
PYRENEES	2016	CHERUE	7	YES	2	Abandoned (in theory but cows were present)	200
PYRENEES	2016	TROUMOUSE	20	YES	4	Many herds of sheep (hundreds), high elevation	250
MERCANTOUR	2017	MORGON	32	NO	2	Abandoned since 10 years, wild chamois, sometimes sheep herds	150
MERCANTOUR	2017	TANDASQUE	26	YES	3	Local high cow pressure (dozens)	200
MERCANTOUR	2017	BONETTE(HIGH)	15	NO	3	Many herds of sheep (hundreds), high elevation, large site	>1000
MERCANTOUR	2017	SABION (HIGH)	76	YES	4	Many herds of sheep (hundreds), one herd of cows (>50), chamois (>150) and ibex (>40)	80
MERCANTOUR	2017	TENIBRES	20	NO	1	20 years abandoned and poorly accessible (wild goats only)	150
MERCANTOUR	2017	BONETTE	15	YES	3	Many herds of sheep (hundreds), low elevation	500
MERCANTOUR	2017	SABION	50	NO	2	Only wild chamois, which seem relatively abundant	150
MERCANTOUR	2017	SESTRIERE	28	NO	3	Many herds of sheep (hundreds), very accessible	100

Sample collection

We collected insects and bird faeces in June and July 2016 in Pyrenees, and June and July 2017 in Mercantour. To collect faeces, we observed birds which were standing on rocks until dropping of the faeces, or until birds flew away. Then, the exact location of the bird was examined, and only fresh faeces were collected (they dry in less than 5 minutes even not under sunshine, *pers. Obs.*). We targeted Water pipit (*Anthus spinoletta*), and Wheatear (*Oenanthe oenanthe*) but also caught some faeces of the Common linnet (*Linaria cannabina*) in a highly grazed site, as a calibration sample. Linnet is known to mostly eat flowers and seeds (Moorcroft et al. 2006), thus the trophic level of its diet is expected to be below the level of insectivorous'. We collected small grasshoppers (which are all herbivorous), small coprophagous coleopterans and dipterans in both regions and over the grazing and elevation gradients (N=40 insects). Those insect groups are known to be an important part of grassland bird diet (Kaspari and Joern 2006). Location and elevation were measured from GPS devices for each sample (precision about 10 m). Presence of herbivorous mammals (animals or fresh dungs) were recorded during sampling sessions. All samples were stocked in 96° alcohol for 3 to 4 months.

Isotope analysis

We analysed samples to measure carbon and nitrogen stable isotopic ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and C, N contents of bird faeces and insects. Samples were rinsed, dried and grounded using agate mortar and sieved through a 125 μm mesh. About 1mg of faeces or insect matter (all body parts but digestive system) were weighed into tin capsules. Simultaneous determinations of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were carried out using a Pyrocube Elemental Analyser (EA, Elementar GmbH) connected on line in continuous flow mode to a Isotopic Ratio Mass Spectrometry. The technique we used is derived from Fourel et al. (2014). Precisions for replicate analyses is 0.1‰ both for ^{15}N and

¹³C. Data were calibrated against international reference material IAEA-600, IAEA-CH6 and IAEA-N2. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values are expressed in δ notation, deviation from standards in parts per thousand (‰), relative to V-PDB belemnite and atmospheric N₂ (air), respectively: $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N} = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000$ (‰) where $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ or ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$.

Statistical Analysis

To test our hypothesis, we modelled variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in insectivorous bird faeces and in herbivorous and coprophagous insect tissues with linear mixed models. For $\delta^{15}\text{N}$ in bird faeces (response variable), model predictors included were elevation, bird species, region, presence of mammals during field work, and grazing pressure level. Grazing pressure effect was tested defined as a continuous variable, or as a categorical variable with 4 classes. Linear mixed model included the site identity as a random effect to account for repeated measurements at each site (Bolker et al. 2009). We assessed the effect of our covariates through the size of the estimated effects (slope), and their confidence intervals in the full model. We also calculated p-values by removing each variables one by one from the full model and running ANOVA to compare full and reduced model. C:N ratio is a proxy of the energy needed to access organic matter in food income; we tested the effect of $\delta^{15}\text{N}$ to explain C:N ratio by model comparison, and we also plotted C:N ratio as a function of grazing intensity. All analysis were implemented under R environment (R Development Core Team, 2018) and package “lme4” (Bates et al. 2014). For the insects, the dataset was much smaller thus we implemented a simpler model, only with the most important variables. The modelling procedure was similar but only insect type, elevation and grazing intensity were included in the models for $\delta^{15}\text{N}$, and insect type, elevation, grazing intensity and region were included in models for $\delta^{13}\text{C}$.

Results

We collected 130, 137 and 23 feces for water pipit, wheatear, and common linnet respectively. Slope estimates for the effects of covariates on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ variation in insects and bird faeces are shown in Table 2. Herbivorous and coprophagous insects showed marked differences in their nitrogen isotopic signatures, with higher level in coprophagous (mean $\Delta\delta^{15}\text{N} = 6.05$ [4.52 to 7.58], $p < 0.001$, Table 2, Figure 2). A negative correlation was found between elevation and $\delta^{15}\text{N}$ values in insects (slope = -0.89 [-0.13 to -1.65], $p = 0.03$, Figure 2). Grazing intensity effect on $\delta^{15}\text{N}$ values in insects was very low (slope = -0.05 [-0.80 to 0.70], $p = 0.89$, Table 2).

For nitrogen isotopic ratios measured in bird faeces, we found no difference between the two focal species (mean $\Delta\delta^{15}\text{N} = 0.07$ [-0.32 to 0.46], $p = 0.71$). Raw data suggest a slightly larger trophic niche width for Water pipit, with lower minimum values (Figure 2). Mean difference in $\delta^{15}\text{N}$ between linnet and both focal species is about 3.75‰ [3.00 to 4.49], ($p < 0.001$), (Table 2, Figure 2). $\delta^{15}\text{N}$ is positively correlated to grazing intensity (slope = 0.80 [0.39 to 1.21], $p = 0.001$), and the mean difference between abandoned sites and intensively grazed sites for $\delta^{15}\text{N}$ was 2.4‰ [1.17 to 3.63] (Table 1, Figure 1). The slope of $\delta^{15}\text{N}$ as a function of elevation is not significant (slope = -0.25 [-0.54 to 0.04], $p = 0.07$). Finally presence of mammals during field sampling showed a small positive effect on $\delta^{15}\text{N}$ value in birds' diet, with 0.5‰ [-0.24 to 1.36] higher $\delta^{15}\text{N}$ in average when mammals or fresh dungs were present, but this effect was not significant ($p = 0.17$). There was no difference between Alps and Pyrenees regions for $\delta^{15}\text{N}$ values in birds' faeces (0.02‰ [-0.76 to 0.80], $p = 0.96$). For the variation of $\delta^{13}\text{C}$ in birds' faeces, mean difference between linnet and both focal species is about 1.0‰ [0.56 to 1.42], ($p < 0.001$). We found that the slope along grazing intensity gradient was 0.34 [0.10 to 0.58] ($p = 0.02$). The regions sharply differ in terms of $\delta^{13}\text{C}$ in faeces with a mean difference of 0.9‰ [0.42 to 1.36] in Pyrenean samples ($p = 0.002$).

Finally, the model including $\delta^{15}\text{N}$ to explain C:N variation was much better fitted to the data than the null model ($\Delta\text{AIC}=-30$), the relationship between $\delta^{15}\text{N}$ and C:N values found in birds' faeces is shown in Figure 3. The effect of $\delta^{15}\text{N}$ on C:N was clear with a negative slope: -0.17 [-0.12 to -0.22], ($p<0.001$), from this slope, C:N was 23% to 41% higher in preys with lowest $\delta^{15}\text{N}$ compared to those with higher $\delta^{15}\text{N}$. Figure shows variation of C:N on the grazing gradient, and the main difference in C:N is clearly observed between abandoned site and the others: C:N values in bird faeces are very similar to those of the common linnet in the abandoned site, when the faeces from the sites with the 3 other categories of grazing show lower C:N values than the first, but few differences between them (Figure). Interestingly C:N values for the sites with presence of herbivory do not match those of captures insects (Figure).

Table 2: Estimates and SE for the effects of covariates on nitrogen and carbon isotopic ratios found in birds' faeces and insects collected in French Alps and Pyrenees. Bold estimates are those that differ from 0 regarding their confidence interval. N.T: Not tested

	Estimate (SE)							
	BIRDS				INSECTS			
	$\delta^{15}\text{N}$	p-value	$\delta^{13}\text{C}$	p-value	$\delta^{15}\text{N}$	p-value	$\delta^{13}\text{C}$	p-value
Insect type	<i>N.T.</i>		<i>N.T.</i>		-6.05 (0.78)	<0.001	-0.60 (0.50)	0.23
Elevation	-0.25 (0.15)	0.07	0.07 (0.09)	0.45	-0.89 (0.39)	0.03	0.61 (0.49)	0.23
Grazing intensity	0.80 (0.21)	0.001	0.34 (0.12)	0.02	-0.05 (0.38)	0.89	-0.25 (0.27)	0.35
Bird species (Oe. oe.)	0.07 (0.20)	0.72	-0.14 (0.12)	0.24	<i>N.T.</i>		<i>N.T.</i>	
Bird species (Li. Ca.)	-3.75 (0.38)	<0.001	0.99 (0.22)	<0.001	<i>N.T.</i>		<i>N.T.</i>	
LMH presence	0.56 (0.41)	0.18	0.11 (0.25)	0.65	<i>N.T.</i>		<i>N.T.</i>	
Region (Pyr.)	0.02 (0.40)	0.97	0.89 (0.24)	0.002	<i>N.T.</i>		0.95 (1.08)	0.38

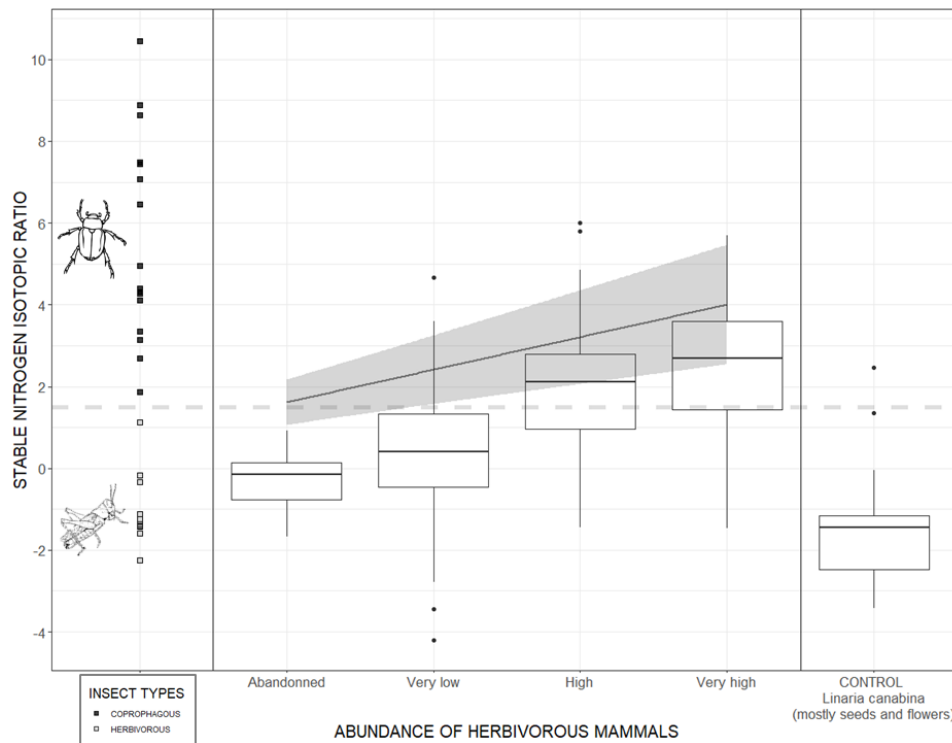


Figure 1: Left: isotopic ratios in insect tissues, with different colours for herbivorous and coprophagous insects. Middle: Stable nitrogen isotopic ratios found in water pipit and wheatear feces as a function of a gradient of grazing intensity by herbivorous mammals. Right: same ratio for the common linnet. The solid line and grey area represent estimated effect of grazing intensity and 95% CI at 2170 meters elevation (mean value for this dataset). Dotted horizontal line is equidistant from maximum $\Delta^{15}N$ value for herbivorous insects and minimum $\Delta^{15}N$ value for coprophagous.

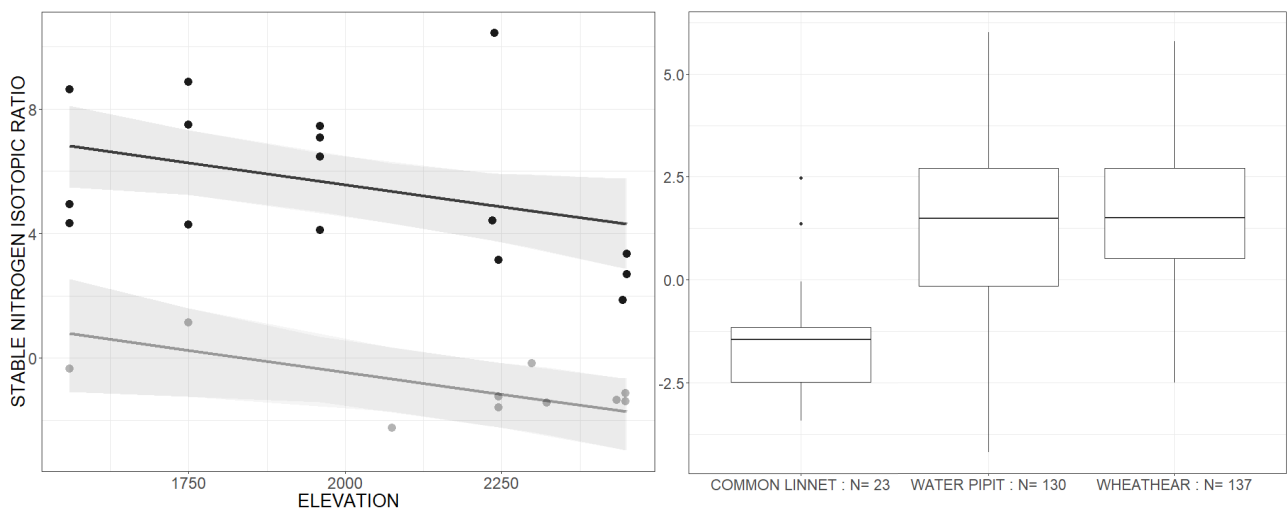


Figure 2: Left: Nitrogen isotopic ratios in the two groups of insects (coprophagous insects: dark grey; herbivorous insects: light grey) collected as a function of elevation. Right: Raw nitrogen isotopic ratios in the three bird species faeces.

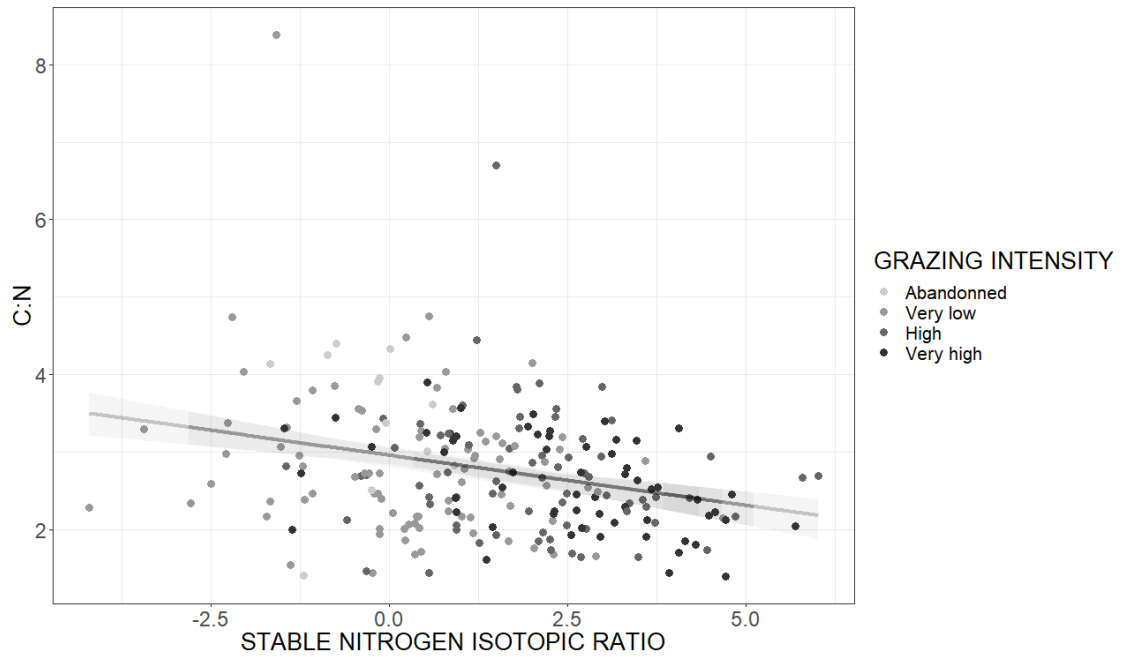


Figure 3: Variation in C:N as a function of nitrogen isotopic ratios including grazing intensity to group the data: food with low $\Delta^{15}N$ (low grazing intensity) is 30% richer in carbon compared to nitrogen, thus harder to assimilate, than food with high $\Delta^{15}N$ (high grazing intensity)

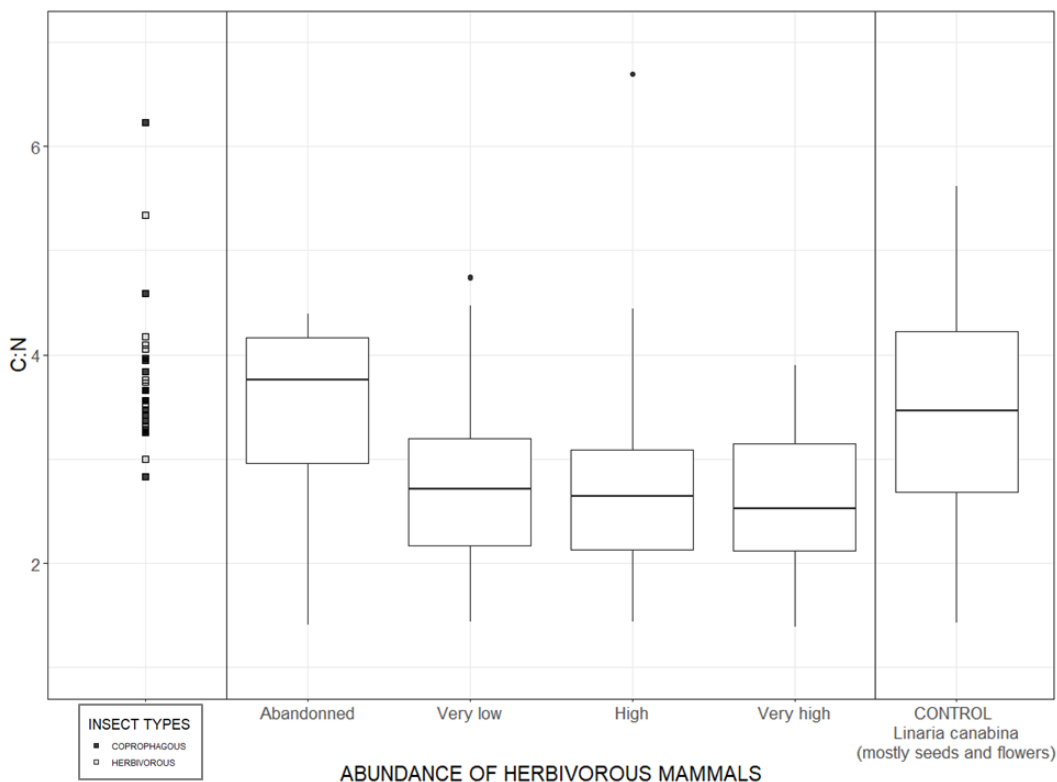


Figure 4: Left: C:N in insect tissues, with different colours for herbivorous and coprophagous insects. Middle: C:N found in water pipit and wheatear feces as a function of a gradient of grazing intensity by herbivorous mammals. Right: same ratio for the common linnet.

Discussion

We found a very large $\delta^{15}\text{N}$ enrichment in the diet of two dominant bird species along a grazing intensity gradient, in the two contrasted ecological regions studied (Figure 1). These results are the first to provide a quantitative information about a trophic mechanism that links domestic LMH and wild birds. The $\delta^{15}\text{N}$ difference between trophic levels in trophic networks of European alpine meadows is about 3‰ (as the mean of a distribution ranging from 1.5 to 4.5, see e.g. Sponheimer et al. 2003, Männel et al. 2007), thus the large shift we found is consistent with the hypothesis that bird diet shifted from being mainly composed of herbivorous insects, to being mainly composed of insects which are one trophic level higher than herbivorous insects (Figure 1), probably coprophagous insects (Freyroos et al. 1995, Brodmann et al. 1997, Greig-Smith and Quicke 2009).

Our main hypothesis was based on the fact that LMH would deeply change the insect community to a lower abundance of herbivorous insects and a higher level of coprophagous insects (Tschardtke 1995). Another explanation of this $\delta^{15}\text{N}$ variation would have been an increasing $\delta^{15}\text{N}$ baseline in plants and insect community along the grazing intensity gradient (Laiolo et al., 2015), however, this baseline is not clear in studies dedicated to detect such an effect, as plant and soil $\delta^{15}\text{N}$ gradient are generally not correlated along grazing intensity gradient (Frank and David Evans 1997, Han et al. 2008, Tonn et al. 2019). As the insect community is not quantitatively evaluated in this study, the shift we found in bird diet between ungrazed and intensively grazed sites can result from multiple mechanisms: (1) birds forage randomly, and the shift we found in bird diet is representative of the insect community shift (2) birds selected herbivorous insects, but the lower abundance of herbivorous insects in highly grazed area constrained birds to shift to coprophagous insects (3) birds select coprophagous insects, thus the shift observed in birds' diet is more important quantitatively than the shift in insect communities. The $\delta^{15}\text{N}$ relationship with C:N ratio shows that the nutritive value of

insects with high $\delta^{15}\text{N}$ is probably much higher for the alpine birds. C:N ratios suggest that birds find preys with much lower C:N as soon as grazing occur and even at low intensity, which suggest an active selection of highly nutritive preys which are poorly accessible for birds, or absent, in abandoned sites.

Whether birds select or forage randomly, lose or gain in terms of nutritive quality of the preys caught on the grazing intensity gradient have very different implications in terms of energetic balance for birds. It would be of particular interest to study birds' diet in parallel with quantitative description of insect community (Ibanez et al. 2013), to balance the respective role of plant baseline, insects availability (quantity and quality), and selection by birds to explain the large shift observed in stable nitrogen isotopic ratio (Laiolo et al. 2015). This can be conveniently tested in common species, also among rare birds, some are probably more specialized in their dietary ecology (which should be tested, see above), and the interaction with LMH may play a major role on birds' foraging and demography by advantaging/disadvantaging those species.

In grassland ecosystems, being able to cope with change in the availability of food income induced by LMH and other factors may be a huge advantage for insectivorous birds to cope with the unpredictable nature of their resource. In alpine meadows, where the surface of homogeneous habitats shrinks with elevation, it may be of great importance to be able to get resource from very diverse potentially available preys, to maintain large, connected, and thus more resilient populations. As LMH play a major role in those ecosystems (McNaughton 2006), we expect that the dietary flexibility should be very important to understand community structure in birds of the alpine meadows. The large dietary flexibility we highlighted in water pipit and wheatear should probably be more or less widespread in bird communities depending on the temporal stability of the insects community and thus, mammal community. At macro ecological level, it would be relevant to highlight how much mammalian herbivory influenced

the evolution of the diet of the other vertebrates, or at least insectivorous ones, by testing for the distribution of the dietary flexibility trait in birds of open landscapes of the world (Legagneux et al. 2014, Bråthen et al. 2018).

Where intense grazing is occurring, the trophic link between large herbivorous mammals and alpine birds above tree lines of Western European Mountains rises important conservation questions. First, it may be important for stakeholders involved in grassland conservation to know which species may be able/unable to adapt their diet to which kind of herbivory. Also, since Cabana and Rasmussen (1994) it is well known that $\delta^{15}\text{N}$ enrichment in species associated with agricultural systems is correlated with bioaccumulation of organochlorines and other anthropogenic biochemical inputs in those species. In this case, an effect of ivermectines has been shown on coprophagous insects (Lumaret et al. 2006, Verdú et al. 2018), but not in birds. Our results thus suggest an important application in assessing the consequences for birds of the delivery of anti-parasitic agents in domestic herbivorous mammals grazing in alpine meadows.

Data accessibility: DRYAD

Acknowledgements: Claude Miaud, Thomas Lebard, Eric Sourp and Nathalie Siefert

Authors' contributions: JC and AB conceived the idea and designed methodology and IB supervised the isotopic methodology and discussion for sample preservation; JC and EB collected the data; IB, FF, JC and AB analysed the data; JC led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Discussion

Alors que la plupart des études qui traitent des fluctuations des populations d'oiseaux des milieux ouverts froids mentionnent l'importance de l'effet de grands mammifères herbivores sur l'habitat des oiseaux (Chamberlain et al. 2012, Lehikoinen et al. 2014, Scridel et al. 2018), les interactions fonctionnelles entre ces deux groupes ont peu été abordée. Cette étude est la première à démontrer, au-delà d'un effet indirect lié à l'habitat, une forte influence du pâturage sur le régime alimentaire des oiseaux. La démonstration de ce mécanisme apporte une information fonctionnelle supplémentaire aux liens indirects par l'habitat pour comprendre l'interaction entre les communautés d'oiseaux des milieux ouverts et leur environnement. Ce mécanisme étant directement lié à la ressource, il est capital pour définir la niche écologique des espèces. Le changement important du régime alimentaire que les grands mammifères herbivores induisent chez ces espèces communes pourrait fortement structurer l'ensemble de la communauté, en commençant par avoir une influence sur la dynamique des populations. La question de la généralisation de ce lien trophique à l'ensemble des communautés d'oiseaux des milieux ouverts se pose comme une question d'écologie fondamentale, et sera présentée en discussion générale. Les résultats présentés dans cet article soulèvent cependant des questions plus directes pour mieux comprendre cette interaction oiseaux-mammifères:

- Quelle est la conséquence du changement de communauté d'insectes sur la balance énergétique et sur le succès reproducteur des oiseaux ? La capture des proies pour l'élevage des jeunes est une activité très coûteuse en énergie pour les adultes (Drent and Daan 1980). La présence des grands herbivores, en modifiant la communauté d'insectes disponible (espèces et abondances), modifie potentiellement le comportement de chasse des adultes, selon les espèces, les contextes, etc. Elle modifie aussi potentiellement le succès reproducteur, positivement ou négativement, selon les espèces et leurs aptitudes à s'alimenter de telles ou telles espèces

d'insectes. L'outil isotopique pourrait permettre de caractériser le lien entre la présence des différentes espèces de mammifères herbivores, les proies choisies par les oiseaux et leur valeur nutritive (C :N), et le succès reproducteur des oiseaux via le suivi de nids (fécondité, condition corporelle des poussins au nid, temps entre les nourrissages, etc...). Une telle étude, basée sur des suivis de nids, demande de déployer d'importants efforts de terrain, mais permettrait d'évaluer localement les couts et bénéfices apportés par la présence des troupeaux pour les oiseaux qui se reproduisent sur les pelouses alpines, tout en précisant le lien trophique démontré dans ce chapitre.

- Quel effet des traitements insecticides sur le régime alimentaire des oiseaux ? Comme nous l'avons mentionné en ouverture de cet article, un ratio isotopique élevé de l'Azote indique un lien trophique fort entre le bétail et les animaux étudiés, ce qui signifie une exposition potentielle des oiseaux aux molécules, vermifuges, antibiotiques, antifongiques, utilisées pour traiter le bétail avant sa montée en estives. Dans cet objectif de caractérisation des effets des traitements sur la biodiversité des alpages et estives, les petits passereaux chanteurs seraient d'excellents indicateurs, de par leur territorialité, et de par le lien trophique entre ces oiseaux et la pression locale de pâturage. Les oiseaux n'ont pas la même physiologie que les mammifères, ce qui peut les rendre plus sensibles à certaines molécules utilisées comme des insecticides (Brealey et al. 1980). L'exposition des oiseaux aux différentes molécules utilisées en traitement peut être mesurée via des prélèvements de tissus (Filigenzi et al. 2019), mais sa toxicité est extrêmement complexe à déterminer (Han et al. 2018). Dans un premier temps, il serait pertinent de mieux définir l'influence de ces molécules sur les communautés d'insectes, et sur le régime alimentaire des oiseaux, et d'identifier les espèces d'insectes établissant un lien trophique entre oiseaux et mammifères quand ceux-ci sont traités. La meilleure étude à mettre en place serait donc une étude corrélative faisant le lien entre abondance des espèces d'insectes, régime alimentaire des oiseaux, et traitements utilisés sur des sites pâturés. Une telle étude

pourrait reposer sur l'utilisation de zones tests dont la taille serait supérieure au territoire de chasse des insectivores. Dans ces zones, certaines molécules seraient expérimentalement prohibées pendant plusieurs saisons, afin de mesurer simultanément les conséquences de ces changements de pratiques sur le bétail, sur la communauté d'insectes (abondances, composition), et enfin sur le régime alimentaire des oiseaux territoriaux. En fonction des résultats, une étude de contamination des proies consommées et des oiseaux pourrait être menée. La principale difficulté d'une telle étude réside dans la mise en place de zones expérimentales où les traitements vermifuges ne seraient pas utilisés sur des surfaces assez grandes pour couvrir plusieurs dizaines de territoires d'oiseaux de montagne, afin d'obtenir des échantillons suffisants pour des comparaisons robustes. Cependant, une telle étude permettrait d'évaluer pour la première fois avec une précision élevée, l'effet de ces pratiques de traitement sur d'autres vertébrés des pelouses alpines.

Chapitre 4 : L'échantillonnage adaptatif à partir d'un modèle de niche, ou échantillonnage préférentiel, pour améliorer l'efficacité des prospections : tests sur la base de simulations et d'expérimentations.

Adaptive niche based sampling to improve findings on rare and elusive species: field and simulation test.

Jules CHIFFARD*¹, Coline MARCIAU¹, Nigel Gilles YOCCOZ², Florent MOUILLOT³, Stéphane DUCHATEAU⁴, Iris NADEAU¹, Philippe FONTANILLES⁵, Aurélien BESNARD¹

¹ EPHE, PSL Research University, CNRS, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, France

² UiT The Arctic University of Norway, Department of Arctic and Marine Biology, N-9037 Tromsø, Norway

³ Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR CEFE 5175, CNRS, Université Montpellier, Université Paul Valéry Montpellier, EPHE, IRD, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier CEDEX 5, France

⁴ GOPA, MJC du Laiï, 81 avenue du Loup, 64000 Pau, France

⁵ Parc national des Pyrénées, Villa Fould, 2 rue du IV septembre, 65000 Tarbes

* Corresponding author: chiffard.jules@cefe.cnrs.fr

Summary

- 1 Sampling efficiency is crucial in order to overcome the data crisis in biodiversity and allow a better understanding of what drives the distribution of rare species.
- 2 Adaptive niche-based sampling (ANBS) is an iterative sampling strategy that relies on the predictions of species distribution models (SDM). By predicting highly suitable areas to guide prospection, ANBS could improve the efficiency of sampling effort in terms of finding new locations for a focal species, and by its iterative aspect, it could potentially mitigate the impact of small and initially biased samples on SDMs.
- 3 Yet despite the potential of this recent approach notably for sampling rare species, ANBS has been largely overlooked. In this study, we assessed the gain in terms of new locations found per unit of effort by comparing ANBS with random sampling. The comparison was based on both simulations and two real case studies (field surveys) of mountain birds in Western Europe.
- 4 We found that ANBS can be very efficient to increase the number of new locations found if the focal species shows specialization in at least one of the environmental gradients used in modelling, with an increasing the probability of contacting the species with iterations. We also identified a gain in usage of pseudo-absences during first iterations, and a general tendency of ANBS to increase the omission rate in the spatial prediction of the species' niche.
- 5 ANBS is an efficient and dynamic strategy which can contribute to a better understanding of distribution drivers in rare species.
- 6

Keywords: adaptive monitoring, niche based sampling, sampling efficiency, species distribution model, rare species, low detectability

Introduction

Species communities are usually composed of a few common species and many rare species (Chase 2013). Rare species can play a major functional role in an ecosystem despite their low abundance (Mouillot et al. 2013, Jousset et al. 2017). Understanding the factors that contribute to the distribution of rare species is thus important to understand ecosystem functioning, assess extinction risk and guide conservation actions (Soulé 1983, Grenyer et al. 2006). However, data on the population distribution, abundance and trends – and thus the conservation status – of rare species is largely deficient, both on a global as well as a regional scale (Bland et al. 2014).

Characterizing the spatial distribution of a focal species and its drivers relies on records of the locations where it is present or absent. For rare species, significant effort may be required to collect a sufficient amount of presence data using traditional spatial sampling methods, such as random, systematic or stratified sampling (Yoccoz et al. 2001). As time and funding are limited resources, sampling efficiency is crucial to gain a better understanding of the distribution drivers of rare species (Possingham et al. 2000, Nichols and Williams 2006).

Methodological alternatives to random sampling schemes are available (Albert et al. 2010). In many species, and more specifically in rare species, it may be particularly relevant to optimize sampling schemes by using prior information about the distribution of the focal species to guide future sampling efforts towards the expected most favourable habitats (Albert et al. 2010). For instance, adaptive sampling prioritizes the sampling of sites adjacent to recorded occurrences (Thompson 1990). Adaptive sampling methods are particularly suitable for spatially aggregated species (Thompson 1990); however, rare species are not always spatially aggregated. From niche theory, we can expect that the locations occupied by a species share a certain number of biotic and abiotic components (Pulliam 2000). A species' realized niche can be approximated with species distribution models (SDMs), which rely on localized presence/absence data to predict the presence probability of a species as a function of environmental variables (Guisan

and Thuiller 2005). The SDM prediction can then be used as a basis to stratify a sampling scheme (niche-based sampling, hereafter NBS, Guisan et al. 2006). In NBS, locations that are environmentally similar to those where the species has been previously recorded are more likely to be sampled, so it can be considered an adaptive sampling method that is carried out at an environmental level. The iterative version of NBS is thus called here adaptive niche-based sampling (ANBS). In ANBS, a first SDM is fitted using the available data and is used to drive sampling strategy, then subsequent SDMs are fitted by including new data collected to benefit from increasing local knowledge. In practice, NBS provides an interesting opportunity to improve sampling efficiency for many species – particularly rare species, and ANBS iteration process is expected to quickly improve model accuracy and thus sampling efficiency compared to random sampling or simple NBS (Guisan et al. 2006, Le Lay et al. 2010).

Species distribution modelling is considered robust for a small amount of recorded data, i.e. a few dozen occurrences, or even less than ten (Elith et al. 2006, van Proosdij et al. 2016). However, it is a challenge to accurately identify relevant drivers of a species' distribution when using a low number of records to fit SDMs, as it limits the precision of estimated parameters such as response curve slopes (Wisz et al. 2008, Galante et al. 2018). A small number of true presences and absences will also inflate the potential influence of any spatial bias in available occurrence data, which can strongly influence SDM predictions (Lobo and Tognelli 2011). When initial data is scarce, a sampling design that provides not only new presence data, but also new absence data where this is informative for the model, is therefore of critical interest. By guiding prospection towards areas evaluated as highly suitable, and by its iterative aspects (multiple sampling and successive modelling iterations), ANBS can potentially mitigate the impact of initial spatial bias on SDM predictions (Singh et al. 2009).

Niche-based models are increasingly used in ecology and conservation studies (Stirling et al. 2016); however, of the 462 studies that referred to the NBS method (citing Guisan et al. 2006

according to Google Scholar in January 2019), only 32 implemented it with field sampling. Only five of these studies compared NBS to other methods by comparing the number of presences recorded per unit of effort. In these, NBS was evaluated as performing best for 9 out of 11 species tested (Singh et al. 2009, Williams et al. 2009, Le Lay et al. 2010, Edvardsen et al. 2011, Aizpurua et al. 2015). Singh et al. (2009) reported NBS potential to reduce the effect of bias in the initial dataset, Aizpurua et al. (2015) also noted that compared to expert sampling, new locations found with NBS are less spatially dependent on previous knowledge.

Despite its recognized potential to improve sampling efficiency in ecology (e.g. Le Lay et al., 2010; Rhoden, Peterman, & Taylor, 2017), we found that only two studies reported more than one modelling and sampling iteration in the field (ANBS). These studies (Rinnhofer et al. 2012, Cook et al. 2019) confirmed the interest of an iterative approach by ground-validating models with subsequent field data, a major value of ANBS. Rinnhofer et al. (2012) also showed a tendency for models to improve their AUC with iterations. However, whether these models would have had similar or lower performance with random sampling was not assessed. The actual relevance of ANBS remains poorly documented.

This study assesses the gain in new locations found per unit of effort using ANBS compared to random sampling. The comparison was based on both simulations and two real case studies. We used simulations to explore the relevance of ANBS based on spatial and ecological contexts of rarity (using highly specialized or less specialized virtual species). Based on the literature on SDM, we expected the niche of a specialized species to be more easily identifiable, and thus ANBS to be more efficient for these species, assuming that the environmental variables constraining the niche are known. However, depending on the spatial configuration of the area and the variation in the ‘intrinsic’ abundance of a species, the same niche may lead to very different numbers of sites occupied locally. Very low prevalence of the focal species may lead ANBS to fail in identifying the most suitable areas due to a general lack of new findings of the

species. We also explored the impact of initial bias in the datasets, and we expected that spatial bias may lead to sampling a reduced part of a gradient, decreasing the ability of ANBS to improve species prevalence in the collected data.

In addition to modelled simulations, we tested both ANBS and random sampling in the field to study the distribution of two rare species in the Pyrenees National Park: the rock thrush *Monticola saxatilis* and the white-winged snowfinch *Montifringilla nivalis*. Rock thrush is specialized on a rock cover gradient, but in snowfinch, we couldn't formulate a strong hypothesis about spatial occurrence of the species. We expected ANBS to identify more new locations per unit of field effort than random sampling, and that this would rapidly improve the understanding of species distribution drivers in this area, and especially in rock thrush.

Material & methods

Study area

The field study was carried out in the western Pyrenees (Figure); this area was also used as the basis for simulating virtual species distributions. The Pyrenees Mountains form a natural border between France and Spain, with a climate ranging from Atlantic to Mediterranean. The study area covered a surface area of approximately 160x70 km where elevations varied between 115 and 3320 m above sea level, which creates a strong bioclimatic gradient (Körner 2007). For example, a precipitation gradient is observed along elevational gradient, but also from west to east as clouds from the Atlantic Ocean are trapped by high elevation summits in the westernmost part of the chain (the Pic d'Anie area). Habitats consist mostly of forests, and subalpine and alpine open habitats, which extend to lower altitudes due to livestock grazing, a major activity in this area (Mazier et al. 2009).

Virtual species distribution

The geographical context for the simulations was similar to that of the field studies, with virtual species distributed in open alpine landscapes. We simulated eight virtual species distribution patterns, combining two scenarios of niche width, two scenarios of species abundance, and two regions with contrasted landscapes in the study area (Figure). One region was in the western Pyrenees, and the second region was higher in elevation and was thus composed of more open habitats, in a central area of the mountain range. We selected four environmental variables, all assumed to influence breeding habitat selection of birds in open areas: rock cover, solar radiation flux, mean daily precipitation in June and mean daily temperature range in June (from Worldclim). Complete calculation for solar radiation is described in ESM 2. We simulated species distribution with different niche widths by modulating species response curves to the four environmental variables selected (see ESM 1 for the code with response function parameters and a figure, ‘virtual species’ package Leroy et al. 2016). Based on the value of the environmental variables for each pixel, we simulated a strong species response to environmental variables by multiplying the probability associated with the species’ response to each of the four variables (when part of a gradient is avoided by the species, it is avoided whatever the favourability regarding other variables) (Figure). Probabilities were then transformed to a presence/absence dataset using a fixed threshold of 0.6 for every scenario, and any occurrences distributed in forest habitat were eliminated. Some species may not occupy all favourable sites in an area, for many biological reasons that are independent of the environmental niche (e.g. competition avoidance, sociality, antagonistic intraspecific interactions, etc.). Output from previous stage was considered as ‘abundant’ species scenarios with 100% prevalence above the 0.6 threshold, and to add extra variability (which can also be generated by detection issues in many cases), we generated ‘scare’ species scenarios by sampling 20% of occupied cells above the 0.6 threshold, resulting in four scenarios in each

region (Figure): wide niche, abundant species (WA), wide niche, scarce species (WS), narrow niche, abundant species (NA), and narrow niche, scarce species (NS).

Sampling scenarios for virtual species distribution

In scenarios ‘ANBS1’, ‘ANBS2’, ‘RANDOM1’ and ‘RANDOM2’ (Table 1), the initial dataset was made up of a random sample of five occurrences and five absences from the simulated species distribution. To introduce an initial bias in scenarios ‘ANBS3’, ‘ANBS4’, ‘RANDOM3’ and ‘RANDOM4’ (Table 1) we simulated a situation where only lower elevation sites (thus warmer), were prospected initially as these are more accessible (sampling initial dataset in the warmer 10% of the ‘temperature range’ variable). As we were interested in assessing the benefit of using pseudo-absences in complement to true absences, 1000 pseudo-absences were randomly selected for ‘ANBS2’, ‘ANBS4’, ‘RANDOM2’ and ‘RANDOM4’ scenarios for the first SDM and each iteration (Table 1).

Iterations

In random sampling scenarios (Table 1), the 10 sampling locations were selected randomly in open habitats for each iterations. In ANBS scenarios (Table 1), we fitted SDMs (see below) at each iteration and selected next 10 sampling locations from output, with 7 random locations in the optimal area determined by the SDM (above the 0.6 relative favourability threshold) and 3 random locations in areas predicted as not optimal (under the 0.6 threshold). Each scenario was repeated 100 times. This procedure was performed in 12 successive iterations.

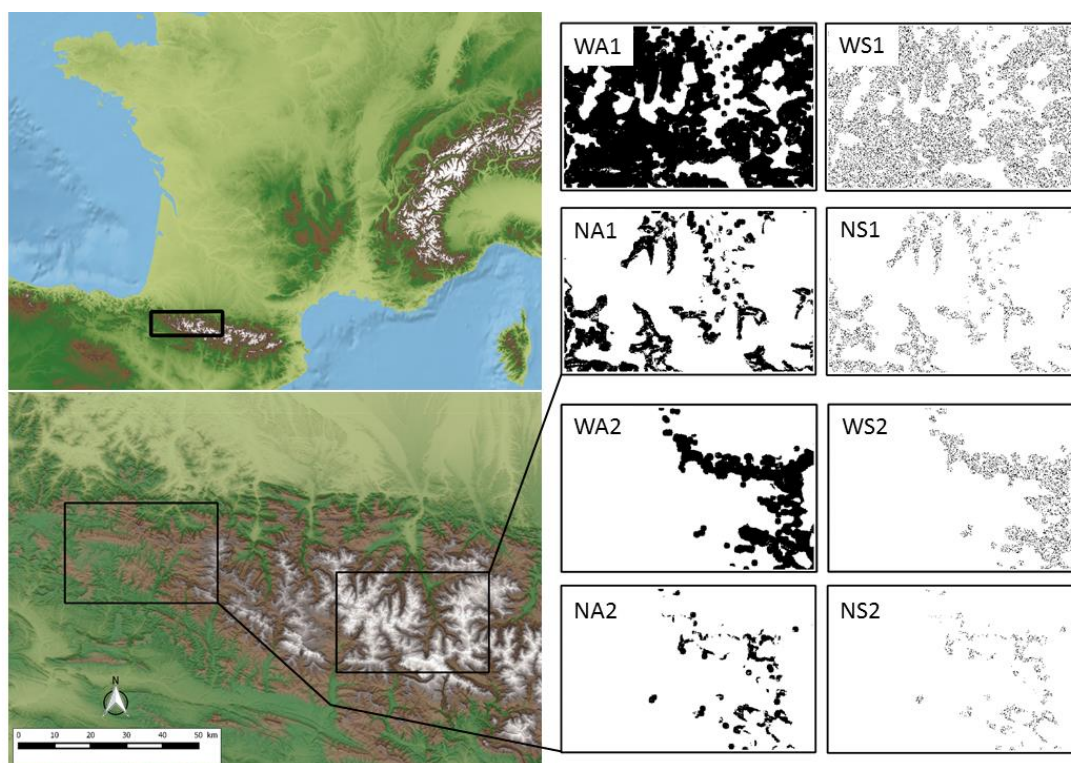


Figure 1: Top left: The study area was located in the western Pyrenees in the south of France. Bottom left: Two regions were selected for the virtual tests: the western area (1) was at lower altitude and the central area (2) at higher altitude, with more extended rocky areas. Right: virtual species distributions generated for the two regions and four scenarios: WA = wide niche, abundant species; WS = wide niche, scarce species; NA = narrow niche, abundant species; NS = narrow niche, scarce species.

Table 1: Characteristics of the eight different sampling scenarios tested to determine virtual species distribution.

Name	Strategy	Bias	Pseudo-absences
ANBS 1	ANBS	NO	NO
ANBS 2	ANBS	NO	YES
ANBS 3	ANBS	YES	NO
ANBS 4	ANBS	YES	YES
RANDOM 1	Random	NO	NO
RANDOM 2	Random	NO	YES
RANDOM 3	Random	YES	NO
RANDOM 4	Random	YES	YES

Species distribution models

For all virtual scenarios and field surveys, SDMs were fitted using generalized additive models (GAMs) with a logit link (Hastie & Tibshirani 1987). These are well suited for modelling modal responses to environmental variables, which are expected locally in many species (Guisan et al. 2002). Covariates were fitted in an additive way in the models. These models were thus not structured following the process used to generate virtual species' presence (as the response probabilities were multiplied). This choice was made to provide a realistic analysis; modelling from environmental variables being usually structured differently than the biological mechanisms involved in generating species distribution (Gaston 1996, Araújo and Guisan 2006, Elith and Leathwick 2009, Buckley et al. 2010). The spatial output from GAM provided a relative favourability, or relative presence probability of the species, for each pixel of the study area.

Evaluating the sampling scenarios

Evaluations were made by paired comparisons: to compare sampling techniques, we calculated the absolute difference in new occurrences at each iteration 'i' between ANBS (A) and random sampling (B) (e.g. for scenario1: $n^{A_i} - n^{B_i}$), and the variation percentage corresponding to this difference (e.g. for scenario1 $(n^{A_i} - n^{B_i}) / n^{B_i} \times 100$ (%)). We then calculated the mean difference for the 100 repetitions of each scenario. Based on a 0.6 threshold for simple comparison, we compared the specificity (true negative rate) of the SDMs as a metric of a model's ability to identify unsuitable areas, as well as omissions (false negative rate), as this kind of error can be critical in conservation contexts, for instance. We also compared the AUCs. In a second step, we performed paired comparisons of scenarios that differed only in initial bias, or in the use of pseudo-absences (Barbet-Massin et al. 2012).

Field study: species and environmental variables

The rock thrush is a long-distance migrant that lives in rocky and grassy habitats (Del Hoyo et al. 1992). Nest is most often on the ground in naturally hidden or poorly accessible areas. Neighbouring nests can be as close as 50 m but foraging territories are not shared (Grangé et al., 2015). This species hunts invertebrates and small vertebrates (mostly young lizards) in grasslands (Del Hoyo et al. 1992). The snowfinch is a mountain specialist adapted to cold conditions (Lei et al. 2002) that displays elevational migration between the breeding and non-breeding seasons (Resano-Mayor et al. 2017). Breeding pairs can be solitary or aggregated in small ‘colonies’. Individuals forage invertebrates, flowers and seeds usually in grasslands a few hundred metres around the nest (Brambilla et al. 2016).

We selected five environmental variables to model rock thrush and snowfinch distribution in the study area. Rock cover, as a proxy for natural breeding site availability for both species was obtained from CESBIO (Inglada et al. 2017). For forest and open habitats cover we merged habitat classification categories from the CORINE unified European land cover inventory (Büttner 2014). We calculated the number of days with snow cover in June from the output of a gap-filling algorithm applied to MODIS snow products for the Pyrenees mountains during the 2000–2015 period (Gascoin et al. 2015). Calculation for solar radiation is described in ESM 2. The data was transformed to 100-m resolution by downscaling for lower resolution (for snow cover), or by resampling and calculating the mean of values for lower resolution (all other variables).

Modelling distribution and the implementation of ANBS

For the rock thrush, based on a 300x300-m grid, we filtered (Boria et al. 2014) 220 opportunistic occurrences supplied by the Pyrenees National Park and the Adour Pyrenees Ornithological Group, and data from random point counts extracted from the national mountain bird monitoring scheme (STOM: 409 locations including 28 rock thrush presences and 381 absences). For the first SDM, we used 100 rock thrush pseudo-absences in order to obtain spatially balanced sets of absences and numerically balanced absences vs presences (Barbet-Massin et al. 2012). We set aside 30% of the data for model evaluation (test dataset), and estimated response curves for 100 models based on 10 different sets of pseudo-absences on which we fitted models for 10 different trained datasets. We carried out two iterations of ANBS for the rock thrush and one for the snowfinch. After the first field session based on the initial SDM, many additional ‘true’ absences were added in the dataset, and pseudo-absences were no longer used. A second SDM for the rock thrush was fitted without pseudo-absences, thus we fitted models for 100 different trained datasets.

For the snowfinch, the first SDM using ANBS was fitted one year later, so this model benefitted from supplementary data extracted from transects on the rock thrush. The rest of the procedure was identical to that for the rock thrush and only the amount of data was different (n=64 opportunistic data, n=16 snowfinch locations and 393 absences from STOM, n=11 snowfinch locations and 896 absences from transects conducted for the rock thrush).

The probability of a point x to be sampled in ANBS was $\Pr(x_i) = F \times D$, where F was the favourability estimated by a SDM and D was the distance to the nearest known occurrence of the species (both scaled between 0 and 1). Including the distance to the nearest known existing

occurrence prevents gathering spatially redundant information, which can negatively influence SDMs and is filtered out during analysis (Boria et al. 2014).

Field method

In the field, an observer had to reach a 300x300-m area defined around the sampling points selected by the previous sampling procedure. The journey to reach this area was left to the observer's discretion, and transects began when the observer considered that his/her attention was fully dedicated to the detection of the focal species. Along transects, visual and acoustic observations of the focal species were recorded as presence of the species. For the rock thrush, 25 transects were monitored in 2016 after an initial SDM, and 30 in 2017 after a second iteration of the model. For the snowfinch, 28 transects were monitored in 2017 after one SDM. We also performed 40 random transects in the area between 2016 and 2017 as a control.

Comparing methods and evaluating models

We compared the number of new occurrences found by the different sampling methods as a function of sampling effort (in days) using a log-linear model (Poisson distribution and log link). We tested the correlation between the predicted favourability of a cell (split into four equal classes between 0 and 1) and its probability of recording the presence of the focal species when visited, using logistic regression (binomial distribution and logit link). We considered only cells that overlapped a transect trajectory by more than 100 m.

All analyses were conducted using R 3.3.1 (R Development Core Team 2016) with the 'raster' package (Hijmans et al. 2014) to deal with spatial data and 'biomod2' for SDMs (Georges and Thuiller 2013).

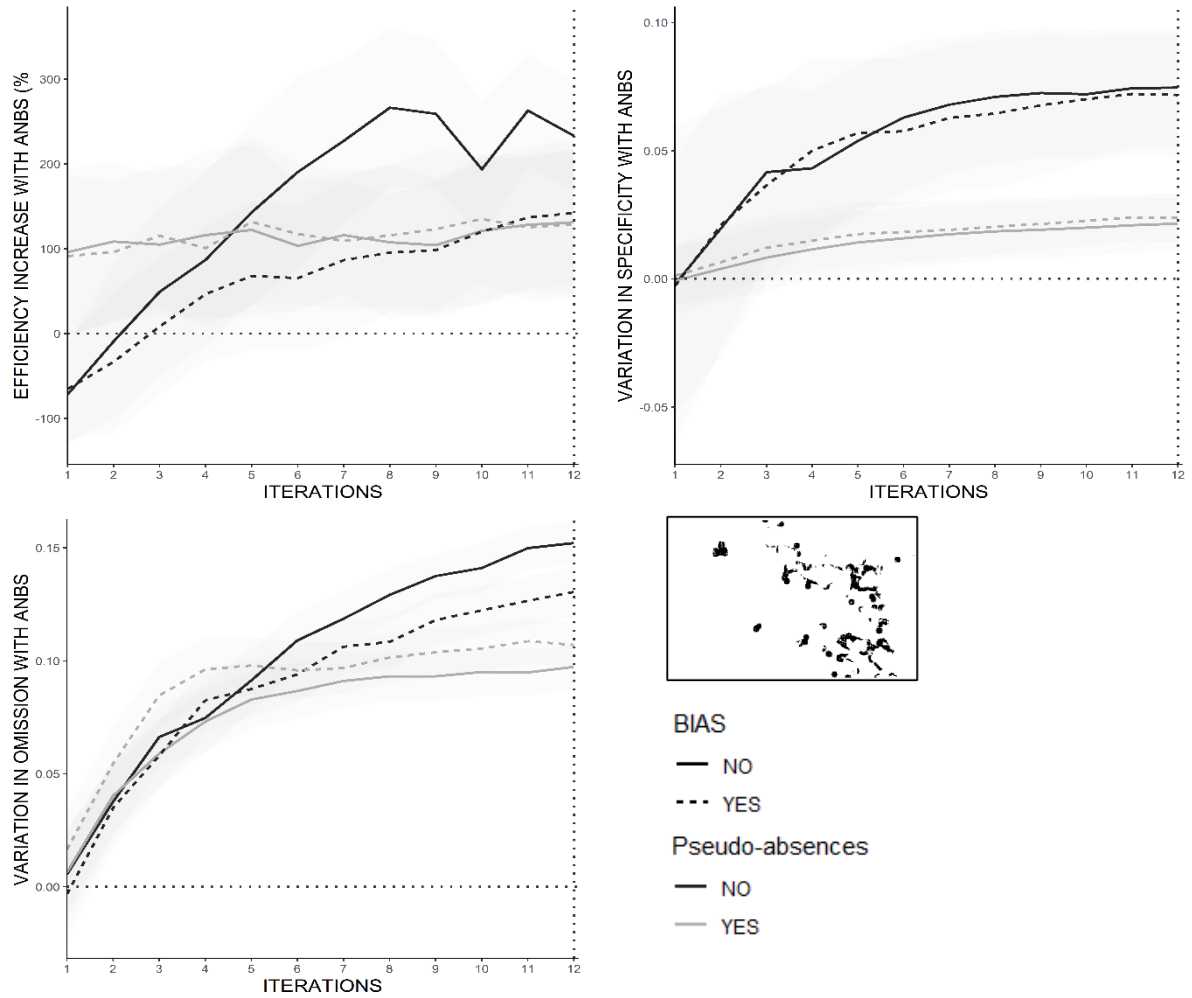


Figure 19: Evaluation of ANBS for the NA2 scenario (narrow niche, abundant, region 2). New occurrences found by percentage (top left), specificity of SDM (top right) and omissions (bottom left). The grey areas indicate 95% confidence intervals from 100 simulations.

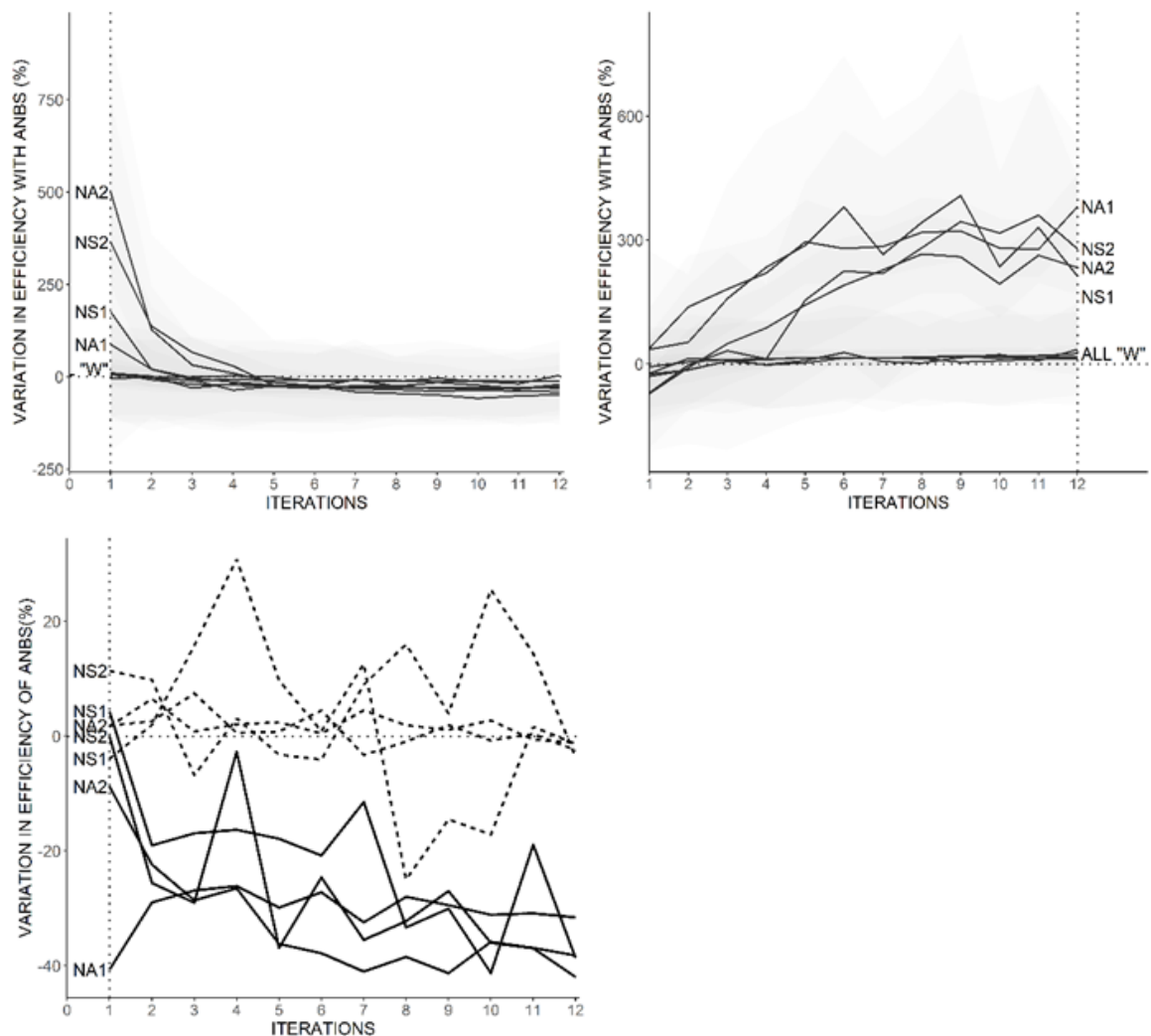


Figure 3: Effect of pseudo-absences on ANBS efficiency as a percentage of new locations found with ANBS compared to random sampling. Grey area shows 95% confidence interval from 100 simulations (top left). Comparison of ANBS1 sampling scenario (no bias, no pseudo-absences) in all 8 species configurations. Efficiency is the percentage of new locations found with ANBS compared to random sampling. Grey areas show the 95% confidence intervals from 100 simulations (top right). The effect of bias in the initial dataset (ANBS3 vs ANBS1 and ANBS4 vs ANBS2) on efficiency shown as a percentage of new locations found with ANBS compared to random sampling (left).

Results

Virtual species distribution: method comparison

In all narrow niche (N) scenarios, whatever the geographical context, initial bias, or use of pseudo-absences, the number of new occurrences found increased during the first 6–7 iterations of ANBS and then stabilized (Figure 19, Figure 3), in the best case reaching a 300% mean improvement over random sampling (detailed results in ESM 3). In wide niche (W) scenarios, ANBS did not perform worse than simple random sampling, but overall failed to significantly increase the number of new occurrences whatever the context (Figure 3), except for an average 25% increase in occurrences for scenarios with no initial bias or pseudo-absences.

Without pseudo-absences, spatial bias in the initial dataset reduced by 40% the ability of ANBS to improve the number of records, and even after 12 iterations (Figure 19, Figure). When modelling with pseudo-absences, there was no impact of initial spatial bias on the efficiency of ANBS (Figure 19, Figure 3). If the ability of ANBS to increase species prevalence compared to random sampling was clearly improved when using pseudo-absences in initial models, whatever the abundance of the species, the mean gain in new occurrences found with ANBS when modelling with pseudo-absences was almost null after five iterations (Figure 3).

Through iterations, the ANBS procedure increased both specificity and the omission rate of the models compared to random sampling and in all scenarios (see for instance Figure 19). We found no general pattern for AUC (ESM 3: Figure 3), however, models with 1000 pseudo-absences led to a 0.1 lower AUC compared to other models in cases of wide niche and abundant species.

Field test: method comparison

In the rock thrush survey, one day of field work based on ANBS increased the number of new locations found by $\approx 200\%$ after two iterations (Figure), compared to random point counts and random transects. In the snowfinch survey, one day of field work based on ANBS (after one iteration) increased the number of new locations found by $\approx 25\%$ compared to random transects.

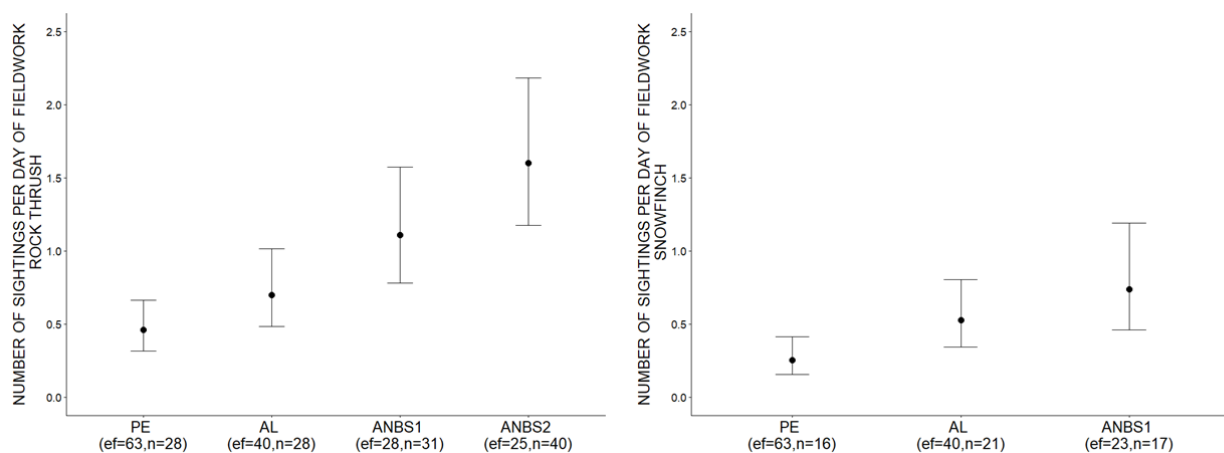


Figure 4: Mean number of individuals (left: rock thrush, right: snowfinch) detected per day of field work in the Pyrenees with the 95% CI for each sampling technique. PE: random point counts; AL: random transects; ANBS1 & ANBS2: adaptive niche-based sampling iteration 1 and 2.

Evaluation of model output with standardized surveys

In the rock thrush survey, the probability of finding new occurrences of the species significantly increased in areas classified as most favourable based on the previous ANBS model (Figure 5).

The probability of finding the species in areas classified as less favourable (in the 1 and 2 favourability strata) also slightly increased in both species (Figure 5).

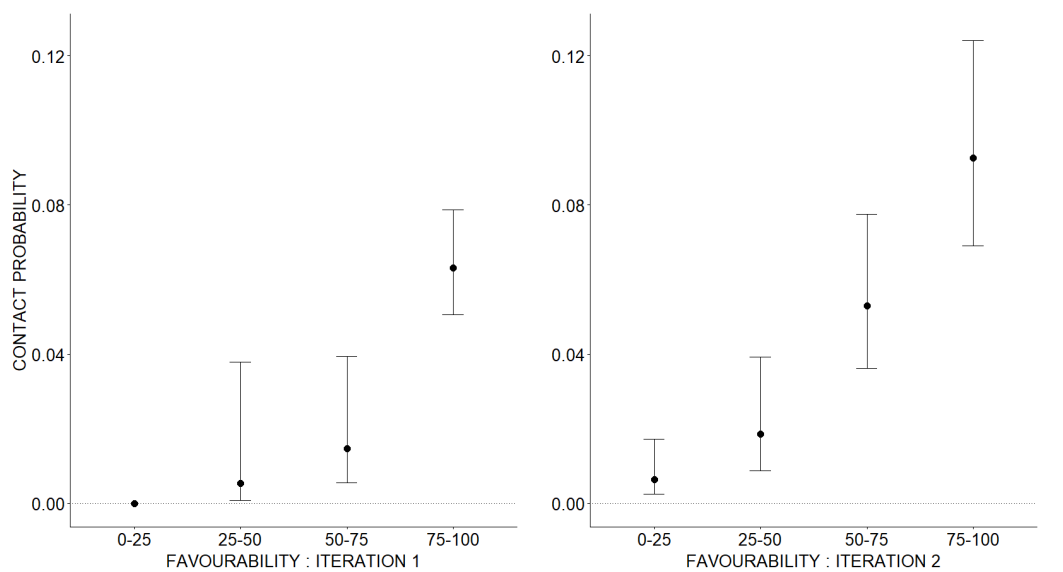
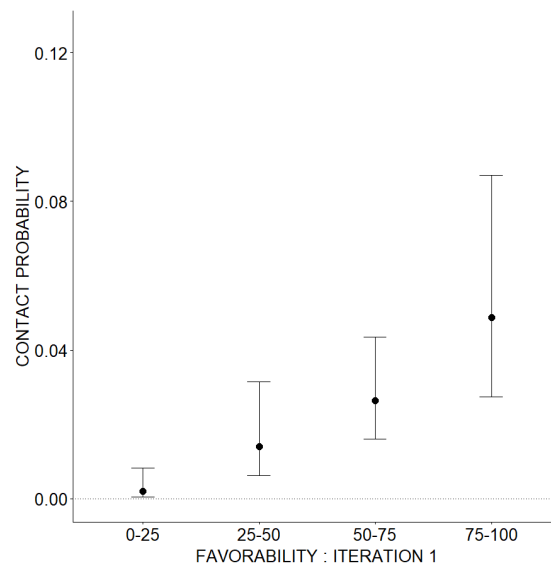


Figure 5: Evaluation of the ANBS model ability's to improve the probability of contacting focal species.

Top left: Contact probability for the rock thrush based on the first SDM iteration (ANBS1)

Top right: Contact probability for the rock thrush based on the second SDM iteration (ANBS2)

Left: Contact probability for the snowfinch based on the first SDM iteration (ANBS1)



Discussion

All our results show that ANBS can be very effective at improving detection of rare events. This ability resists different scenarios of rarity, bias or spatial configuration, even with a small initial dataset ($n=10$). We also showed that ANBS increased the specificity of SDMs compared to random sampling, at the cost of omissions at the margins of the ecological range. Lastly, we found that ANBS is sensitive to bias in the initial dataset, but pseudo-absences help to mitigate the impact of initial bias. Also pseudo-absences limit the efficiency of ANBS over iterations. The field surveys clearly confirmed the results obtained from simulations.

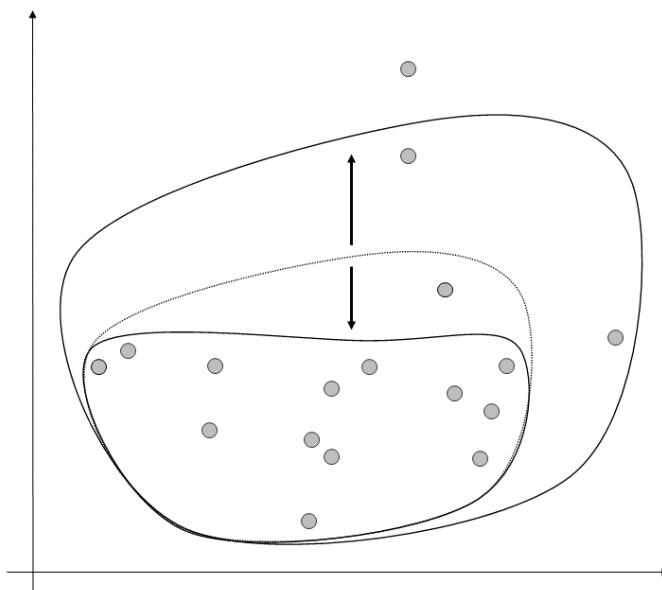


Figure 6: Schematic representation of the development of SDMs from the initial model. The model obtained after iterations of ANBS (smallest polygon) shows a trend towards reducing the focus of prediction, resulting in increased specificity (there is less empty area inside the polygon) and increased omission

Compared to random sampling, ANBS reduces the gradient of ecological conditions that are sampled based on existing knowledge on the focal species, thus ANBS is more efficient in narrow niche species than in wide niche species (Figure 2, Figure 4). Interestingly, species rarity and spatial configuration didn't influence this result (ESM 3: Figure 2), mainly because both random and ANBS methods were identically penalized by species scarcity, and identically unpenalized by scarcity of favourable areas (random sampling was stratified by habitat). More extreme situations could also be tested. By preferentially sampling in occupied parts of the gradients, ANBS lacks of precision in range margins (i.e. higher omissions). Our field surveys confirmed this pattern: after the second ANBS iteration for the rock thrush, the contact probability for both species increased in classes of low predicted suitability (see Figure 5). Depending on the study context it may or may not be important to compensate for this tendency by minimizing omissions when using SDM output in ANBS. For example with conservation issues. Likewise in long-term monitoring, distribution margins are particularly important to identify, as they may be the first locations to show a response to change in environmental conditions (Scheele et al. 2017, Papuga et al. 2018).

A bias in the initial dataset will lead SDMs to predict suitability, and then to target sampling, in a very restricted part of the distribution of the species along the biased gradient. Further iterations may not overcome this bias (Figure) if the probability is too low to find the species in another part of the gradient by chance. Anyway ANBS still performed better than random sampling in terms of new locations found for specialized species, and despite this context of severe bias, also pseudo-absences strongly reduced the impact of a bias: With a small initial set of presence data, large numbers of pseudo-absences will lower species prevalence, and thus 'smooth' slopes in the estimated response curves, which lower specificity, as shown in every pseudo-absence scenario in Figure 19. This is an advantage when initial data is biased (Lobo

and Tognelli 2011), (Figure), as these slopes will provide more homogeneous relative suitability estimation and the subsequent sampling will thus be driven to less restricted parts of the biased gradient, allowing for occurrences to be detected. At the opposite, lower specificity with pseudo-absences explains that scenario without pseudo-absences reached or surpassed pseudo-absence scenario from iterations 6 to 12 (Figure 19, ESM 3: Figure 1).

Simulated results greatly helped in understanding the results of the two field surveys. In the rock thrush survey, ANBS was much more efficient than random sampling, which is in line with previous evaluations of NBS (e.g. Le Lay et al. 2010); moreover, its ability to find new locations of the species improved with iterations. The addition of standardized data with measured 'absences' reduced variation in the estimations of responses, which is consistent with other findings (Elith et al. 2006, Lobo and Tognelli 2011, Leroy et al. 2018). After two iterations, rock thrush affinity for rocky places in a 100-m radius was clear. This strongly expected response wasn't found in initial model, which may attributed to the high collinearity of environmental variables along the altitudinal gradient (Dormann et al. 2013), in addition with the previously discussed problems of bias and lack of real absence data. In the snowfinch survey, ANBS only performed 25% increase in new occurrences found, and model's low specificity revealed that it was not able to identify drivers that really constrained species distribution in western Pyrenees, which was also expected and reveals the necessity to identify better explanatory variables for this species.

Finally this study was implemented on the hypothesis that the variables of interest, the environmental covariates and the species' niche were stable over time. Depending on the temporal scale of the study and species' reproductive parameters, these assumptions may not be met (Pearman et al. 2008); further development of data filtering, analysis and sampling

strategy would be required to account for changes in the ecological systems, and especially for invasive species (Pearman et al. 2008, Cook et al. 2019).

Conclusion: Recommendations for implementing ANBS

- 1) If environmental data is available, ANBS is a very good option for testing a well-supported occurrence hypothesis. This hypothesis can be inferred from expert knowledge and local resources, even for understudied or data-deficient species. Without a hypothesis about species response to at least one environmental gradient, ANBS is unlikely to provide expected efficiency improvement.
- 2) Spatial or environmental bias in the initial dataset must be accounted for during first iterations through filtering, complementary random prospection, and the use of pseudo-absences.
- 3) Iterations provide the opportunity to ground-validate previous models predictions
- 4) Including distance to existing data in sampling probability can improve the empirical value of new locations found for the species and maximize spatial coverage.
- 5) We recommend using pseudo-absences during the first iterations of ANBS (Barbet-Massin et al. 2012, Qiao et al. 2017, Liu et al. 2018) and then removing them when the number and spatial distribution of ‘true absence’ increase.
- 6) The Estimation of species response changes through the income of new data with iterations (ESM4 Figure 1&2). Thus, we recommend avoiding setting aside important hypothesized effect during the first iterations of ANBS, for example through ‘automated’ model selection procedures such as those based on AIC.

Acknowledgements

We thank Eric Sourp, Adrien Jailloux, Jean-Louis Grangé, Elodie Blanquet and Antoine Herrera for their contribution to this study. We also sincerely thank the Pyrenees National Park rangers who collected much of the data: Jérémy Bauwin, Cyril Denise, Flavien Luc, Jérémy Maingueneau, Nicolas Lafeuillade, Thomas Friedrich and Etienne Farand.

Authors contribution

JC, CM, NGY and AB conceived the ideas and designed methodology; SD, IN, PF and JC collected the data; JC, CM and IN analysed the data; JC led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Data accessibility DRYAD

Adaptive niche based sampling. Electronic supplementary material 1

: R code to simulate virtual species distributions with different niche width, and output.

```

library(virtualspecies)
library(raster)
library(spatstat)
library(rgdal)
library(maptools)
library(rgeos)
library(sp)

### WORKING FDIRECTORY ###
setwd("D:/../RASTERS")
FORET1 <- raster('FORET1_OK.tif')
ZONE1 <- raster('ZONE1.tif')
ROCH1_OK <- raster('ROCHE1_OK.tif')
RAD1_OK <- raster('RAD1_OK.tif')
PLUIE1_OK <- raster('PLUIE1_OK.tif')
RANGE1_OK <- raster('RANGE1_OK.tif')
rasters1 <- stack(ROCH1_OK, RAD1_OK, PLUIE1_OK, RANGE1_OK)
rasters=rasters1

### RESPONSE FUNCTIONS###
par(mfrow=c(2,2))
myParam<-formatFunctions(x=rasters,
  ROCHE1_OK=c(fun='betaFun',p1 = 0, p2 = 110, alpha = 0.05, gamma = 0.1),
  RAD1_OK=c(fun='dnorm', mean = 80, sd= 200),
  PLUIE1_OK=c(fun = 'logisticFun', alpha = 3, beta = 92),
  RANGE1_OK=c(fun='betaFun', p1 = 65, p2 = 105, alpha = 0.3, gamma = 0.5))

myParam1<-formatFunctions(x=rasters,
  ROCHE1_OK=c(fun='betaFun',p1 = 0, p2 = 110, alpha = 0.05, gamma = 0.1),
  RAD1_OK=c(fun='dnorm', mean = 80, sd= 20),
  PLUIE1_OK=c(fun = 'logisticFun', alpha = 3, beta = 80),
  RANGE1_OK=c(fun='betaFun', p1 = 65, p2 = 105, alpha = 0.7, gamma = 0.7))

```

```
formula="ROCHE1_OK*RAD1_OK*RANGE1_OK*PLUIE1_OK"

simuH<-generateSpFromFun(raster.stack = rasters, parameters=myParam,
                          rescale=TRUE,formula=formula,plot=TRUE)

simuL <- generateSpFromFun(raster.stack = rasters, parameters=myParam1,
                           rescale=FALSE,formula=formula,plot=TRUE)

### OUTPUT RASTER #
VIRTUALH <-simuH$suitab.raster
VIRTUALL <-simuL$suitab.raster

### MASK (FOREST HABITATS) #

FORET1 [FORET1> 0] <- 1

VIRTUAL2H <- VIRTUALH - FORET1
VIRTUAL2H[VIRTUAL2H<0] <- 0

VIRTUAL2L <- VIRTUALL - FORET1
VIRTUAL2L[VIRTUAL2L<0] <- 0

VIRTUAL_HIGH <- reclassify(VIRTUALH, c(-Inf,0.6,0, 0.6,Inf,1))
VIRTUAL_LOW <- reclassify(VIRTUALL, c(-Inf,0.6,0, 0.6,Inf,1))

### END ###
```

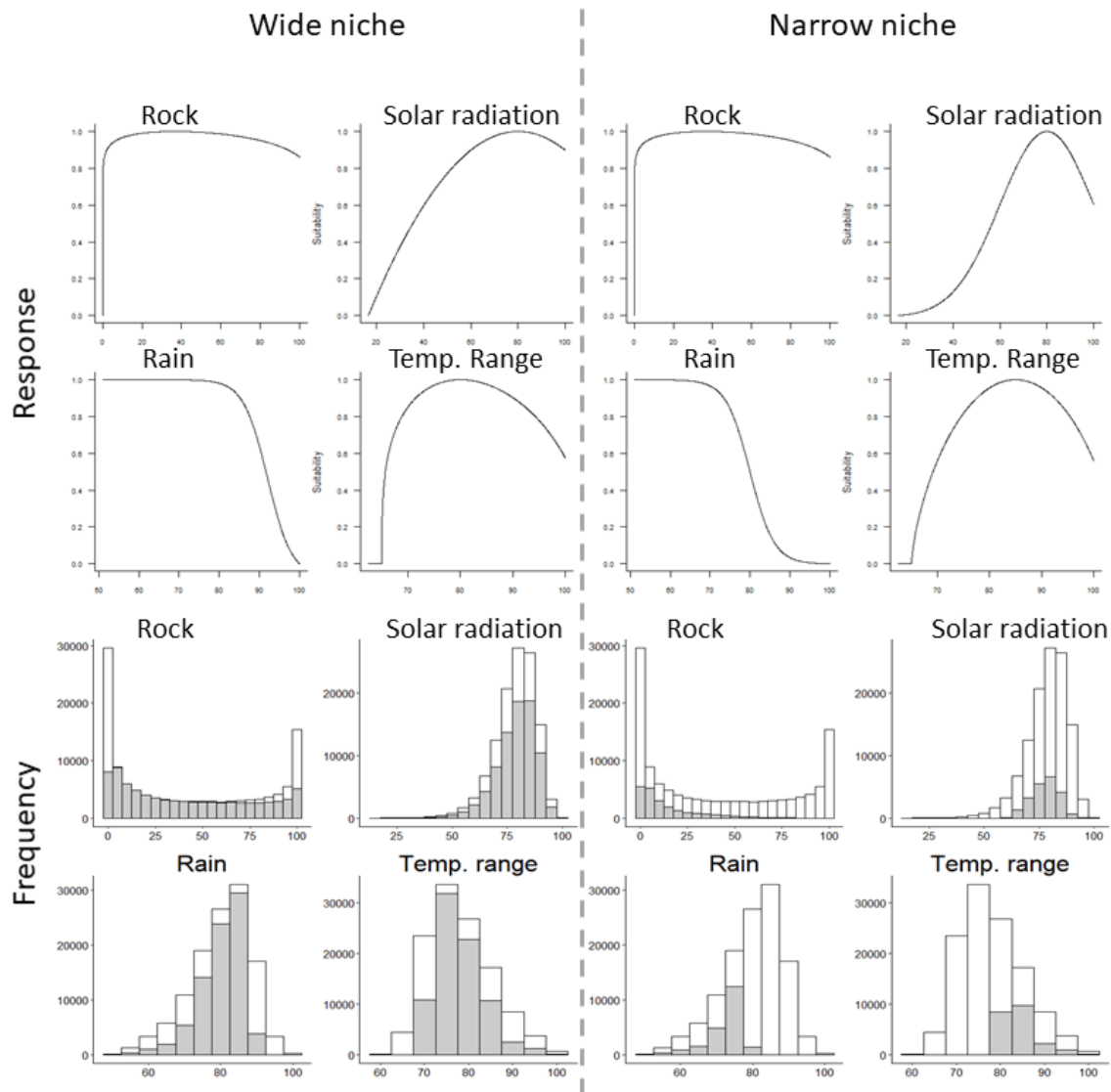


Figure A1: Virtual species responses to the environmental variables used to create wide niche (left) and narrow niche (right) scenarios. The top eight graphs show response curves in the virtual responses we used to simulate distribution. The bottom eight are frequency histograms showing the effective distribution of virtual species (presences in grey, absences in white) obtained by multiplication of the four response curves corresponding to scenarios WAI (wide niche, abundant species) and NAI (narrow niche, abundant species).

Electronic supplementary material 2: Methodology for determining solar radiation

Total daily solar radiation was calculated as the sum of solar energy in half-hour time steps from sunset to sunrise ('suncalc' function in the RAtmosphere package as a function of latitude, longitude and day of the year). For each time step, the solar constant (incoming solar radiation fixed at 1369 W.m⁻²) was first modified according to the seasonal variation in the distance between the Sun and the Earth. Atmospheric transmittance was then spatially calculated according to the Kumar et al. (1997) equation as a function of altitude; the solar azimuthal angle was obtained from the 'SZA' function (package RAtmosphere) as a function of latitude, longitude and UTC day/time information. Topographic effects were then included with the hillshade function as a function of topographical slope and aspect, sun azimuthal angle and direction. For each pixel, we estimated its actual exposition to solar radiation by accounting for shading effects from surrounding high-elevation topographical units with the doshade function from the insol package. We then estimated diffuse solar radiation by calculating a skyview index (Oliphant et al. 2003) from 1000 randomly selected solar rays with their azimuthal and direction values to estimate the fraction of shading effect occurring on each pixel due to surrounding topography and indicating how much a pixel can capture the total diffuse radiation potentially originating from an azimuthal angle ranging from 0 to 90° and a direction from 0 to 360°. The total solar radiation consisted of 80% of the direct radiation and 20% of the diffuse radiation for clearsky conditions according to Roderick (1999). We calculated global clearsky solar radiation for every Julian day of a standard year.

Electronic supplementary material 3: Detailed results for each scenario

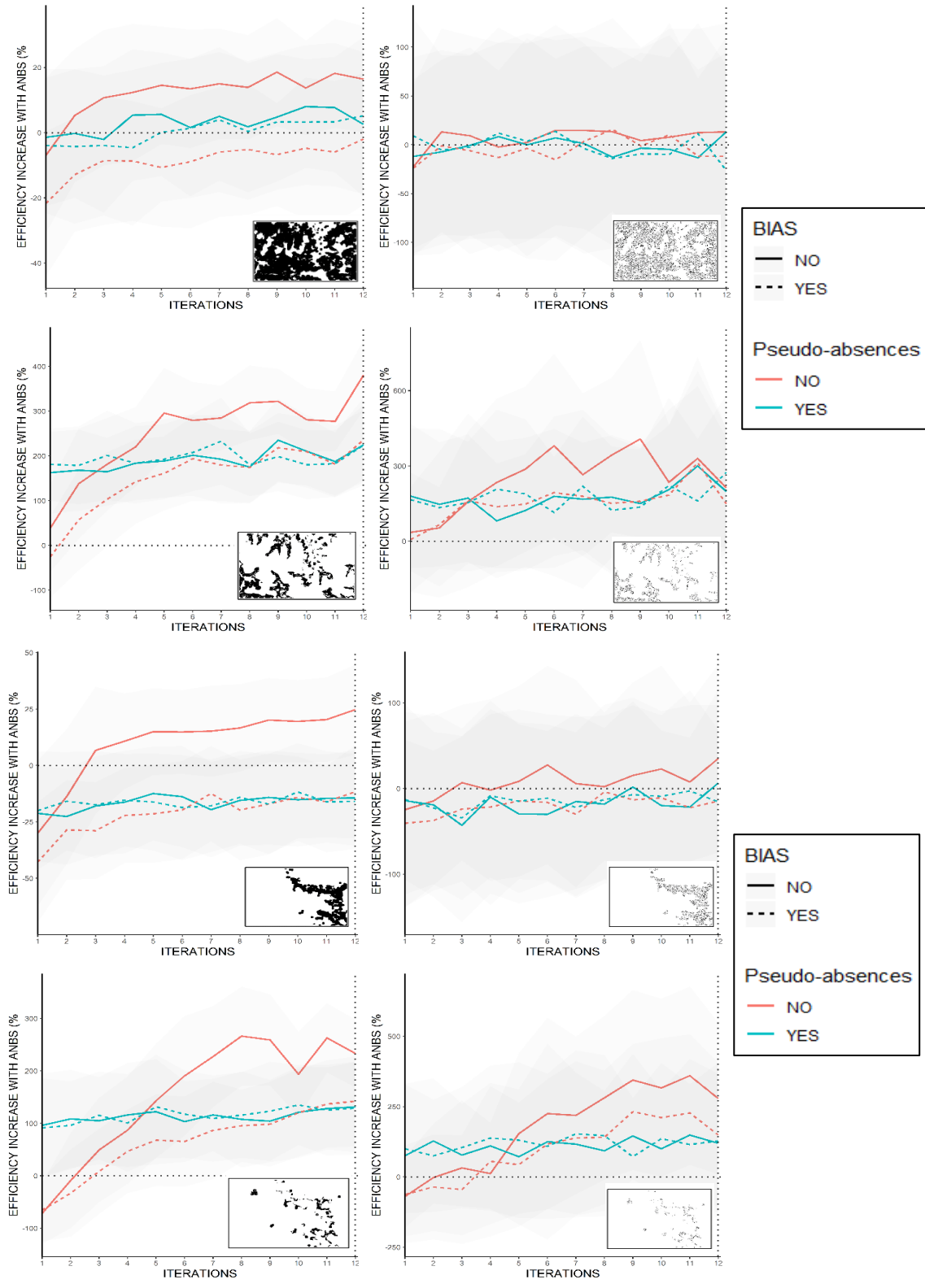


Figure A2: Performance of ANBS in improving effectiveness of finding species for all virtual species scenarios.

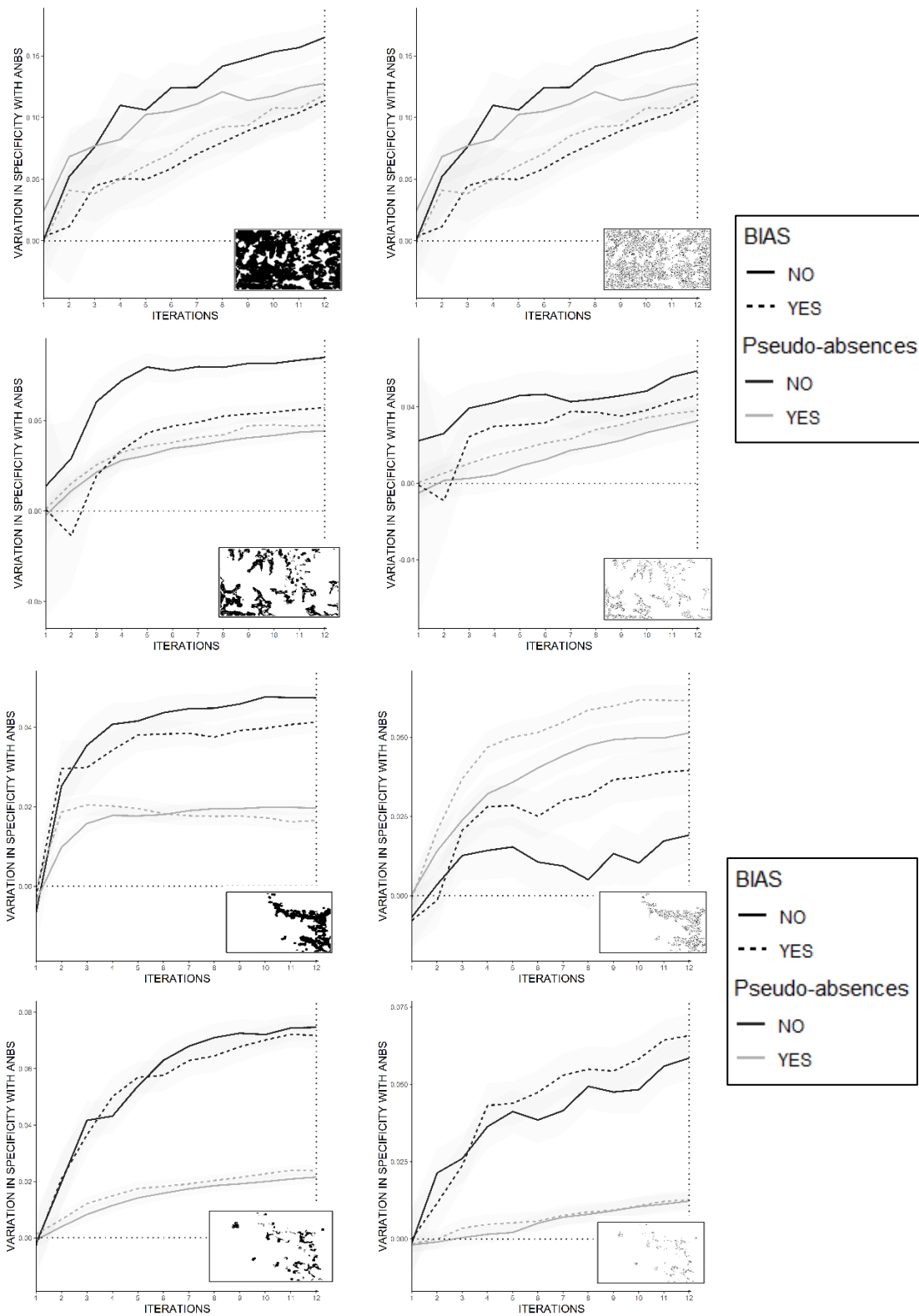


Figure A3: Specificity of SDMs based on ANBS compared to random sampling.

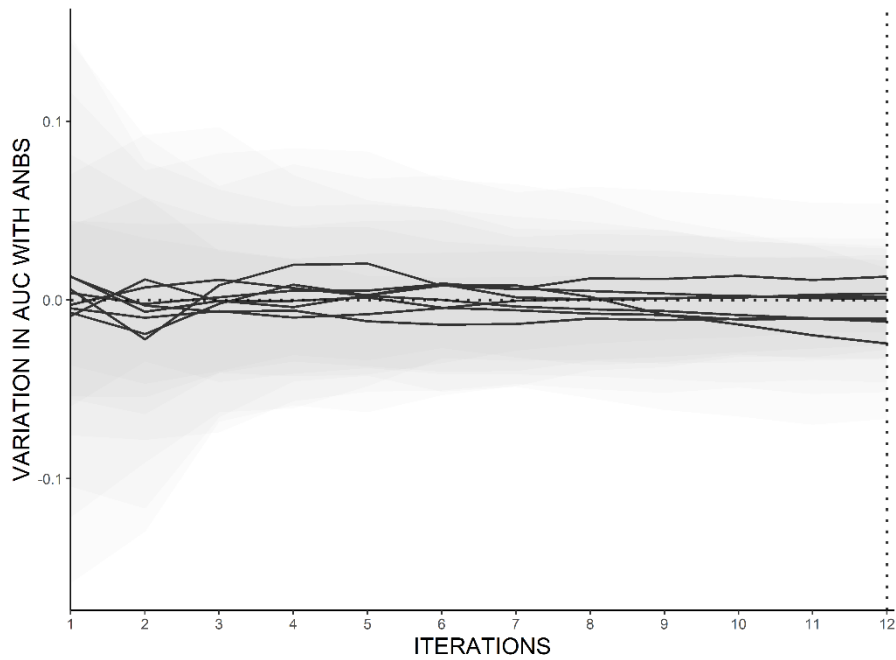


Figure A4: Change in AUC of SDMs based on ANBS compared to random sampling for the four AI scenarios (no bias, no pseudo-absences) for region 1.

Electronic supplementary material 4

Response curves along ANBS iterations for Rock thrush and Snowfinch

Response curves

The response curves for the first SDM and the two successive iterations for the rock thrush are shown in ESM 4 Figure A5 & A6.

Favourability sharply decreased when forest cover was more than 20–30% in a 500-m radius within the habitat. A positive correlation with rock cover in a 100-m radius was also detected in the third SDM iteration, as well as a negative correlation with rock cover in a 500-m radius. Favourability decreased when the number of days of snow cover in June increased (and was null when this was more than 10 days). For solar radiation, favourability was optimum around 60 (no unit for this variable).

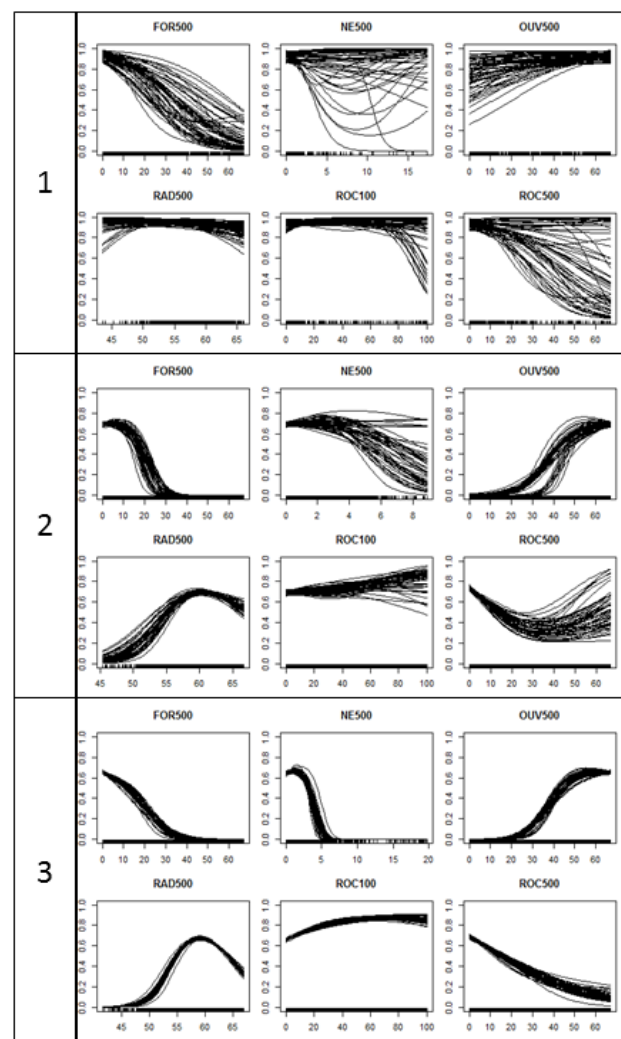


Figure A5: GAM response curves for the rock thrush. (1) First model using presence only and point counts, 200 pseudo-absences; (2) Second model with the addition of standardized data from ANBS1 transects, no pseudo-absences; (3) Third model with the addition of standardized data from ANBS2.

For both species, The initial models showed large variations in response curves between runs (ESM 4 Figure A5 & A6) and between the different random sampling of pseudo-absences. Both the shapes and the variability of shapes of the response curves changed with iterations of ANBS; variation between estimated response curves decreased after each iteration (ESM 4 Figure A5 & A6).

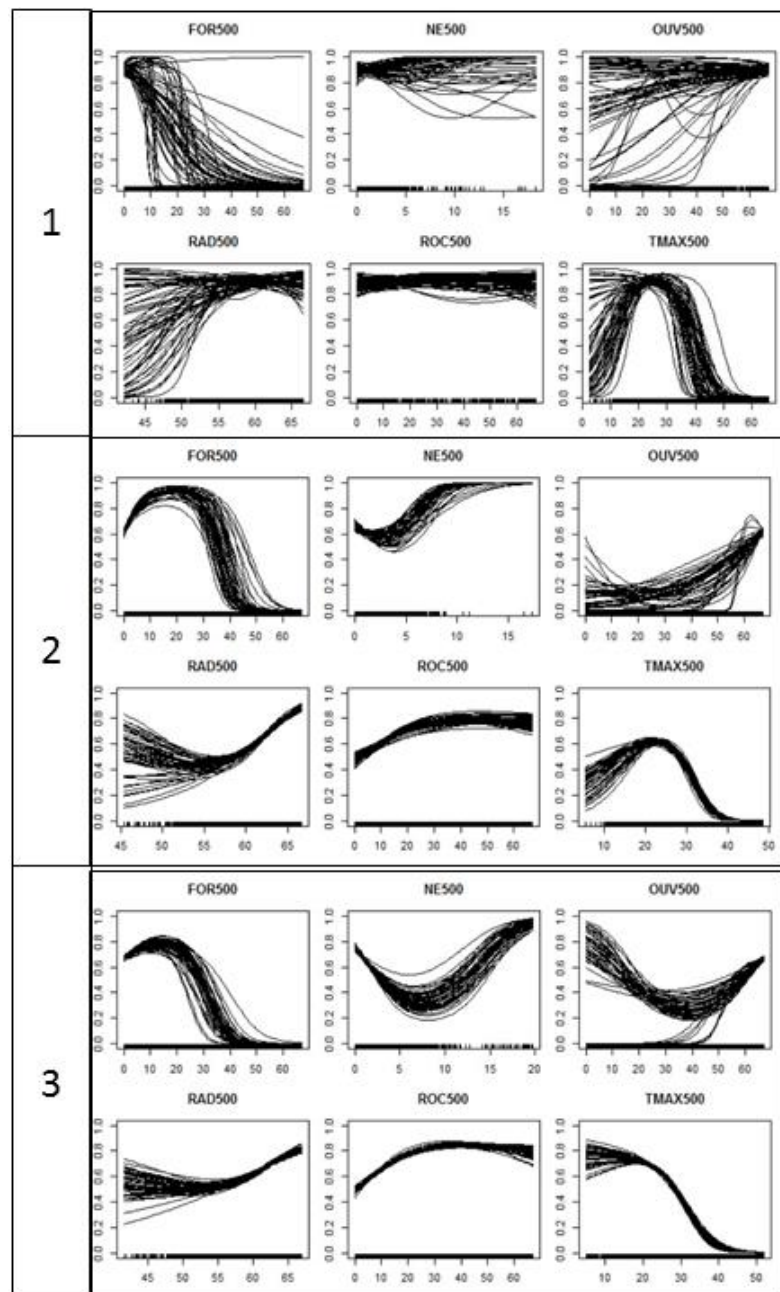


Figure A6: Development of response curves through iterations of ANBS for the snowfinch *Montifringilla nivalis*. Prospections for this species were carried out one year later. For comparison with Figure 9, we implemented an initial model without supplementary data from transects. The first prospections for the snowfinch were implemented using information from model 2.

Discussion

Nous avons démontré ici que le développement de plans d'échantillonnage basés sur la connaissance existante d'une espèce, utilisée pour modéliser sa relation à l'environnement, et projeter sa répartition potentielle, peut constituer un outil très efficace pour augmenter la prévalence des espèces rares dans les jeux de données. Cette méthode peut donc directement augmenter la faisabilité de certaines études, et la précision sur les effets mesurés, du fait de l'augmentation de la proportion d'évènements de détection. Cependant, cette amélioration se fait au prix de certains risques à connaître, qui dans certains cas peuvent interagir avec les objectifs de l'étude et donc ses résultats. Il est notamment important de noter que les sites « marginaux » au regard des variables environnementales utilisées, vont avoir tendance à être sous-représentés selon cette méthode d'échantillonnage. Dans un cadre de travail où l'on s'attacherait à étudier le changement des marges de répartition des espèces face à un changement environnemental, par exemple, ce biais induit par l'échantillonnage peut être très problématique, mais des mesures existent pour le corriger (l'échantillonnage peut ne pas être pondéré uniquement par la favorabilité, ou peut-être plus ou moins important dans différentes strates de favorabilité).

L'échantillonnage basé sur la niche, ou échantillonnage préférentiel, répond à la fois aux enjeux de connaissance concernant la distribution spatiale des espèces dont le statut de conservation est incertain du fait du manque de données, ainsi qu'aux enjeux d'optimisation du temps de collecte de données dans de nombreux autres contextes. Cette méthode me semble donc avoir un fort potentiel en écologie. Cependant, depuis sa description en 2006 (Guisan et al. 2006), elle est peu entrée dans les pratiques, peut du fait de sa relative complexité de mise en œuvre. L'échantillonnage basé sur la niche ouvre pourtant la voie à de nouveaux protocoles de sciences participatives dynamiques avec une efficacité décuplée dans l'orientation des efforts de terrain

pour étudier les espèces rares et pallier au manque de données pour beaucoup d'espèces pour lesquelles la connaissance est liée à de forts enjeux de conservation. Dans le domaine de la conservation, tel qu'il est organisé en France, cette méthode pourrait par exemple présenter une plus-value dans les plans nationaux d'action sur les espèces rares et en danger pour optimiser prospections et prélèvements d'échantillons, mais aussi de manière plus large dans les atlas régionaux ou nationaux déjà largement relayés par des bases de données plus ou moins interactives. Ce potentiel est amplifié par le développement des technologies de télédétection qui permettent d'obtenir des informations environnementales sur les lieux les plus reculés de notre planète, le développement des techniques de communication modernes qui permettent de transmettre des observations à des milliers d'observateurs en quelques secondes, et le développement de méthodes d'étude des patrons à large échelle (McGill et al. 2015, McGill 2019). Enfin, cette méthode a pour propriété intrinsèque de créer des allers-retours entre mesure de terrain et modélisation, ce qui est en soi très constructif pour progresser dans la compréhension des déterminants et contraintes locales de la distribution d'une espèce.

Pour réussir à mettre en place ce genre d'approches à large échelle, la question de la faible transférabilité dans l'espace des relations locales à l'environnement constitue une perspective de recherche particulièrement importantes. Dans ce chapitre, l'échelle spatiale de l'étude (quelques centaines de kilomètres) est assez pratique car à cette échelle on s'attend assez peu à l'existence pour une même espèce d'oiseaux, de plusieurs populations ayant développé des niches différentes. Hors, à plus large échelle, les populations d'une même espèce peuvent être contraintes par des variables différentes selon les localités (e.g. McGill 2019), ou répondre différemment à une même variable (Nice et al. 2019). Ce phénomène s'explique par des conditions locales non équivalentes d'une région à l'autre (presque toujours le cas par définition), et/ou par une diversification des niches locales des populations, généralement issue de l'adaptation de certaines populations aux conditions locales (e.g. Papuga et al. 2018). Les

modèles de niche étant basés sur l'estimation de réponses moyennes à l'échelle spatiale choisie, ces cas sont problématiques, car la moyenne d'une fonction non-linéaire n'est pas égale à la fonction de la moyenne (Jensen 2006). De plus, une variable pertinente localement peut perdre toute pertinence à plus large échelle un fois moyennée, par exemple dans le cas de réponses très différentes voir opposées entre deux régions/populations. Le but affiché de cette méthode d'optimiser la récolte de données induit nécessairement une approche fine (Regos et al. 2019). Pour des modèles à large échelle destinés à améliorer les conditions d'échantillonnage localement, l'intégration d'effets régions dans les modèles de répartition d'espèces semble donc pertinente. Ces régions peuvent être définies soit à partir d'écorégions prédéfinies (Olson et al. 2006), d'analyses multivariées basées sur les covariables spécifiquement utilisées dans l'analyse, ou de d'évaluations d'expert.

DISCUSSION GENERALE

Au cours de mon doctorat, je me suis attaché à développer des études différentes les unes des autres pour caractériser certaines interactions entre mon modèle biologique et l'environnement montagnard. Cette approche dite « réductionniste » a pour but d'identifier le rôle de mécanismes précis pour ensuite comprendre comment ces mécanismes interagissent dans différents contextes. Je discuterai donc dans un premier temps de l'interdépendance entre les mécanismes révélés par ces observations, et du rôle explicatif de ces mécanismes dans l'évolution des populations d'oiseaux chanteurs des milieux ouverts d'altitude. Après avoir développé deux perspectives de recherche, je finirai sur le contexte des sciences participatives dans lequel se sont inscrits ces travaux, qui a fourni une matrice particulièrement favorable à l'émergence de questions pertinentes à l'interface entre recherche et gestion de la diversité biologique.

Pour résumer les résultats apportés dans les trois premiers chapitres, rappelons ce que nous avons pu démontrer concernant les communautés d'oiseaux chanteurs des milieux ouverts d'altitude Ouest-Européens:

- 1) En plus de confirmer les préférences des espèces en termes de structure de végétation, et le rôle majeur de ces variables pour les oiseaux de montagne, nous avons démontré dans le premier chapitre que l'abondance des espèces vivant dans les milieux ouverts d'altitude est influencée localement par les conditions de températures, par la production primaire des végétaux, et par les indices de pâturage sur la structure de la végétation, avec des réponses contrastées selon les espèces.

- 2) La structure des populations (âge, sexe, hiérarchie) et la saisonnalité interagissent et créent des patrons saisonniers de survie des individus adultes; lors des saisons critiques,

certains individus semblent être proche de leur limite physiologique et des conditions météorologiques inhabituelles peuvent impacter leur survie

- 3) Il existe un lien trophique indirect et fort entre les grands mammifères herbivores des pelouses alpines et les oiseaux les plus communs qui y vivent. De plus, le pipit spioncelle et le traquet motteux semblent éviter les insectes dont la signature isotopique de l'azote est particulièrement élevée.

La plupart de ces résultats sont, à différentes échelles, fortement liés à l'accès à la ressource, sa quantité, et son accessibilité pour les oiseaux. Nous discuterons donc plus en détail de la ressource et de son influence sur la démographie dans les parties suivantes.

Ressources et fluctuations des populations à court terme

Dans le cadre du suivi des oiseaux par points d'écoute, les abondances sont évaluées au moment de la reproduction. A cette époque, la capacité des adultes à accéder à la ressource détermine en grande partie le succès de la reproduction, comme ceci a déjà été démontré par Freyros et al. (1995) sur le Pipit spioncelle *Anthus spinoletta*, ou très récemment, par Wann et al. (2019) sur le Lagopède alpin, *Lagopus muta*. A cette saison, c'est donc une balance entre l'accès à la ressource (y compris l'évitement de la concurrence voir Jones 2001, Rauter et al. 2002), et l'évitement de la prédation qui détermine la fréquentation de certains types d'habitats, et la sélection d'un territoire par les oiseaux (Chamberlain et al. 1995, Fonderflick et al. 2013, Masoero et al. 2016). Selon les traits d'histoire de vie des espèces, le succès de la reproduction influencera de manière plus ou moins directe le taux de croissance de la population reproductrice (Sæther and Bakke 2000).

Les passereaux d'altitude sont des animaux de petite taille avec une espérance de vie assez faible (Bastianelli et al. 2017a). Le succès de la reproduction joue donc un rôle crucial chez ces espèces (Clark and Martin 2007). Ceci explique que : (1) **dans l'espace** (chapitre 1), la variation de l'abondance observée pendant la période de reproduction est déterminée fortement par l'accès à la ressource pour chaque espèce, non seulement par le filtre de la structure de la végétation, mais aussi par la production primaire au sein des habitats favorables ; (2) **dans le temps**, comme l'ont montré deux études très récentes, les populations de passereaux de montagne répondent aussi très directement à la production primaire lors de la saison de reproduction, et grâce à un ajustement phénologique, elles profitent du réchauffement moyen de cette saison dans les massifs étudiés (Meller et al. 2018, Saracco et al. 2019). Nos résultats, confirmés par ces travaux récents, participent donc à la mise en lumière de l'importance de la production primaire dans ces espaces, malgré le fait que les oiseaux consomment une toute petite partie de la ressource en insectes (Gaston 2000). On peut faire l'hypothèse que la quantité de ressource disponible lors de la période de reproduction d'une année aura un effet sur le nombre d'individus tentant de se reproduire l'année suivante. Il sera donc particulièrement pertinent de prendre en compte l'évolution de la ressource, et sa phénologie, pour comprendre une partie de la variation temporelle de cette communauté dans le cadre du suivi temporel des oiseaux de montagne. On peut en effet s'attendre à ce que les sites plus productifs ou dont la productivité est plus prévisible, ne présentent pas les mêmes tendances temporelles que les sites moins productifs. Cette productivité du milieu peut être estimée de façon indirecte, grâce aux données de télédétection (Pettorelli 2013, attention cependant aux effets confondants de la structure de la végétation et de l'humidité des sols), avec un grain spatial de quelques dizaines de mètres, donc correspondant aux espaces utilisés par les oiseaux et aux fortes variations horizontales de productivité au niveau des fortes pentes caractérisant les zones de montagne (Körner et al. 2017).

Qualité de la ressource

Même si la quantité de la ressource conditionne sa diversité (Hurlbert and Jetz 2010), on peut imaginer que la qualité de la ressource ait aussi une influence majeure sur la répartition spatiale et les fluctuations temporelles des populations d'oiseaux de montagne. Nous avons exploré la dimension qualitative de la ressource dans le troisième chapitre en mettant en évidence de fortes variations du régime alimentaire des oiseaux insectivores les plus communs, en lien avec l'intensité de pâturage par les mammifères, et un probable mécanisme d'évitement de certaines proies par ces oiseaux. Alors que le mécanisme classiquement invoqué dans la littérature sur les relations oiseaux-grands mammifères concernent avant tout la structure de l'habitat (e.g. Laiolo et al. 2004), nous démontrons ici que ce lien oiseaux-mammifères est plus fort puisqu'il passe aussi par des interactions trophiques. Il est maintenant nécessaire de comprendre à quel degré la flexibilité du régime alimentaire observée chez les deux espèces étudiées dans le chapitre 3 structure la communauté d'oiseaux des milieux ouverts. On peut faire l'hypothèse que la flexibilité du régime alimentaire est un trait commun à la plupart des oiseaux des milieux ouverts, du fait de l'influence prédominante des mammifères sur ces écosystèmes (McNaughton 2006, Daskin and Pringle 2016). Cependant si ce trait n'est pas partagé, certaines espèces pourraient être très fortement favorisées/défavorisées par la présence ou l'absence des troupeaux. Si nous avons pu déceler un effet positif des traces de pâturage sur le milieu sur les abondances de certaines espèces communes (chapitre 1), certains effets délétères ont aussi pu nous échapper sur les espèces trop peu abondantes pour être traitées dans les analyses du chapitre 1. Malgré la nécessité d'acquérir plus d'informations, il semble déjà possible d'émettre l'hypothèse que des changements de pratiques de pâturage (intensité, espèces, période),

puissent induire, à travers l'altération des ressources, des changements dans la dynamique de certaines espèces d'oiseaux, indépendamment de changements d'habitats.

Saisonnalité de la ressource

La croissance des populations peut être plus ou moins dé-corrélée de l'évolution des conditions météorologiques caractérisant la période de reproduction et la productivité des pelouses alpines. En effet, en dehors de cette période, la survie des individus va varier en fonction de nombreux paramètres influençant l'accès à la ressource et l'exposition à la prédation, comme par exemple le statut social des individus (Ekman 1990), ou leur expérience (Griesser et al. 2017). Le climat des saisons précédant la reproduction peut aussi influencer la condition corporelle des individus au début de la saison de reproduction, et donc leur succès reproducteur voire leur survie (Rushing et al. 2016, 2017). Pour poursuivre les investigations sur ces interactions complexes dans le temps, qui peuvent permettre de mieux comprendre la réponse des espèces au climat, les suivis démographiques à long termes basés sur le marquage individuel jouent un rôle majeur car ils fournissent les données les plus adaptées pour identifier ces mécanismes avec précision (chapitre 2). Cependant ces suivis sont rares en montagne, et peuvent être extrêmement coûteux à mettre en place. Les suivis de communautés sont également pertinents, ils permettent notamment, pour répondre à ce genre de questions, de regrouper les espèces en fonction de leurs traits, comme par exemple le lieu d'hivernage. Il est possible d'émettre l'hypothèse que le patron de survie saisonnière des adultes décrit dans le chapitre 2, ainsi que la sensibilité aux conditions printanières, soit partagé par plusieurs espèces sédentaires d'altitude, et que les espèces qui hivernent dans le sahel soient, toutes ensemble également, sensibles à d'autres variables climatiques critiques pour l'écosystème dans cette région du monde, etc. Selon l'impact de ces mécanismes, il pourrait s'avérer de façon contrintuitive que des espèces aux

affinités thermiques chaudes soient les plus rapidement touchées par le réchauffement du climat du fait de la sensibilité de leur habitat hivernal à la sécheresse, par exemple.

Ressources et tendances à moyen terme

Malgré l'effet négatif des températures chaudes sur la survie des femelles de chocard à bec jaune, il semble peu crédible de penser que seul l'effet direct du réchauffement du climat soit le mécanisme en cause dans la disparition d'espèces de vertébrés des territoires montagneux (et ce n'est d'ailleurs pas le cas pour la population étudiée). Notamment car ces territoires sont variés en termes de ressources et de microclimats, permettant aux populations animales d'adapter leur utilisation de l'espace. En raisonnant à plus large échelle, l'augmentation de l'accessibilité de la ressource avec le réchauffement du climat (période de croissance plus longue pour la végétation et les insectes, stress moins intenses lors des saisons froides) doit jouer un rôle indirect sur les communautés, notamment en favorisant des espèces dont les niches écologiques deviennent alors compatibles avec des conditions présentes plus en altitude. Cette hypothèse est totalement compatible avec les observations empiriques de décalage des espèces vers des territoires plus en altitude, décrites en introduction (Freeman et al. 2018, Steinbauer et al. 2018). Ainsi, il est probable que les interactions interspécifiques de type concurrence, prédation, et parasitisme s'intensifient et accentuent les dynamiques négatives des différentes espèces alpines, augmentant leur probabilité d'extinctions locale (Ims et al. 2019). La mise en place de suivis multi-espèces à large échelle permet de garantir un suivi de ces phénomènes de colonisation/ extinction et de cohabitation des espèces, dans le temps.

Dans les deux perspectives ci-dessous, j'ai choisi de développer une approche plutôt réductionniste dans la lignée du travail présenté dans cette thèse, ainsi qu'une approche de macro écologie. Ces deux « échelles » de travail, mais surtout les deux raisonnements proposés

par l'écologie réductionniste et la macro écologie sont totalement complémentaires, l'emploi de l'une ou de l'autre de ces approches dépendra principalement des objectifs.

Perspective 1 : Où et quand nicher dans un environnement imprévisible ?

La réponse adaptative future des populations face à des changements des pressions de sélection demeure une inconnue majeure en écologie (Pujol et al. 2018, Reznick et al. 2019). La plasticité phénologique des espèces joue un rôle majeur dans leur réponse aux changements de disponibilité des ressources, et notamment face aux changements climatiques (Cohen et al. 2017, Socolar et al. 2017). En montagne, l'adaptation phénologique est contrainte par l'enneigement des espaces, qui peut varier fortement d'une année sur l'autre (Edwards et al. 2007). On peut donc se demander comment les oiseaux s'accommodent de l'accès imprévisible à la ressource en période de reproduction selon la phénologie de l'enneigement. Il est connu que les oiseaux des pelouses alpines défendent leurs territoires bien avant le déneigement, avec une plus grande fidélité pour les oiseaux qui dont le succès reproducteur était élevé l'année précédente (Bollmann et al. 1997, Rauter et al. 2002). Hors, selon les années, la phénologie du déneigement peut être très variable à l'échelle d'un massif (e.g. Gascoin et al. 2015). Localement, dans certaines vallées peu exposées au soleil, l'enneigement peut parfois se maintenir en forte proportion jusqu'au mois d'août. Hors, la réponse des passereaux de montagne à cette imprévisibilité de la ressource est mal connue, tout comme l'est l'attractivité des sites à l'enneigement imprévisible. Cette question a émergé lors des discussions avec les observateurs du réseau STOM, et certains ont apporté des éléments de réponse à explorer. L'observation la plus couramment rapportée est l'abandon de territoires trop peu déneigés alors que la saison avance (Philippe Fontanilles, Anne Delestrade *com. Pers.*), mais lors

d'enneigements annuels importants dans certaines vallées étroites et peu exposées, certains observateurs rapportent également des observations qui peuvent être interprétées comme des mouvements de populations d'une vallée à l'autre, avec une forte augmentation des densités d'oiseaux sur certains espaces à proximité de vallées qui n'ont pas déneigé, alors que les jeunes ne sont pas encore sortis des nids (Etienne Farrand *com. Pers.*). Si ce mécanisme d'abandon du territoire dont l'enneigement était trop tardif, et potentiellement de relocation dans un autre territoire, est important certaines années, il peut influencer fortement les abondances mesurées localement, en fonction de la date des relevés et de la date de relocation des oiseaux. Nous avons commencé à aborder cette question à partir des observations du STOM dans le cadre du stage de fin d'études de Clément Laurent et il semblerait que les espèces ne montrent pas toutes la même réponse à l'enneigement tardif, certaines abandonnant les sites (Pipit spioncelle), d'autres adaptant leur phénologie de reproduction (Alouette des champs). Comment et à quelles dates les oiseaux font ils ce choix de changer de territoire ? Se lancent-ils dans une tentative tardive de reproduction ? Jusqu'où sont-ils prêts à se déplacer et comment choisissent-ils leur nouveau territoire (voir Acker et al. 2017) ? Est-ce que les individus les plus expérimentés choisissent des sites plus « sûrs » en termes de phénologie du déneigement dès le début de la saison, et repoussent les jeunes inexpérimentés vers des territoires moins prévisibles ? La plasticité des populations développée pour répondre à cette imprévisibilité leur permet-elle de répondre aux changements de conditions environnementales induites par les changements climatiques ?

Il est actuellement difficile de répondre précisément à ces questions avec des techniques d'observation classique, ou avec du marquage individuel qui demanderait des efforts colossaux pour ces espèces très difficiles à capturer (de Zwaan et al. 2018). Pour étudier ce phénomène, une solution serait la mise en place d'une reconnaissance individuelle obtenue à partir du chant, comme cela a déjà été fait sur des espèces similaires (Thorsten Elfstrom 1990, Marin-Cudraz

et al. 2019). Un dispositif d'enregistrement automatisé mis en place à l'échelle d'un versant pourrait permettre, à condition de réussir à reconnaître individuellement les oiseaux, d'explorer les déterminants des choix de territoires en lien avec la phénologie de la reproduction (Marin-Cudraz et al. 2019). Les oiseaux des pelouses alpines fourniraient alors un modèle d'étude unique de l'adaptation comportementale des passereaux à un environnement dont l'accessibilité est en partie imprévisible, et ces tests permettraient d'améliorer l'interprétation des variations temporelles des observations du suivi à long terme de cette communauté. Il est possible que la forte plasticité nécessaire pour répondre aux fortes fluctuations interannuelles de la contrainte d'enneigement aide les oiseaux des milieux ouverts d'altitude à s'adapter aux changements de climat.

Perspective 2: Distribution du trait de plasticité trophique du régime alimentaire chez les oiseaux de montagne.

Avant l'existence des techniques d'études basées sur les isotopes stables, caractériser le régime alimentaire des oiseaux était particulièrement laborieux et incertain d'un point de vue quantitatif. Il est établi que certains oiseaux entretiennent des relations de commensalisme avec les mammifères (comme le corbeau, voir White 2005), et certaines espèces d'oiseaux se sont tellement spécialisées dans cette voie qu'elles vont même jusqu'à communiquer avec les mammifères pour obtenir de la nourriture, comme l'oiseau indicateur (Wood et al. 2014). Les milieux ouverts étant par définition très exposés à l'influence des mammifères herbivores, il semble logique que les espèces d'oiseaux vivant dans ces milieux soient adaptés à la présence de ces herbivores et aux conséquences induites par leur présence au niveau des communautés d'insectes. Pour aller plus loin dans la généralisation du mécanisme identifié dans le chapitre 3, il serait particulièrement intéressant de tester si ce trait, à savoir la capacité des oiseaux à

profiter des espèces d'insectes favorisés par les grands mammifères, est très répandu chez les oiseaux insectivores des milieux ouverts. Ce lien entre oiseaux et mammifères herbivores est possiblement sous l'influence de certains traits conservés par la phylogénie, notamment car certains groupes comme les traquets ont une morphologie adaptée à ces milieux en particulier. De la même façon, les populations de mêmes massifs ont pu se spécialiser plus ou moins, selon les fluctuations passées des populations de mammifères. Pour tester la force de ce lien, une approche aussi large que possible doit donc être employée pour éviter tout effet de contingence. Pour cela, un réseau doit être mis en place avec des équipes de recherche du monde entier, afin de collecter des fèces, des tissus ou des plumes dans les communautés d'oiseaux de montagne de la planète. Les résultats obtenus de la sorte seraient particulièrement informatifs concernant l'intensité de la pression de sélection qu'a pu représenter la présence de grands mammifères sur les oiseaux dans les milieux ouverts. On peut également imaginer mettre à jour d'autres effets, comme par exemple, une corrélation entre la taille des mammifères, la taille des coprophages et la taille des oiseaux favorisés par ces coprophages. Cette perspective de recherche me semble particulièrement intéressante pour aller plus loin dans la compréhension de l'interaction entre mammifères herbivores et passereaux des milieux ouverts.

Structurer les questions autour d'un protocole de sciences participatives

La précision et la clarté du message que délivreront les sciences basées sur des protocoles de récolte de données déployés sur de larges échelles spatiales permettront éventuellement d'anticiper des problématiques majeures de gestion des ressources vivantes. La précision numérique de ces messages étant notamment dépendante de la puissance de ces réseaux en termes d'échantillonnage, la fonctionnalité et le dynamisme des réseaux de sciences

participatives sont donc extrêmement profitables aux organismes en attente d'informations robustes et pertinentes pour la prise de décision.

Les sciences participatives ont un rôle majeur à jouer au XXI^{ème} siècle: informer les sociétés sur les réponses à large échelle des écosystèmes face aux changements globaux. En plus de renseigner les conséquences de changements globaux diffus dans le temps et l'espace, les sciences participatives fournissent des données permettant à la fois d'identifier des patrons à large échelle faisant émerger de nouvelles hypothèses sur les liens espèces-environnement, mais aussi, de vérifier l'impact de mécanismes identifiés dans le cadre d'études plus précises sur les fluctuations de populations à large échelle spatiale. Pour conclure ce document, j'ai souhaité noter ici quelques commentaires sur l'expérience que j'ai pu vivre avant et pendant cette thèse, dans le cadre du renouvellement du suivi des oiseaux de montagne, et de la création de ce réseau de sciences participatives. Mon but est notamment de consigner les aspects positifs que peuvent avoir ces réseaux pour les chercheurs, et mettre en valeur les bénéfices réciproques que peuvent créer, pour les chercheurs et les gestionnaires, la structuration de ces réseaux d'échanges autour de ces suivis de sciences participatives.

La mise en place du Suivi Temporel des Oiseaux de Montagne dans sa version la plus récente s'est faite en 2014. Ce suivi repose sur un protocole adapté aux contraintes et difficultés liées à l'échantillonnage en montagne (suite à des travaux commencés en 2012). Il a rapidement pris une dimension nationale, grâce à la réputation du STOC, et à la relation de confiance existant entre les différents parcs nationaux et l'équipe du CEFE qui a porté cette adaptation méthodologique. Ainsi en 2015, le conservatoire des espaces naturels de Haute-Savoie (ASTER), le Centre de recherche en écologie alpine (CREA), et trois parcs nationaux de montagne (le 4^{ème} se ralliant en 2019) mettaient déjà en œuvre le protocole un an après sa création, alors que je commençais mon doctorat. Le réseau constitué alors a été un terreau pour la définition de mes questions de recherche, qui se voulaient assez ancrées dans des mécanismes

locaux pour nourrir le travail des gestionnaires engagés dans ce suivi. Les nombreux échanges que nous avons menés durant les premières années ont été extrêmement productifs. Même si les nombreux déplacements et réunions qu’implique l’animation de tels suivis peuvent être vus comme des contraintes, je pense que ce temps passé à discuter des questions et des premiers résultats a été extrêmement bénéfique pour identifier certaines questions. En faisant ce bilan, que j’ai en effet l’impression d’avoir bénéficié d’une intelligence collective, par exemple lors de retours convergents ou complémentaires des observateurs, certains mécanismes potentiels sont révélés, comme celui présenté en première perspective scientifique. Pour les chercheurs, le temps du retour vers les membres du réseau n’est pas valorisé par le système académique, c’est pourtant un temps privilégié pour l’identification de questions de recherche pertinentes à l’interface recherche-société, un objectif prioritaire dans les orientations de la recherche en France (*Stratégie nationale de recherche - France Europe 2020*). En effet, lors de ces réunions, les observateurs ont des remarques souvent basées sur l’observation et l’inférence locale, qui peuvent s’avérer cruciales pour aller plus loin dans la modélisation d’un système biologique, ou pour identifier un manque de connaissance clé dans cet objectif. De par son retour, le chercheur quant à lui, permet au gestionnaire de parvenir à des conclusions qu’il n’aurait pas forcément pu avoir de par sa seule observation, notamment en constatant que certains phénomènes ne sont pas du tout homogènes dans l’espace et le temps.

Enfin, suivant le point de vue de Nichols et Williams (2006), “*Monitoring should not be viewed as a stand-alone activity, but instead as a component of a larger process of either conservation-oriented science or management*”, Je pense que les travaux présentés dans cette thèse illustrent l’intérêt d’utiliser ces réseaux de sciences participatives comme un fil conducteur pour mener à bien des recherches complémentaires pour développer la connaissance autour du système écologique étudié, que ce soit localement pour la gestion, ou à plus large échelle. Ainsi par exemple, la question de l’influence des troupeaux sur l’écosystème alpin est toujours très

présente dans les discussions avec les observateurs et gestionnaires, mais aussi avec d'autres interlocuteurs (élus locaux, responsables scientifiques des parcs). Cependant, cette interaction mammifère-oiseaux est difficile à étudier par des corrélations entre abondances moyennes des passereaux d'altitude et abondance des troupeaux, car ces corrélations sont toujours limitées en termes d'interprétation possible dans des systèmes fortement contingents. Les résultats du chapitre 1 ont mené à une réflexion sur ces sujets, et le réseau mis en place a permis de relayer rapidement la mise en œuvre de l'étude « complémentaire » sur 15 sites différents, présentée dans le chapitre 3. Comme l'illustre cet exemple, les sciences participatives créent donc une structure d'échange de questions, de savoirs faire, et de mutualisation des efforts. Cette structure est un acquis indispensable pour relever un défi majeur en écologie : acquérir des données à une échelle spatiale correspondant aux différents mécanismes, locaux et globaux, impliqués dans les systèmes étudiés. Pour se donner les moyens de prendre les bonnes décisions face aux changements globaux, il est donc nécessaire de permettre le développement et le maintien à « long terme » de ces dispositifs, qui sont les seuls à même de fournir des données représentatives des transformations en cours de notre environnement.

Tableau1: liste complète des observateurs ayant contribué au Suivi Temporel des Oiseaux de Montagne dans sa nouvelle version

ZONE	Observateur/Observatrice
ECRINS	ALBERT Christophe
ECRINS	BONATO Anne-Laure
ECRINS	CHARRON Julien
ECRINS	COMBRISSEON Damien
ECRINS	COMMENVILLE Pierre
ECRINS	CORAIL Marc
ECRINS	COULON Mireille
ECRINS	COURSIER Cyril
ECRINS	DOVA Emmanuelle
ECRINS	GOULET Frédéric
ECRINS	JENDOUBI Samy
ECRINS	JORDANA Régis
ECRINS	MAGNOLON Séverine
ECRINS	NICOLAS Marie-Geneviève
ECRINS	TELMON Jean-Philippe
ECRINS	VINCENT Dominique
ECRINS	WARLUZELLE Olivier
MERCANTOUR	ARCHIMBAUD Philippe
MERCANTOUR	BERGEON Jean-Pierre
MERCANTOUR	BONNET Richard
MERCANTOUR	BRETON François
MERCANTOUR	BROSIUS Hervé
MERCANTOUR	GIRARDON Christophe
MERCANTOUR	KRAMMER Mathieu
MERCANTOUR	LEBARD Thomas
MERCANTOUR	MALTHIEUX Laurent
MERCANTOUR	MARTIN-DHERMONT Laurent
MERCANTOUR	ROUX Sophie
MERCANTOUR	ZIMMERMANN Laurent
MONT BLANC	CHARRIERE Pascal
MONT BLANC	DELESTRASSE Anne
MONT BLANC	DOUTAU Baptiste
MONT BLANC	GARCEL Geoffrey
MONT BLANC	GOULMY Sandrine
MONT BLANC	HEURET Julien
MONT BLANC	PERIN Rémy
MONT BLANC	RODRIGUES Daniel
PYRENEES	BAUWIN Jérémy
PYRENEES	BELOSCAR Guillaume
PYRENEES	CHIFFARD Jules
PYRENEES	DE SEYNES Aurélie
PYRENEES	DENISE Cyril
PYRENEES	DUBARRY Pascal
PYRENEES	FARAND Etienne
PYRENEES	FONTANILLES Philippe
PYRENEES	HERRERA Antoine
PYRENEES	LAFEUILLADE Nicolas
PYRENEES	LOUBEYRES Nathalie
PYRENEES	MAILLE Sophie
PYRENEES	MAINGUENEAU Jérémy
PYRENEES	NADEAU Iris

BIBLIOGRAPHIE

- Acker, P., A. Besnard, J. Y. Monnat, and E. Cam. 2017. Breeding habitat selection across spatial scales: is grass always greener on the other side? *Ecology*.
- Aizpurua, O., L. Cantú-Salazar, G. San Martin, G. Biver, L. Brotons, and N. Titeux. 2015. Reconciling expert judgement and habitat suitability models as tools for guiding sampling of threatened species. *Journal of Applied Ecology* 52:1608–1616.
- Albert, C. H., N. G. Yoccoz, T. C. Edwards, C. H. Graham, N. E. Zimmermann, and W. Thuiller. 2010. Sampling in ecology and evolution - bridging the gap between theory and practice. *Ecography* 33:1028–1037.
- Algar, A. C., H. M. Kharouba, E. R. Young, and J. T. Kerr. 2009. Predicting the future of species diversity: Macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods. *Ecography*.
- Angelstam, P. 1984. Sexual and seasonal differences in mortality of the Black Grouse *Tetrao tetrix* in boreal Sweden. *Ornis Scandinavica*.
- Aplin, L. M., D. R. Farine, J. Morand-Ferron, A. Cockburn, A. Thornton, and B. C. Sheldon. 2015. Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature*.
- Araújo, M. B., and A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677–1688.
- Araújo, M. B., R. J. Whittaker, R. J. Ladle, and M. Erhard. 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*.
- Asner, G. P., A. J. Elmore, L. P. Olander, R. E. Martin, and A. T. Harris. 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*.
- Asse, D., I. Chuine, Y. Vitasse, N. G. Yoccoz, N. Delpierre, V. Badeau, A. Delestrade, and C. F. Randin. 2018. Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps. *Agricultural and Forest Meteorology*.
- Bani, L., M. Luppi, E. Rocchia, O. Dondina, and V. Orioli. 2019. Winners and losers: How the elevational range of breeding birds on Alps has varied over the past four decades due to climate and habitat changes. *Ecology and Evolution*.
- Barbet-Massin, M., F. Jiguet, C. H. Albert, and W. Thuiller. 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution* 3:327–338.
- Bardgett, R. D., and D. A. Wardle. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities.
- Barnagaud, J. Y., V. Devictor, F. Jiguet, and F. Archaux. 2011. When species become generalists: On-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography*.
- Barr, D. J., R. Levy, C. Scheepers, and H. J. Tily. 2013. Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language* 68:255–278.
- Barros, C., W. Thuiller, and T. Münkemüller. 2018. Drought effects on the stability of forest-grassland ecotones under gradual climate change. *PLoS ONE*.
- Barry, R. G. 2008. Mountain weather and climate, Third edition. *Page Mountain Weather and Climate*,

- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J.-S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution.
- Bollmann, K., H.-U. Reyer, and P. A. Brodmann. 1997. Territory quality and reproductive success: can Water Pipits *Anthus spinoletta* assess the relationship reliably? *Ardea*.
- Bolnick, D. I., T. Ingram, W. E. Stutz, L. K. Snowberg, O. L. Lau, and J. S. Pauli. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Page Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Bonthoux, S., J. Y. Barnagaud, M. Goulard, and G. Balent. 2013. Contrasting spatial and temporal responses of bird communities to landscape changes. *Oecologia*.
- Boria, R. A., L. E. Olson, S. M. Goodman, and R. P. Anderson. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275:73–77.
- Bosse, M., L. G. Spurgin, V. N. Laine, E. F. Cole, J. A. Firth, P. Gienapp, A. G. Gosler, K. McMahon, J. Poissant, I. Verhagen, M. A. M. Groenen, K. Van Oers, B. C. Sheldon, M. E. Visser, and J. Slate. 2017. Recent natural selection causes adaptive evolution of an avian polygenic trait. *Science*.
- Boulangeat, I., D. Georges, C. Dentant, R. Bonet, J. Van Es, S. Abdulkhak, N. E. Zimmermann, and W. Thuiller. 2014. Anticipating the spatio-temporal response of plant diversity and vegetation structure to climate and land use change in a protected area. *Ecography*:1230–1239.
- Boyce, M. S., C. V. Haridas, C. T. Lee, C. L. Boggs, E. M. Bruna, T. Coulson, D. Doak, J. M. Drake, J. M. Gaillard, C. C. Horvitz, S. Kalisz, B. E. Kendall, T. Knight, M. Mastrandrea, E. S. Menges, W. F. Morris, C. A. Pfister, and S. D. Tuljapurkar. 2006. Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology and Evolution* 21:141–148.
- Braga, J., C. J. F. ter Braak, W. Thuiller, and S. Dray. 2018. Integrating spatial and phylogenetic information in the fourth-corner analysis to test trait–environment relationships. *Ecology*.
- Brambilla, M., M. Cortesi, F. Capelli, D. Chamberlain, P. Pedrini, and D. Rubolini. 2016. Foraging habitat selection by Alpine White-winged Snowfinches *Montifringilla nivalis* during the nestling rearing period. *Journal of Ornithology*.
- Bråthen, K. A., V. T. Gonzalez, and N. G. Yoccoz. 2018. Gatekeepers to the effects of climate warming? Niche construction restricts plant community changes along a temperature gradient. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*.
- Bråthen, K. A., R. A. Ims, N. G. Yoccoz, P. Fauchald, T. Tveraa, and V. H. Hausner. 2007. Induced shift in ecosystem productivity? Extensive scale effects of abundant large herbivores. *Ecosystems*.
- Brealey, C. J., C. H. Walker, and B. C. Baldwin. 1980. A-esterase activities in relation to the differential toxicity of pirimiphos-methyl to birds and mammals. *Pesticide Science*.
- Britschgi, A., R. Spaar, and R. Arlettaz. 2006. Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: Lessons for overall Alpine meadowland management. *Biological Conservation* 130:193–205.
- Brodmann, P. A., H. U. Reyer, K. Bollmann, A. R. Schläpfer, and C. Rauter. 1997. The importance of food quantity and quality for reproductive performance in alpine water pipits (*Anthus spinoletta*). *Oecologia*.
- Broennimann, O., U. A. Treier, H. Müller-Schärer, W. Thuiller, A. T. Peterson, and A. Guisan. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*.
- Brook, B. W., N. S. Sodhi, and C. J. A. Bradshaw. 2008. Synergies among extinction drivers under

- global change.
- Buckley, L. B., M. C. Urban, M. J. Angilletta, L. G. Crozier, L. J. Rissler, and M. W. Sears. 2010. Can mechanism inform species' distribution models?
- Büttner, G. 2014. CORINE land cover and land cover change products. Page Remote Sensing and Digital Image Processing.
- Cabana, G., and J. B. Rasmussen. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*.
- Carcaillet, C., and O. Blarquez. 2019. Glacial refugia in the south-western Alps? *New Phytologist*.
- Carpenter, S. R., W. A. Brock, C. Folke, E. H. van Nes, and M. Scheffer. 2015. Allowing variance may enlarge the safe operating space for exploited ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Caut, S., E. Angulo, and F. Courchamp. 2009. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*.
- Cayueta, H., D. Arsovski, J. M. Thirion, E. Bonnaire, J. Pichenot, S. Boitaud, C. Miaud, P. Joly, and A. Besnard. 2016. Demographic responses to weather fluctuations are context dependent in a long-lived amphibian. *Global Change Biology* 22:2676–2687.
- Cayueta, H., A. Besnard, E. Bonnaire, H. Perret, J. Rivoalen, C. Miaud, and P. Joly. 2014. To breed or not to breed: Past reproductive status and environmental cues drive current breeding decisions in a long-lived amphibian. *Oecologia* 176:107–116.
- Ceballos, G., A. García, R. M. Pringle, G. Ceballos, P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle, and T. M. Palmer. 2015. Accelerated modern human – induced species losses : Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1:1–6.
- Ceppi, P., S. C. Scherrer, A. M. Fischer, and C. Appenzeller. 2012. Revisiting Swiss temperature trends 1959-2008. *International Journal of Climatology*.
- Chamaillé-Jammes, S., M. Massot, P. Aragón, and J. Clobert. 2006. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology*.
- Chamberlain, D., R. Arlettaz, E. Caprio, R. Maggini, P. Pedrini, A. Rolando, and N. Zbinden. 2012. The altitudinal frontier in avian climate impact research. *Ibis* 154:205–209.
- Chamberlain, D., M. Brambilla, E. Caprio, P. Pedrini, and A. Rolando. 2016. Alpine bird distributions along elevation gradients: the consistency of climate and habitat effects across geographic regions. *Oecologia* 181.
- Chamberlain, D. E., B. J. Hatchwell, and C. Perrins. 1995. Spaced out nests and predators : an experiment to test the effects of habitat structure. *Journal of Avian Biology* 26:346–349.
- Chase, J. 2013. An Inordinate Fondness of Rarity. *PLoS Biology*.
- Chase, J. M., and M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago University Press.
- Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy, and C. D. Thomas. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*.
- Chiappe, L. M. 1995. The first 85 million years of avian evolution. *Nature*.
- Chiffard, J., F. Jiguet, N. G. Yoccoz, A. Delestrade, P. Fontanilles, J. Fonderflick, A. Jailloux, and A.

- Besnard. 2017. Suivi des oiseaux des milieux alpins sur le territoire français.
- Choquet, R., J. D. Lebreton, O. Gimenez, A. M. Reboulet, and R. Pradel. 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography*.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009b. Modeling Demographic Processes In Marked Populations.
- Clark, M. E., and T. E. Martin. 2007. Modeling tradeoffs in avian life history traits and consequences for population growth. *Ecological Modelling*.
- Clarke, A. L., B.-E. Sæther, and E. Røskaft. 1997. Sex Biases in Avian Dispersal: A Reappraisal. *Oikos* 79:429.
- Clay, K., J. Holah, and J. A. Rudgers. 2005. Herbivores cause a rapid increase in hereditary symbiosis and alter plant community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, G. M. McIlrath, A. D. C. Maccoll, R. Kansky, P. Chadwick, M. Manser, J. D. Skinner, and P. N. M. Brotherton. 1999. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology*.
- Cohen, J. M., M. J. Lajeunesse, and J. R. Rohr. 2017. A global synthesis of phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*.
- Conde, D. A., J. Staerk, F. Colchero, R. da Silva, J. Schöley, H. M. Baden, L. Jouvet, J. E. Fa, H. Syed, E. Jongejans, S. Meiri, J.-M. Gaillard, S. Chamberlain, J. Wilcken, O. R. Jones, J. P. Dahlgren, U. K. Steiner, L. M. Bland, I. Gomez-Mestre, J.-D. Lebreton, J. González Vargas, N. Flesness, V. Canudas-Romo, R. Salguero-Gómez, O. Byers, T. B. Berg, A. Scheuerlein, S. Devillard, D. S. Schigel, O. A. Ryder, H. P. Possingham, A. Baudisch, and J. W. Vaupel. 2019. Data gaps and opportunities for comparative and conservation biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Cook, G., C. Jarnevich, M. Warden, M. Downing, J. Withrow, and I. Leinwand. 2019. Iterative Models for Early Detection of Invasive Species across Spread Pathways. *Forests* 10:108.
- Cocos, D., P. Cerretti, M. Mei, A. Vigna Taglianti, D. Paniccia, G. Santoemma, A. De Biase, and L. Marini. 2018. Predator and parasitoid insects along elevational gradients: role of temperature and habitat diversity. *Oecologia*.
- Corlett, R. T. 2015. The Anthropocene concept in ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 30:36–41.
- Cornwell, W. K., D. W. Schilck, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*.
- Costanza, R., R. D'Arge, R. De Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton, and M. Van Den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*.
- Costanza, R., R. de Groot, L. Braat, I. Kubiszewski, L. Fioramonti, P. Sutton, S. Farber, and M. Grasso. 2017. Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go?
- Cotto, O., J. Wessely, D. Georges, G. Klonner, M. Schmid, S. Dullinger, W. Thuiller, and F. Guillaume. 2017. A dynamic eco-evolutionary model predicts slow response of alpine plants to climate warming. *Nature Communications*.
- Courtillot, V., and Y. Gaudemer. 1996. Effects of mass extinctions on biodiversity. *Nature*.
- Cruz-Garcia, G. S., E. Sachet, M. Vanegas, and K. Piispanen. 2016. Are the major imperatives of food security missing in ecosystem services research? *Ecosystem Services* 19:19–31.

- Dalby, S. 2007. Ecology, Security, and Change in the Anthropocene. *Brown Journal of World Affairs* 13:155–164.
- Daly, C., D. R. Conklin, and M. H. Unsworth. 2010. Local atmospheric decoupling in complex topography alters climate change impacts. *International Journal of Climatology*.
- Damgaard, C. 2019. A Critique of the Space-for-Time Substitution Practice in Community Ecology.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Page D. Appleton and Company.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and Selection in relation to sex*, Vol 1.
- Daskin, J. H., and R. M. Pringle. 2016. Does primary productivity modulate the indirect effects of large herbivores? A global meta-analysis. *The Journal of animal ecology* 85:857–868.
- Delestrade, A. 1993a. Stratégies d' exploitation des ressources en fonction du sexe et de la saison chez une espèce gré gaire, le chocard à bec jaune (*Pyrrhocorax graculus*). *Revue d'écologie* 48.
- Delestrade, A. 1993b. Stratégie de recherche de nourriture en groupe chez le Chocard à bec jaune: qualité des ressources et structure sociale.
- Delestrade, A. 1994. Factors affecting flock size in the Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus*. *Ibis* 136:91–96.
- Delestrade, A., and G. Stoyanov. 1995a. Breeding biology and survival of the Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus*. *Bird Study* 3657:37–41.
- Delestrade, A., and G. Stoyanov. 1995b. Correction to Breeding Biol of the Alpine Chough. *Bird Study* 3657:37–41.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak, and P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
- Devictor, V., C. Van Swaay, T. Brereton, L. Brotons, D. Chamberlain, J. Heliölä, S. Herrando, R. Julliard, M. Kuussaari, Å. Lindström, J. Reif, D. B. Roy, O. Schweiger, J. Settele, C. Stefanescu, A. Van Strien, C. Van Turnhout, Z. Vermouzek, M. WallisDeVries, I. Wynhoff, and F. Jiguet. 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. Page *Ecology and Evolution of Communities*.
- Díaz, S., J. Settele, E. Brondízio, H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arnet, P. Balvanera, K. Brauman, S. Butchart, K. Chan, L. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. Subramanian Mazhenchery, G. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. R. Chowdhury, Y.-J. Shin, I. Visseren-Hamakers, K. Willis, and C. Zayas. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- Dietze, M. C., A. Fox, L. M. Beck-Johnson, J. L. Betancourt, M. B. Hooten, C. S. Jarnevich, T. H. Keitt, M. A. Kenney, C. M. Laney, L. G. Larsen, H. W. Loescher, C. K. Lunch, B. C. Pijanowski, J. T. Randerson, E. K. Read, A. T. Tredennick, R. Vargas, K. C. Weathers, and E. P. White. 2018. Iterative near-term ecological forecasting: Needs, opportunities, and challenges. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
- Dietze, M., and H. Lynch. 2019. Forecasting a bright future for ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*.
- Dirnböck, T., F. Essl, and W. Rabitsch. 2011. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude

- endemic species under climate change. *Global Change Biology* 17:990–996.
- Dormann, C. F., J. M. Calabrese, G. Guillera-Arroita, E. Matechou, V. Bahn, K. Bartoń, C. M. Beale, S. Ciuti, J. Elith, K. Gerstner, J. Guelat, P. Keil, J. J. Lahoz-Monfort, L. J. Pollock, B. Reineking, D. R. Roberts, B. Schröder, W. Thuiller, D. I. Warton, B. A. Wintle, S. N. Wood, R. O. Wüest, and F. Hartig. 2018. Model averaging in ecology: a review of Bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, and S. Lautenbach. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:027–046.
- Dornelas, M., N. J. Gotelli, B. McGill, H. Shimadzu, F. Moyes, C. Sievers, and A. E. Magurran. 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*.
- Douhard, M., S. Guillemette, M. Festa-Bianchet, and F. Pelletier. 2018. Drivers and demographic consequences of seasonal mass changes in an alpine ungulate. *Ecology*.
- Drent, R., C. Both, M. Green, J. Madsen, and T. Piersma. 2003. Pay-offs and penalties of competing migratory schedules. *Oikos* 103:274–292.
- Drent, R. H., and S. Daan. 1980. The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding 1). *Ardea* 68:225–252.
- Dullinger, S., A. Gattringer, W. Thuiller, D. Moser, N. E. Zimmermann, A. Guisan, W. Willner, C. Plutzer, M. Leitner, T. Mang, M. Caccianiga, T. Dirnböck, S. Ertl, A. Fischer, J. Lenoir, J. C. Svenning, A. Psomas, D. R. Schmatz, U. Silc, P. Vittoz, and K. Hülber. 2012. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*.
- Edvardson, A., V. Bakkestuen, and R. Halvorsen. 2011. A fine-grained spatial prediction model for the red-listed vascular plant *Scorzonera humilis*. *Nordic Journal of Botany* 29:495–504.
- Edwards, A. C., R. Scalenghe, and M. Freppaz. 2007. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: A review. *Quaternary International* 162–163:172–181.
- EFESE. 2018. Les écosystèmes rocheux et de haute-montagne.
- Ekman, J. 1990. Alliances in winter flocks of willow tits; effects of rank on survival and reproductive success in male-female associations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:239–245.
- Elith, J., S. Ferrier, A. Guisan, C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-pereira, R. E. Schapire, S. Williams, M. S. Wisz, and N. 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*.
- Emmering, Q., J. K. Kelly, R. S. Ostfeld, and K. A. Schmidt. 2018. Variation in Coexisting Birds to Exploit Spatial Heterogeneity in Small Mammal Activity. *Journal of Avian Biology*:1–10.
- Essl, F., S. Dullinger, W. Rabitsch, P. E. Hulme, P. Py, J. R. U. Wilson, and D. M. Richardson. 2015. Historical legacies accumulate to shape future biodiversity in an era of rapid global change. *Diversity and Distributions*:1–14.
- European Environment Agency. 2010. Europe's ecological backbone: recognising the true value of our mountains. Page Europe's ecological backbone: recognising the true value of our mountains.

- Felde, V. A., J. Kapfer, and J. A. Grytnes. 2012. Upward shift in elevational plant species ranges in Sikkildalen, central Norway. *Ecography*.
- Filigenzi, M. S., E. E. Graves, L. A. Tell, K. A. Jelks, and R. H. Poppenga. 2019. Quantitation of neonicotinoid insecticides, plus qualitative screening for other xenobiotics, in small-mass avian tissue samples using UHPLC high-resolution mass spectrometry. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*.
- Fjeldså, J. 2013. The global diversification of songbirds (Oscines) and the build-up of the Sino-Himalayan diversity hotspot. *Chinese Birds* 4:132–143.
- Fjeldså, J., R. C. K. Bowie, and C. Rahbek. 2012. The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:249–265.
- Flanagan, L. B., and J. R. Ehleringer. 1998. Ecosystem-atmosphere CO₂ exchange: Interpreting signals of change using stable isotope ratios. *Trends in Ecology and Evolution*.
- Fonderflick, J., A. Besnard, and J. L. Martin. 2013. Species traits and the response of open-habitat species to forest edge in landscape mosaics. *Oikos*.
- Fonderflick, J., P. Caplat, F. Lovaty, M. Thévenot, and R. Prodon. 2010. Avifauna trends following changes in a Mediterranean upland pastoral system. *Agriculture, Ecosystems and Environment*.
- Forister, M. L., A. C. McCall, N. J. Sanders, J. A. Fordyce, J. H. Thorne, J. O'Brien, D. P. Waetjen, and A. M. Shapiro. 2010. Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Foster, C. N., P. S. Barton, and D. B. Lindenmayer. 2014. Effects of large native herbivores on other animals. *Journal of Applied Ecology* 51:929–938.
- Fourrel, F., F. Martineau, M. Seris, and C. Lécuyer. 2014. Simultaneous N, C, S stable isotope analyses using a new purge and trap elemental analyzer and an isotope ratio mass spectrometer. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*.
- Frank, D. A., and R. David Evans. 1997. Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology*.
- Freeman, B. G. 2016. Thermal tolerances to cold do not predict upper elevational limits in New Guinean montane birds. *Diversity and Distributions* 22.
- Freeman, B. G., and A. M. Class Freeman. 2014. Rapid upslope shifts in New Guinean birds illustrate strong distributional responses of tropical montane species to global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111.
- Freeman, B. G., J. A. Lee-Yaw, J. M. Sunday, and A. L. Hargreaves. 2018. Expanding, shifting and shrinking: The impact of global warming on species' elevational distributions. *Global Ecology and Biogeography*.
- Freyroos, F., P. a Brodmann, and H. U. Reyer. 1995. Relationships Between Food Resources, Foraging Patterns, and Reproductive Success in the Water Pipit, *Anthus Sp-Spinoletta*. *Behavioral Ecology* 6:287–295.
- Frishkoff, L. O., D. S. Karp, J. R. Flanders, J. Zook, E. A. Hadly, G. C. Daily, and L. K. M'Gonigle. 2016. Climate change and habitat conversion favour the same species.
- Furrer, R., M. Schaub, A. Bossert, R. Isler, H. Jenny, T. Jonas, C. Marti, and L. Jenni. 2016. Variable decline of Alpine Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in Switzerland between regions and sites. *Journal of Ornithology*.
- Gaillard, J. M., and N. G. Yoccoz. 2003. Temporal Variation in Survival of Mammals : A Case of Environmental Canalization ? *84:3294–3306*.

- Galante, P. J., B. Alade, R. Muscarella, S. A. Jansa, S. M. Goodman, and R. P. Anderson. 2018. The challenge of modeling niches and distributions for data-poor species: a comprehensive approach to model complexity. *Ecography* 41:726–736.
- Gallien, L., F. Mazel, S. Lavergne, J. Renaud, R. Douzet, and W. Thuiller. 2015. Contrasting the effects of environment, dispersal and biotic interactions to explain the distribution of invasive plants in alpine communities. *Biological Invasions*.
- Gamelon, M., A. Besnard, J. M. Gaillard, S. Servanty, E. Baubet, S. Brandt, and O. Gimenez. 2011. High hunting pressure selects for earlier birth date: Wild boar as a case study. *Evolution*.
- García-Roselló, E., C. Guisande, A. Manjarrés-Hernández, J. González-Dacosta, J. Heine, P. Pelayo-Villamil, L. González-Vilas, R. P. Vari, A. Vaamonde, C. Granado-Lorencio, and J. M. Lobo. 2015. Can we derive macroecological patterns from primary Global Biodiversity Information Facility data? *Global Ecology and Biogeography*.
- Gardner, J. L., T. Amano, W. J. Sutherland, M. Clayton, and A. Peters. 2016. Individual and demographic consequences of reduced body condition following repeated exposure to high temperatures. *Ecology* 97:786–795.
- Gascoin, S., O. Hagolle, M. Huc, L. Jarlan, J. F. Dejoux, C. Szczypta, R. Marti, and R. S?nchez. 2015. A snow cover climatology for the Pyrenees from MODIS snow products. *Hydrology and Earth System Sciences* 19:2337–2351.
- Gaston, K. J. 1996. Species-range-size distributions: Patterns, mechanisms and implications.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220–227.
- Gaüzère, P., F. Jiguet, and V. Devictor. 2015. Rapid adjustment of bird community compositions to local climatic variations and its functional consequences. *Global Change Biology* 21.
- Georges, D., and W. Thuiller. 2013. Multi-species distribution modeling with biomod2. R-CRAN Project.
- Gibson-Reinemer, D. K., and F. J. Rahel. 2015. Inconsistent range shifts within species highlight idiosyncratic responses to climate warming. *PLoS ONE*.
- Gibson-Reinemer, D. K., K. S. Sheldon, and F. J. Rahel. 2015. Climate change creates rapid species turnover in montane communities. *Ecology and Evolution*:n/a-n/a.
- Gimenez, O., S. T. Buckland, B. J. T. Morgan, N. Bez, S. Bertrand, R. Choquet, S. Dray, M. P. Etienne, R. Fewster, F. Gosselin, B. Mériqot, P. Monestiez, J. M. Morales, F. Mortier, F. Munoz, O. Ovaskainen, S. Pavoine, R. Pradel, F. M. Schurr, L. Thomas, W. Thuiller, V. Trenkel, P. De Valpine, and E. Rexstad. 2014. Statistical ecology comes of age. *Page Biology Letters*.
- Gonzalez, G., and J.-P. Crampe. 2001. Mortality patterns in a protected population of isards (*Rupicapra pyrenaica*). *Canadian Journal of Zoology*.
- Gosler, A. G., J. J. D. Greenwood, J. K. Baker, and N. C. Davidson. 1998. The field determination of body size and condition in passerines: A report to the British Ringing Committee. *Bird Study* 45:92–103.
- Gottfried, M., H. Pauli, A. Futschik, M. Akhalkatsi, P. Barančok, B. Alonso, J. Luis, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, F. Calzado, M. Rosa, G. Kazakis, J. Krajči, P. Larsson, M. Mallaun, O. Michelsen, D. Moiseev, P. Moiseev, U. Molau, A. Merzouki, L. Nagy, G. Nakhutsrishvili, B. Pedersen, G. Pelino, M. Puscas, G. Rossi, A. Stanisci, J.-P. Theurillat, M. Tomaselli, L. Villar, P. Vittoz, I. Vogiatzakis, and G. Grabherr. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*:5.
- Grangé, J.-L., D. Boyer, M. Gush, and P. Navarre. 2015. BIOLOGIE DE REPRODUCTION DU MONTICOLE DE ROCHE MONTICOLA SAXATILIS DANS LES PYRÉNÉES

OCCIDENTALES FRANÇAISES. NOS OISEAUX 62:121–140.

- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- Greenwood, P. J., and P. H. Harvey. 1982. The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1–21.
- Greig-Smith, P. W., and D. L. J. Quicke. 2009. The diet of nestling Stonechats. *Bird Study*.
- Grenyer, R., C. D. L. Orme, S. F. Jackson, G. H. Thomas, R. G. Davies, T. J. Davies, K. E. Jones, V. A. Olson, R. S. Ridgely, P. C. Rasmussen, T. S. Ding, P. M. Bennett, T. M. Blackburn, K. J. Gaston, J. L. Gittleman, and I. P. F. Owens. 2006. Global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. *Nature*.
- Griesser, M., E. Mourocq, J. Barnaby, K. M. Bowgen, S. Eggers, K. Fletcher, R. Kozma, F. Kurz, A. Laurila, M. Nystrand, E. Sorato, and J. Ekman. 2017. Experience buffers extrinsic mortality in a group-living bird species. *Oikos*.
- Grinnell, J. 1917a. The niche-relationships of the California Trasher. *The Auk*.
- Grinnell, J. 1917b. Field Tests of Theories Concerning Distributional Control. *The American Naturalist*.
- Grosbois, V., O. Gimenez, J. M. Gaillard, R. Pradel, C. Barbraud, J. Clobert, A. P. Møller, and H. Weimerskirch. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews* 83:357–399.
- Grosbois, V., and G. Tavecchia. 2003. Modeling dispersal with capture-recapture data: Disentangling decisions of leaving and settlement. *Ecology*.
- Grytnes, J. A., J. Kapfer, G. Jurasinski, H. H. Birks, H. Henriksen, K. Klanderud, A. Odland, M. Ohlson, S. Wipf, and H. J. B. Birks. 2014. Identifying the driving factors behind observed elevational range shifts on European mountains. *Global Ecology and Biogeography* 23:876–884.
- Guisan, A., O. Broennimann, R. Engler, M. Vust, N. G. Yoccoz, A. Lehmann, and N. E. Zimmermann. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology* 20:501–511.
- Guisan, A., T. C. Edwards, and T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: Setting the scene. *Ecological Modelling*.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models.
- Gvoždík, L. 2018. Just what is the thermal niche? *Oikos*.
- Ha, J. C., A. Butler, and R. Robinette Ha. 2010. Reduction of first-year survival threatens the viability of the Mariana Crow *Corvus kubaryi* population on Rota, CNMI. *Bird Conservation International* 20:335–342.
- Hallett, T. B., T. Coulson, J. G. Pilkington, T. H. Clutton-Brock, J. M. Pemberton, and B. T. Grenfell. 2004. Why large scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature* 430:71–75.
- Hallmann, C. a, R. P. B. Foppen, C. a M. Van Turnhout, H. De Kroon, and E. Jongejans. 2014. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* 511:341–343.
- Hampe, A., and R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters.

- Han, G., X. Hao, M. Zhao, M. Wang, B. H. Ellert, W. Willms, and M. Wang. 2008. Effect of grazing intensity on carbon and nitrogen in soil and vegetation in a meadow steppe in Inner Mongolia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*.
- Han, W., Y. Tian, and X. Shen. 2018. Human exposure to neonicotinoid insecticides and the evaluation of their potential toxicity: An overview.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics.
- Harrison, X. A., J. D. Blount, R. Inger, D. R. Norris, and S. Bearhop. 2011. Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* 80:4–18.
- Hart, J. 1962. Seasonal acclimatization in four species of small wild birds. *Physiological Zoology* 35:224–236.
- Hastie, T., and R. Tibshirani. 1987. Generalized additive models: Some applications. *Journal of the American Statistical Association*.
- Henderson, I. G., and P. J. B. Hart. 1995. Dominance, food acquisition and reproductive success in jackdaws *Corvus monedula*. *Ornis scandinavica* 24:142–148.
- Herrando, S., M. Anton, F. Sardà-Palomera, G. Bota, R. D. Gregory, and L. Brotons. 2014. Indicators of the impact of land use changes using large-scale bird surveys: Land abandonment in a Mediterranean region. *Ecological Indicators* 45:235–244.
- Hijmans, R. J., J. van Etten, J. Cheng, M. Mattiuzzi, M. Sumner, J. A. Greenberg, O. P. Lamigueiro, A. Bevan, E. B. Racine, and A. Shortridge. 2014. Package “raster.” R package.
- Hille, S. M., and C. B. Cooper. 2015. Elevational trends in life histories: revising the pace-of-life framework.
- Holmes, R. T., and F. W. Sturges. 1975. Bird Community Dynamics and Energetics in a Northern Hardwoods Ecosystem. *The Journal of Animal Ecology*.
- Holyoak, D. 1972. Behaviour and ecology of Chough and the Alpine Chough. *Bird Study* 19:215–227.
- Hooper, D. U., E. C. Adair, B. J. Cardinale, J. E. K. Byrnes, B. a. Hungate, K. L. Matulich, A. Gonzalez, J. E. Duffy, L. Gamfeldt, and M. I. O’Connor. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*:1–5.
- Hortal, J., F. de Bello, J. A. F. Diniz-Filho, T. M. Lewinsohn, J. M. Lobo, and R. J. Ladle. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:523–549.
- Hostetler, J. A., T. S. Sillett, and P. P. Marra. 2015. Full-annual-cycle population models for migratory birds. *The Auk* 132:433–449.
- Houlahan, J. E., S. T. McKinney, T. M. Anderson, and B. J. McGill. 2017. The priority of prediction in ecological understanding. *Oikos*.
- Howden, S. M., J.-F. Soussana, F. N. Tubiello, N. Chhetri, M. Dunlop, and H. Meinke. 2007. Climate Change and Food Security Special Feature: Adapting agriculture to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Del Hoyo, J., A. Elliot, and J. Sargatal. 1992. *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Editions.
- Huertas, D. L., and J. A. Díaz. 2001. Winter habitat selection by a montane forest bird assemblage: the effects of solar radiation. *Canadian Journal of Zoology* 79:279–284.
- Huete, A., K. Didan, T. Miura, E. P. Rodriguez, X. Gao, and L. G. Ferreira. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*.

- Huete, A. R., and C. Justice. 1999. Modis Vegetation Index Algorithm Theoretical Basis. Environmental Sciences.
- Hulme, P. E. 2014. Alien plants confront expectations of climate change impacts.
- Hunter, M. D., and P. W. Price. 2008. Playing Chutes and Ladders : Heterogeneity and the Relative Roles of Bottom-Up and Top- Down Forces in Natural Communities Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1940152>. *America* 73:724–732.
- Hurlbert, A. H., and W. Jetz. 2010. More than “More Individuals”: The Nonequivalence of Area and Energy in the Scaling of Species Richness. *The American Naturalist* 176:E50–E65.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Population studies: Animal ecology and demography. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.
- Ibanez, S., S. Lavorel, S. Puijalon, and M. Moretti. 2013. Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers. *Functional Ecology*.
- Ims, R. A., J.-A. Henden, M. A. Strømeng, A. V. Thingnes, M. J. Garmo, and J. U. Jepsen. 2019. Arctic greening and bird nest predation risk across tundra ecotones. *Nature Climate Change*:1.
- Ims, R. A., and J. A. Henden. 2012. Collapse of an arctic bird community resulting from ungulate-induced loss of erect shrubs. *Biological Conservation*.
- Inglada, J., A. Vincent, M. Arias, B. Tardy, D. Morin, and I. Rodes. 2017. Operational High Resolution Land Cover Map Production at the Country Scale Using Satellite Image Time Series. *Remote Sensing*.
- Jähnig, S., R. Alba, C. Vallino, D. Rosselli, M. Pittarello, A. Rolando, and D. Chamberlain. 2018. The contribution of broadscale and finescale habitat structure to the distribution and diversity of birds in an Alpine forest-shrub ecotone. *Journal of Ornithology*.
- Janzen, Daniel, H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*.
- Jenni-Eiermann, S., and R. Arlettaz. 2008. Does Ski Tourism Affect Alpine Bird Fauna? *CHIMIA International Journal for Chemistry*.
- Jenouvrier, S. 2013. Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology* 19:2036–2057.
- Jensen, J. L. W. V. 2006. Sur les fonctions convexes et les inégalités entre les valeurs moyennes. *Acta Mathematica*.
- Jetz, W., G. H. Thomas, J. B. Joy, K. Hartmann, and A. O. Mooers. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature*.
- 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.
- Jezkova, T., and J. J. Wiens. 2016. Rates of change in climatic niches in plant and animal populations are much slower than projected climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283.
- Jiguet, F., A. S. Gadot, R. Julliard, S. E. Newson, and D. Couvet. 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13:1672–1684.
- Jones, H. P., N. D. Holmes, S. H. M. Butchart, B. R. Tershy, P. J. Kappes, I. Corkery, A. Aguirre-Muñoz, D. P. Armstrong, E. Bonnaud, A. A. Burbidge, K. Campbell, F. Courchamp, P. E. Cowan, R. J. Cuthbert, S. Ebbert, P. Genovesi, G. R. Howald, B. S. Keitt, S. W. Kress, C. M. Miskelly, S. Oppel, S. Poncet, M. J. Rauzon, G. Rocamora, J. C. Russell, A. Samaniego-Herrera, P. J. Seddon, D. R. Spatz, D. R. Towns, and D. A. Croll. 2016. Invasive mammal eradication on

- islands results in substantial conservation gains. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Jones, J. 2001. *Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review*. The Auk.
- Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard, and W. D. Wishart. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78:1019–1032.
- Jousset, A., C. Bienhold, A. Chatzinotas, L. Gallien, A. Gobet, V. Kurm, K. Küsel, M. C. Rillig, D. W. Rivett, J. F. Salles, M. G. A. Van Der Heijden, N. H. Youssef, X. Zhang, Z. Wei, and G. W. H. Hol. 2017. Where less may be more: How the rare biosphere pulls ecosystems strings. *ISME Journal* 11:853–862.
- Kaspari, M., and A. Joern. 2006. Prey Choice by Three Insectivorous Grassland Birds: Reevaluating Opportunism. *Oikos*.
- Keesing, F., and T. P. Young. 2014. Cascading consequences of the loss of large mammals in an African Savanna. *BioScience* 64:487–495.
- Kelly, J. F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*.
- Kemppinen, J., P. Niittynen, J. Aalto, P. C. le Roux, and M. Luoto. 2019. Water as a resource, stress and disturbance shaping tundra vegetation. *Oikos*:1–12.
- Kendricks, P., and C. J. Norment. 1992. Effects of a severe snowstorm on subalpine and alpine populations of nesting american pipits. *Journal of Field Ornithology*.
- Kerr, J. T., A. Pindar, P. Galpern, L. Packer, S. G. Potts, S. M. Roberts, P. Rasmont, O. Schweiger, S. R. Colla, L. L. Richardson, D. L. Wagner, L. F. Gall, D. S. Sikes, and A. Pantoja. 2015. Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science*.
- Khaliq, I., C. Hof, R. Prinzinger, K. Böhning-Gaese, and M. Pfenninger. 2014. Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Kindsvater, H. K., N. K. Dulvy, C. Horswill, M.-J. Juan-Jordá, M. Mangel, and J. Matthiopoulos. 2018. Overcoming the Data Crisis in Biodiversity Conservation. *Trends in Ecology & Evolution* xx:1–13.
- Kirchman, J. J., and A. E. Van Keuren. 2018. Altitudinal Range Shifts of Birds At the Southern Periphery of the Boreal Forest: 40 Years of Change In the Adirondack Mountains. *The Wilson Journal of Ornithology*.
- Kisel, Y., L. McInnes, N. H. Toomey, and C. D. L. Orme. 2011. How diversification rates and diversity limits combine to create large-scale species-area relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366:2514–2525.
- Klebsberg, R. 1913. Das Vordringen der Hochgebirgsvegetation in den Tiroler Alpen. *Österreichische botanische Zeitschrift* 63:177–186.
- Kloog, I., F. Nordio, J. Lepeule, A. Padoan, and M. Lee. 2016. Modelling spatio-temporally resolved air temperature across the complex geo-climate area of France using satellite-derived land surface temperature data.
- Koh, L. P., and D. S. Wilcove. 2008. Is oil palm agriculture really destroying tropical biodiversity? *Conservation Letters*.
- Körner, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer [1].

- Körner, C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Page Alpine plant life functional plant ecology of high mountain ecosystems.
- Körner, C. 2004. Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio*.
- Körner, C. 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569–574.
- Körner, C., W. Jetz, J. Paulsen, D. Payne, K. Rudmann-Maurer, and E. M. Spehn. 2017. A global inventory of mountains for bio-geographical applications. *Alpine Botany* 127:1–15.
- Körner, C., and J. Paulsen. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* 31:713–732.
- Körner, C., J. Paulsen, and E. M. Spehn. 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*.
- Korslund, L., and H. Steen. 2006. Small rodent winter survival: Snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology* 75:156–166.
- Kumar, L., A. K. Skidmore, and E. Knowles. 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *International Journal of Geographical Information Science*.
- Lack, D. 1937. The psychological factor in bird distribution. *British Birds* 31:130–136.
- Lafferty, K. D., and A. M. Kuris. 2002. Trophic strategies, animal diversity and body size.
- Lagerholm, V. K., E. Sandoval-Castellanos, A. Vaniscotte, O. R. Potapova, T. Tomek, Z. M. Bochenski, P. Shepherd, N. Barton, M. C. Van Dyck, R. Miller, J. Höglund, N. G. Yoccoz, L. Dalén, and J. R. Stewart. 2017. Range shifts or extinction? Ancient DNA and distribution modelling reveal past and future responses to climate warming in cold-adapted birds. *Global Change Biology* 23:1425–1435.
- Laiolo, P., F. Dondero, E. Ciliento, and A. Rolando. 2004. Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of Applied Ecology* 41:294–304.
- Laiolo, P., J. C. Illera, L. Mele, and A. Segura. 2015. Abiotic , Biotic , and Evolutionary Control of the Distribution of C and N Isotopes in Food Webs 185.
- Laiolo, P., and J. R. Obeso. 2017. Life-History Responses to the Altitudinal Gradient. Page *Advances in Global Change Research*.
- Laiolo, P., a Rolando, and L. Carisio. 2001. Winter movements of the alpine chough: Implications for management in the alps. *J.Mt.Ecol.* 6:21–30.
- Laiolo, P., and A. Rolando. 2001. Ecogeographic correlates of morphometric variation in the red-billed Chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* and the Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus*. *Ibis* 143:602–616.
- Lambers, J. H. R. 2015. Extinction risks from climate change: How will climate change affect global biodiversity? *Science*.
- Laroulandie, V. 2004. Exploitation des ressources aviaires durant le Paléolithique en France : bilan critique et perspectives. *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*:163–172.
- Lavergne, S., N. Mouquet, W. Thuiller, and O. Ronce. 2010. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.
- Le Lay, G., R. Engler, E. Franc, and A. Guisan. 2010. Prospective sampling based on model ensembles improves the detection of rare species. *Ecography* 33:1015–1027.

- Layman, C. A., D. A. Arrington, C. G. Montaña, and D. M. Post. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*.
- Lebreton, J. D., J. E. Hines, R. Pradel, J. D. Nichols, and J. A. Spendelov. 2003. Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos* 101:253–264.
- Lebreton, J. D., and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29:353–369.
- Legagneux, P., G. Gauthier, N. Lecomte, N. M. Schmidt, D. Reid, M. C. Cadieux, D. Berteaux, J. Bêty, C. J. Krebs, R. A. Ims, N. G. Yoccoz, R. I. G. Morrison, S. J. Leroux, M. Loreau, and D. Gravel. 2014. Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change*.
- Lehikoinen, A., L. Brotons, J. Calladine, T. Campedelli, V. Escandell, J. Flousek, C. Grueneberg, F. Haas, S. Harris, S. Herrando, M. Husby, F. Jiguet, J. A. Kålås, Å. Lindström, R. Lorrillière, B. Molina, C. Pladevall, G. Calvi, T. Sattler, H. Schmid, P. M. Sirkiä, N. Teufelbauer, and S. Trautmann. 2018. Declining population trends of European mountain birds. *Global Change Biology*:gcb.14522.
- Lehikoinen, A., L. Brotons, J. Calladine, T. Campedelli, V. Escandell, J. Flousek, C. Grueneberg, F. Haas, S. Harris, S. Herrando, M. Husby, F. Jiguet, J. A. Kålås, Å. Lindström, R. Lorrillière, B. Molina, C. Pladevall, G. Calvi, T. Sattler, H. Schmid, P. M. Sirkiä, N. Teufelbauer, and S. Trautmann. 2019. Declining population trends of European mountain birds. *Global Change Biology*.
- Lehikoinen, A., M. Green, M. Husby, J. A. Kålås, and Å. Lindström. 2014. Common montane birds are declining in northern Europe. *Journal of Avian Biology* 45:3–14.
- Lehtonen, J., and K. Jaatinen. 2016. Safety in numbers: the dilution effect and other drivers of group life in the face of danger.
- Lei, F. M., Y. H. Qu, Y. L. Gan, A. Gebauer, and M. Kaiser. 2002. The feather microstructure of Passerine sparrows in China. *Journal fur Ornithologie* 143:205–213.
- Lenoir, J., J. C. Gégout, P. A. Marquet, P. De Ruffray, and H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*.
- Lenoir, J., and J. C. Svenning. 2015. Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38.
- Leroy, B., R. Delsol, B. Huguény, C. N. Meynard, C. Barhoumi, M. Barbet-Massin, and C. Bellard. 2018. Without quality presence-absence data, discrimination metrics such as TSS can be misleading measures of model performance. *Journal of Biogeography*:1–9.
- Leroy, B., C. N. Meynard, C. Bellard, and F. Courchamp. 2016. virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions. *Ecography* 39:599–607.
- Lewis, S. L., and M. A. Maslin. 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519:171–180.
- Lieury, N., A. Besnard, C. Ponchon, A. Ravayrol, and A. Millon. 2016. Geographically isolated but demographically connected: Immigration supports efficient conservation actions in the recovery of a range-margin population of the Bonelli's eagle in France. *Biological Conservation* 195:272–278.
- Lindström, Å., M. Green, G. Paulson, H. G. Smith, and V. Devictor. 2013. Rapid changes in bird community composition at multiple temporal and spatial scales in response to recent climate change. *Ecography* 36.
- Liu, C., G. Newell, and M. White. 2018. The effect of sample size on the accuracy of species distribution models: considering both presences and pseudo-absences or background sites.

Ecography.

- Lobo, J. M., and M. F. Tognelli. 2011. Exploring the effects of quantity and location of pseudo-absences and sampling biases on the performance of distribution models with limited point occurrence data. *Journal for Nature Conservation* 19:1–7.
- Loe, L. E., A. Mysterud, A. Stien, H. Steen, D. M. Evans, and G. Austrheim. 2007. Positive short-term effects of sheep grazing on the alpine avifauna. *Biology letters* 3:109–111.
- Loehle, C., and B. L. Li. 1996. Habitat destruction and the extinction debt revisited. *Ecological Applications*.
- Loison, A., J. M. Jullien, and P. Menaut. 1999. Relationship between chamois and isard survival and variation in global and local climate regimes: contrasting examples from the Alps and Pyrenees. *Ecological Bulletins* 47:126–136.
- Loison, A., and R. Langvatn. 1998. Short-and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia* 116:489–500.
- Longrich, N. R., T. Tokaryk, and D. J. Field. 2011. Mass extinction of birds at the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Lumaret, J. P., E. Galante, C. Lumbreras, J. Mena, M. Bertrand, J. L. Bernal, J. F. Cooper, N. Kadiri, and D. Crowe. 2006. Field Effects of Ivermectin Residues on Dung Beetles. *The Journal of Applied Ecology*.
- MacSween, J., S. J. Leroux, and K. D. Oakes. 2018. Cross-ecosystem effects of a large terrestrial herbivore on stream ecosystem functioning. *Oikos*:135–145.
- Maggini, R., A. Lehmann, M. Kéry, H. Schmid, M. Beniston, L. Jenni, and N. Zbinden. 2011. Are Swiss birds tracking climate change?. Detecting elevational shifts using response curve shapes. *Ecological Modelling* 222:21–32.
- Männel, T. T., K. Auerswald, and H. Schnyder. 2007. Altitudinal gradients of grassland carbon and nitrogen isotope composition are recorded in the hair of grazers. *Global Ecology and Biogeography*.
- Marin-Cudraz, T., B. Muffat-Joly, C. Novoa, P. Aubry, J. F. Desmet, M. Mahamoud-Issa, F. Nicolè, M. H. Van Niekerk, N. Mathevon, and F. Sèbe. 2019. Acoustic monitoring of rock ptarmigan: A multi-year comparison with point-count protocol. *Ecological Indicators*.
- Marjakangas, A., H. Rintamäki, and R. Hissa. 1984. Thermal responses in the Capercaillie *Tetrao urogallus* and the Black Grouse *Lyrurus tetrix* roosting in the snow. *Physiological Zoology*.
- Marlon, J. R., P. J. Bartlein, C. Carcaillet, D. G. Gavin, S. P. Harrison, P. E. Higuera, F. Joos, M. J. Power, and I. C. Prentice. 2008. Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia. *Nature Geoscience*.
- Martin, K. 2001. Wildlife in alpine and sub-alpine habitats. *Wildlife habitats and relationships in Oregon and*:285–310.
- Martin, K., and K. L. Wiebe. 2004. Coping mechanisms of alpine and arctic breeding birds: extreme weather and limitations to reproductive resilience. *Integr. Comp. Biol.* 44:177–185.
- Masoero, G., L. Maurino, A. Rolando, and D. Chamberlain. 2016. The effect of treeline proximity on predation pressure: an experiment with artificial nests along elevational gradients in the European Alps. *Bird Study*.
- Mason, T. H. E., F. Brivio, P. A. Stephens, M. Apollonio, and S. Grignolio. 2017. The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. *Behavioral Ecology* 28:908–918.

- Da Mata, R. A., R. Tidon, L. G. Côrtes, P. de Marco, and J. A. F. Diniz-Filho. 2010. Invasive and flexible: Niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). *Biological Invasions*.
- Mazier, F., D. Galop, M. J. Gaillard, C. Rendu, C. Cugny, A. Legaz, O. Peyron, and A. Buttler. 2009. Multidisciplinary approach to reconstructing local pastoral activities: An example from the Pyrenean Mountains (Pays Basque). *Holocene*.
- McCain, C. M. 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be “higher” in the tropics. *Ecology Letters*.
- McCormack, J. E., and T. B. Smith. 2008. Niche expansion leads to small-scale adaptive divergence along an elevation gradient in a medium-sized passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- McGill, B. J. 2019. The what, how and why of doing macroecology. *Global Ecology and Biogeography*.
- McGill, B. J., M. Dornelas, N. J. Gotelli, and A. E. Magurran. 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the anthropocene.
- McMahon, S. M., S. P. Harrison, W. S. Armbruster, P. J. Bartlein, C. M. Beale, M. E. Edwards, J. Kattge, G. Midgley, X. Morin, and I. C. Prentice. 2011. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity.
- McNaughton, S. J. 2006. *Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti*. *Ecological Monographs*.
- McNaughton, S. J., M. Oesterheld, D. A. Frank, and K. J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*.
- McShea, D. W., and R. N. Brandon. 2010. *Biology’s first law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems*. University of Chicago Press.
- McWilliam, A.-L. C., J. M. Roberts, O. M. R. Cabral, M. V. B. R. Leitao, A. C. L. De Costa, G. T. Maitelli, and C. A. G. P. Zamparoni. 1993. Leaf Area Index and Above-Ground Biomass of terra firme Rain Forest and Adjacent Clearings in Amazonia. *Functional Ecology*.
- Meichtry-Stier, K. S., J. Duplain, M. Lanz, B. Lugin, and S. Birrer. 2018. The importance of size, location, and vegetation composition of perennial fallows for farmland birds. *Ecology and Evolution*.
- Meller, K., M. Piha, A. V. Vähätalo, and A. Lehikoinen. 2018. A positive relationship between spring temperature and productivity in 20 songbird species in the boreal zone. *Oecologia*.
- Moorcroft, D., J. D. Wilson, and R. B. Bradbury. 2006. Diet of nestling Linnets *Carduelis cannabina* on lowland farmland before and after agricultural intensification. *Bird Study*.
- Moret, P., P. Muriel, R. Jaramillo, and O. Dangkes. 2019. Humboldt’s Tableau Physique revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116:12889–12894.
- Morgera, E. 2018. Dawn of a New Day: The Evolving Relationship between the Convention on Biological Diversity and International Human Rights Law. *Wake Forest L. Rev.* 53:691.
- Morueta-holme, N., K. Engemann, P. Sandoval-Acuña, J. D. Jonas, R. M. Segnitz, and J.-C. Svenning. 2015. Strong upslope shifts in Chimborazo’s vegetation over two centuries since Humboldt. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Mouillot, D., D. R. Bellwood, C. Baraloto, J. Chave, R. Galzin, M. Harmelin-Vivien, M. Kulbicki, S. Lavergne, S. Lavorel, N. Mouquet, C. E. T. Paine, J. Renaud, and W. Thuiller. 2013. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biology* 11.

- Nadeau, C. P., and M. C. Urban. 2019. Eco-evolution on the edge during climate change. *Ecography*:ecog.04404.
- Navarro, L. M., and H. M. Pereira. 2015. Rewilding abandoned landscapes in Europe. Page Rewilding European Landscapes.
- Newsome, S. D., K. Ralls, C. V. H. Job, M. L. Fogel, and B. L. Cypher. 2010. Stable isotopes evaluate exploitation of anthropogenic foods by the endangered San Joaquin kit fox (*Vulpes macrotis mutica*). *Journal of Mammalogy*.
- Newson, S. E., N. J. Moran, A. J. Musgrove, J. W. Pearce-Higgins, S. Gillings, P. W. Atkinson, R. Miller, M. J. Grantham, and S. R. Baillie. 2016. Long-term changes in the migration phenology of UK breeding birds detected by large-scale citizen science recording schemes. *Ibis*.
- Nice, C. C., M. L. Forister, J. G. Harrison, Z. Gompert, J. A. Fordyce, J. H. Thorne, D. P. Waetjen, and A. M. Shapiro. 2019. Extreme Heterogeneity of Population Response to Climatic Variation and the Limits of Prediction. *Global Change Biology*:1–10.
- Nichols, J. D., and B. K. Williams. 2006. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 21:668–673.
- Nogués-Bravo, D., M. B. Araujo, M. P. Errea, and J. P. Martinez-Rica. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change* 17:420–428.
- Norder, S. J. 2019. Alexander von Humboldt (1769-1859): Connecting geodiversity, biodiversity and society. *Journal of Biogeography*.
- Novoa, C., J. F. Desmet, J. F. Brenot, F. Muffat-Joly, M. Arvin-Bérod, J. Resseguier, and B. Tran. 2011. Demographic traits of two alpine populations of rock ptarmigan. Pages 267–280 in B. K. Sandercock, K. Martin, and G. Segelbacher, editors. *Conservation, and Management of Grouse. Studies in Avian Biology No. 39*. University California Press, Berkeley, California, USA.
- Oldroyd, B. P. 2007. What's Killing American Honey Bees? *PLoS Biology*.
- Oliphant, A. J., R. A. Spronken-Smith, A. P. Sturman, and I. F. Owens. 2003. Spatial Variability of Surface Radiation Fluxes in Mountainous Terrain. *Journal of Applied Meteorology*.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao, and K. R. Kassem. 2006. *Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth*. BioScience.
- Pace, N. R. 1997. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science*.
- Papuga, G., P. Gauthier, V. Pons, E. Farris, and J. D. Thompson. 2018. Ecological niche differentiation in peripheral populations: a comparative analysis of eleven Mediterranean plant species. *Ecography*.
- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*.
- Patsiou, T. S., E. Conti, S. Theodoridis, and C. F. Randin. 2017. The contribution of cold air pooling to the distribution of a rare and endemic plant of the Alps. *Plant Ecology and Diversity* 10:29–42.
- Pauli, H., M. Gottfried, S. Dullinger, O. Abdaladze, M. Akhalkatsi, J. L. B. Alonso, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, R. F. Calzado, D. Ghosn, J. I. Holten, R. Kanka, G. Kazakis, J. Kollar, P. Larsson, P. Moiseev, D. Moiseev, U. Molau, J. M. Mesa, L. Nagy, G. Pelino, M. Puscas, G. Rossi, A. Stanisci, A. O. Syverhuset, J.-P. Theurillat, M. Tomaselli, P. Unterluggauer, L. Villar, P. Vittoz, and G. Grabherr. 2012. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits:1–10.

- Payne, D., E. M. Spehn, M. Snethlage, and M. Fischer. 2017. Opportunities for research on mountain biodiversity under global change. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 29:40–47.
- Pearce-Higgins, J. W., S. M. Eglinton, B. Martay, and D. E. Chamberlain. 2015. Drivers of climate change impacts on bird communities. *Journal of Animal Ecology*.
- Pearman, P. B., A. Guisan, O. Broennimann, and C. F. Randin. 2008. Niche dynamics in space and time.
- Pecl, G. T., M. B. Araújo, J. D. Bell, J. Blanchard, T. C. Bonebrake, I. C. Chen, T. D. Clark, R. K. Colwell, F. Danielsen, B. Evengård, L. Falconi, S. Ferrier, S. Frusher, R. A. Garcia, R. B. Griffiths, A. J. Hobday, C. Janion-Scheepers, M. A. Jarzyna, S. Jennings, J. Lenoir, H. I. Linnetved, V. Y. Martin, P. C. McCormack, J. McDonald, N. J. Mitchell, T. Mustonen, J. M. Pandolfi, N. Pettorelli, E. Popova, S. A. Robinson, B. R. Scheffers, J. D. Shaw, C. J. B. Sorte, J. M. Strugnell, J. M. Sunday, M. N. Tuanmu, A. Vergés, C. Villanueva, T. Wernberg, E. Wapstra, and S. E. Williams. 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being.
- Pellissier, L., C. Albouy, J. Bascompte, N. Farwig, C. Graham, M. Loreau, M. A. Maglianesi, C. J. Melián, C. Pitteloud, T. Roslin, R. Rohr, S. Saavedra, W. Thuiller, G. Woodward, N. E. Zimmermann, and D. Gravel. 2018. Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*.
- Pellissier, L., K. A. Bråthen, P. Vittoz, N. G. Yoccoz, A. Dubuis, E. S. Meier, N. E. Zimmermann, C. F. Randin, W. Thuiller, L. Garraud, J. Van Es, and A. Guisan. 2013. Thermal niches are more conserved at cold than warm limits in arctic-alpine plant species. *Global Ecology and Biogeography* 22:933–941.
- Pepin, N., R. S. Bradley, H. F. Diaz, M. Baraer, E. B. Caceres, N. Forsythe, H. Fowler, G. Greenwood, M. Z. Hashmi, X. D. Liu, J. R. Miller, L. Ning, A. Ohmura, E. Palazzi, I. Rangwala, W. Schöner, I. Severskiy, M. Shahgedanova, M. B. Wang, S. N. Williamson, and D. Q. Yang. 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5:424–430.
- Pereira, H. M., and H. David Cooper. 2006. Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology and Evolution*.
- Pereira, H. M., P. W. Leadley, V. Proença, R. Alkemade, J. P. W. Scharlemann, J. F. Fernandez-Manjarrés, M. B. Araújo, P. Balvanera, R. Biggs, W. W. L. Cheung, L. Chini, H. D. Cooper, E. L. Gilman, S. Guénette, G. C. Hurtt, H. P. Huntington, G. M. Mace, T. Oberdorff, C. Revenga, P. Rodrigues, R. J. Scholes, U. R. Sumaila, and M. Walpole. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century.
- Péron, G., J. M. Gaillard, C. Barbraud, C. Bonenfant, A. Charmantier, R. Choquet, T. Coulson, V. Grosbois, A. Loison, G. Marzolin, N. Owen-Smith, D. Pardo, F. Plard, R. Pradel, C. Toïgo, and O. Gimenez. 2016. Evidence of reduced individual heterogeneity in adult survival of long-lived species. *Evolution* 70:2909–2914.
- Petchey, O. L., M. Pontarp, T. M. Massie, S. Kéfi, A. Ozgul, M. Weilenmann, G. M. Palamara, F. Altermatt, B. Matthews, J. M. Levine, D. Z. Childs, B. J. McGill, M. E. Schaepman, B. Schmid, P. Spaak, A. P. Beckerman, F. Pennekamp, and I. S. Pearse. 2015. The ecological forecast horizon, and examples of its uses and determinants. *Ecology Letters*.
- Pettorelli, N. 2013. The Normalized Difference Vegetation Index. Page The Normalized Difference Vegetation Index.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. Von Hardenberg, M. Festa-Bianchet, and S. D. Côté. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381–390.

- Pimm, S. L., P. Raven, A. Peterson, C. H. Sekercioglu, and P. R. Ehrlich. 2006. Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:10941–10946.
- Pocheville, A. 2015. The ecological niche: History and recent controversies. Page Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences.
- Pollock, L. J., W. Thuiller, and W. Jetz. 2017. Large conservation gains possible for global biodiversity facets. *Nature*.
- Popy, S., L. Bordignon, and R. Prodon. 2010. A weak upward elevational shift in the distributions of breeding birds in the Italian Alps. *Journal of Biogeography* 37:57–67.
- Possingham, H. P., S. J. Andelman, B. R. Noon, S. C. Trombulak, and H. R. Pulliam. 2000. Making Smart Conservation Decisions. *Research priorities for nature conservation*:1–18.
- Pounds, J., M. Fogden, and J. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611–615.
- Pradel, R. 2005. Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447.
- Princé, K., R. Lorrillière, M. Barbet-Massin, F. Léger, and F. Jiguet. 2015. Forecasting the effects of land use scenarios on farmland birds reveal a potential mitigation of climate change impacts. *PLoS ONE* 10:1–25.
- Prodon, R., P. Geniez, M. Cheylan, F. Devers, I. Chuine, and A. Besnard. 2017. A reversal of the shift towards earlier spring phenology in several Mediterranean reptiles and amphibians during the 1998–2013 warming slowdown. *Global Change Biology*.
- van Proosdij, A. S. J., M. S. M. Sosef, J. J. Wieringa, and N. Raes. 2016. Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography* 39:542–552.
- Pujol, B., S. Blanchet, A. Charmantier, E. Danchin, B. Facon, P. Marrot, F. Roux, I. Scotti, C. Teplitsky, C. E. Thomson, and I. Winney. 2018. The Missing Response to Selection in the Wild.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution.
- Purves, D., J. P. W. Scharlemann, M. Harfoot, T. Newbold, D. P. Tittensor, J. Hutton, and S. Emmott. 2013. Time to model all life on Earth. *Nature*.
- Purvis, A., and A. Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity.
- Qiao, H., A. T. Peterson, L. Ji, and J. Hu. 2017. Using data from related species to overcome spatial sampling bias and associated limitations in ecological niche modelling. *Methods in Ecology and Evolution*:1–9.
- Quintero, I., and W. Jetz. 2018. Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature* 555:246–250.
- R Development Core Team. 2016. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Randin, C. F., J. Paulsen, Y. Vitasse, C. Kollas, T. Wohlgemuth, N. E. Zimmermann, and C. Körner. 2013. Do the elevational limits of deciduous tree species match their thermal latitudinal limits? *Global Ecology and Biogeography*.
- Rangwala, I., and J. R. Miller. 2012. Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change*.

- Rauter, C. M., H. U. Reyer, and K. Bollmann. 2002. Selection through predation, snowfall and microclimate on nest-site preferences in the Water Pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis* 144:433–444.
- Regos, A., L. Gagne, D. Alcaraz-Segura, J. P. Honrado, and J. Domínguez. 2019. Effects of species traits and environmental predictors on performance and transferability of ecological niche models. *Scientific Reports*.
- Reid, J. M., E. M. Bignal, S. Bignal, D. I. McCracken, M. I. Bogdanova, and P. Monaghan. 2008. Investigating patterns and processes of demographic variation: Environmental correlates of pre-breeding survival in red-billed choughs *Pyrhcorax pyrrhcorax*. *Journal of Animal Ecology* 77:777–788.
- Reid, J. M., E. M. Bignal, S. Bignal, D. I. McCracken, and P. Monaghan. 2004. Identifying the demographic determinants of population growth rate: A case study of red-billed choughs *Pyrhcorax pyrrhcorax*. *Journal of Animal Ecology* 73:777–788.
- Reidsma, P., T. Tekelenburg, M. Van Den Berg, and R. Alkemade. 2006. Impacts of land-use change on biodiversity: An assessment of agricultural biodiversity in the European Union. Page Agriculture, Ecosystems and Environment.
- Resano-Mayor, J., Á. Fernández-Martín, S. Hernández-Gómez, I. Toranzo, A. España, J. A. Gil, M. de Gabriel, I. Roa-Álvarez, E. Strinella, K. A. Hobson, G. Heckel, and R. Arlettaz. 2017. Integrating genetic and stable isotope analyses to infer the population structure of the White-winged Snowfinch *Montifringilla nivalis* in Western Europe. *Journal of Ornithology*.
- Reznick, D. N., J. Losos, and J. Travis. 2019. From low to high gear: there has been a paradigm shift in our understanding of evolution.
- Rézouki, C., M. Tafani, A. Cohas, A. Loison, J. M. Gaillard, D. Allainé, and C. Bonenfant. 2016. Socially mediated effects of climate change decrease survival of hibernating Alpine marmots. *Journal of Animal Ecology* 85:761–773.
- Rhoden, C. M., W. E. Peterman, and C. A. Taylor. 2017. Maxent-directed field surveys identify new populations of narrowly endemic habitat specialists. *PeerJ* 5:e3632.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*.
- Ringelman, K. M., and C. K. Williams. 2018. *The American Black Duck: Three Decades of Science-Based Adaptive Management. Case Studies in the Environment*.
- Rinnhofer, L. J., N. Roura-Pascual, W. Arthofer, T. Dejaco, B. Thaler-Knoflach, G. A. Wachter, E. Christian, F. M. Steiner, and B. C. Schlick-Steiner. 2012. Iterative species distribution modelling and ground validation in endemism research: An Alpine jumping bristletail example. *Biodiversity and Conservation*.
- Rocchia, E., M. Luppi, O. Dondina, V. Orioli, and L. Bani. 2018. Can the effect of species ecological traits on birds' altitudinal changes differ between geographic areas? *Acta Oecologica*.
- Roderick, M. L. 1999. Estimating the diffuse component from daily and monthly measurements of global radiation. *Agricultural and Forest Meteorology*.
- Rolando, A., P. Laiolo, and M. Formica. 1997. A comparative analysis of the foraging behaviour of the Chough *Pyrhcorax pyrrhcorax* and the Alpine Chough *Pyrhcorax graculus* coexisting in the Alps. *Ibis* 139:461–467.
- Roux, P. C. I., R. Virtanen, R. K. Heikkinen, and M. Luoto. 2012. Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. *Ecography*.
- Rushing, C. S., J. A. Hostetler, S. T. Sillett, P. P. Marra, J. A. Rotenberg, and T. B. Ryder. 2017. Spatial and temporal drivers of avian population dynamics across the annual cycle 98:2837–2850.

- Rushing, C. S., T. B. Ryder, and P. P. Marra. 2016. Quantifying drivers of population dynamics for a migratory bird throughout the annual cycle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20152846.
- Sæther, B.-E., and Ø. Bakke. 2000. Avian Life History Variation and Contribution of Demographic Traits To the Population Growth Rate. *Ecology* 81:642–653.
- Sæther, B. E., R. Andersen, and H. C. Pedersen. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird an experimental manipulation of the cost of reproduction in the antarctic petrel, *Thalassoica antarctica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:147–150.
- 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. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science (New York, N.Y.)* 287:1770–1774.
- Saracco, J. F., D. F. Desante, R. B. Siegel, L. Helton, and S. L. Stock. 2019. Phenology and productivity in a montane bird assemblage : Trends and responses to elevation and climate variation:1–12.
- Sardet, E., C. Roesti, and Y. Braud. 2015. Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope éditions (collection cahier d'identification).
- Savage, J., and M. Vellend. 2015. Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. *Ecography*.
- Scheele, B. C., C. N. Foster, S. C. Banks, and D. B. Lindenmayer. 2017. Niche Contractions in Declining Species: Mechanisms and Consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 32:346–355.
- Scherrer, D., and C. Körner. 2010. Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*.
- Schurr, F. M., J. Pagel, J. S. Cabral, J. Groeneveld, O. Bykova, R. B. O'Hara, F. Hartig, W. D. Kissling, H. P. Linder, G. F. Midgley, B. Schröder, A. Singer, and N. E. Zimmermann. 2012a. How to understand species' niches and range dynamics: A demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography* 39:2146–2162.
- Schurr, F. M., J. Pagel, J. S. Cabral, J. Groeneveld, O. Bykova, R. B. O'Hara, F. Hartig, W. D. Kissling, H. P. Linder, G. F. Midgley, B. Schröder, A. Singer, and N. E. Zimmermann. 2012b. How to understand species' niches and range dynamics: A demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography*.
- Scridel, D., M. Brambilla, K. Martin, A. Lehtikoinen, A. Iemma, A. Matteo, S. Jähnig, E. Caprio, G. Bogliani, P. Pedrini, A. Rolando, R. Arlettaz, and D. Chamberlain. 2018. A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations.
- Seed, A., N. Emery, and N. Clayton. 2009. Intelligence in Corvids and Apes : A Case of Convergent Evolution ? *Ethology* 115:401–420.
- Şekercioğlu, çağın H., R. B. Primack, and J. Wormworth. 2012. The effects of climate change on tropical birds.
- Sepkoski, J. J. 1998. Rates of speciation in the fossil record. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Shik, J. Z., X. Arnan, C. S. Oms, X. Cerdá, and R. Boulay. 2019. Evidence for locally adaptive metabolic rates among ant populations along an elevational gradient. *Journal of Animal Ecology*:1–10.
- Sibly, R. M., and J. Hone. 2002. Population growth rate and its determinants: An overview.

- Sillett, T. S., and R. T. Holmes. 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71:296–308.
- Silvertown, J. 2009. A new dawn for citizen science.
- Simberloff, D., J. L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. García-Berthou, M. Pascal, P. Pyšek, R. Sousa, E. Tabacchi, and M. Vilà. 2013. Impacts of biological invasions: What's what and the way forward.
- Simon A. Levin. 1974. Dispersion and Population Interactions. *The American Naturalist*.
- Singer, M. C., and C. D. Thomas. 2002. Evolutionary Responses of a Butterfly Metapopulation to Human- and Climate-Caused Environmental Variation. *The American Naturalist*.
- Singh, N. J., N. G. Yoccoz, Y. V. Bhatnagar, and J. L. Fox. 2009. Using habitat suitability models to sample rare species in high-altitude ecosystems: A case study with Tibetan argali. *Biodiversity and Conservation* 18:2893–2908.
- Smith, M. R., G. M. Singh, D. Mozaffarian, and S. S. Myers. 2015. Effects of decreases of animal pollinators on human nutrition and global health: A modelling analysis. *The Lancet* 386:1964–1972.
- Smith, S. E., R. D. Gregory, B. J. Anderson, and C. D. Thomas. 2013. The past, present and potential future distributions of cold-adapted bird species. *Diversity and Distributions* 19:352–362.
- Soberon, J., and B. Arroyo-Peña. 2017. Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLoS ONE*.
- Soberon, J., and A. T. Peterson. 2015. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*.
- Socolar, J. B., P. N. Epanchin, S. R. Beissinger, and M. W. Tingley. 2017. Phenological shifts conserve thermal niches in North American birds and reshape expectations for climate-driven range shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Sofaer, H. R., and C. S. Jarnevich. 2017. Accounting for sampling patterns reverses the relative importance of trade and climate for the global sharing of exotic plants. *Global Ecology and Biogeography*.
- Sofaer, H. R., C. S. Jarnevich, and C. H. Flather. 2018. Misleading prioritizations from modelling range shifts under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 27:658–666.
- La Sorte, F. A., and W. Jetz. 2010. Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- La Sorte, F. A., M. L. Tien, H. Wilman, and W. Jetz. 2009. Disparities between observed and predicted impacts of climate change on winter bird assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Soulé, M. E. 1983. What do we really know about extinction? *Page Genetics and conservation*.
- Spehn, E. M., and C. Körner. 2005. *Global Mountain Biodiversity Assessment*. Assessment.
- Spehn, E. M., and C. Körner. 2009. Data mining for global trends in mountain biodiversity. *Page Data Mining for Global Trends in Mountain Biodiversity*.
- Sponheimer, M., T. Robinson, L. Ayliffe, B. Passey, B. Roeder, L. Shipley, E. Lopez, T. Cerling, D. Dearing, and J. Ehleringer. 2003. An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores. *Canadian Journal of Zoology*.
- Steinbauer, M. J., R. Field, J. A. Grytnes, P. Trigas, C. Ah-Peng, F. Attorre, H. J. B. Birks, P. A. V. Borges, P. Cardoso, C. H. Chou, M. De Sanctis, M. M. de Sequeira, M. C. Duarte, R. B. Elias, J.

- M. Fernández-Palacios, R. Gabriel, R. E. Gereau, R. G. Gillespie, J. Greimler, D. E. V. Harter, T. J. Huang, S. D. H. Irl, D. Jeanmonod, A. Jentsch, A. S. Jump, C. Kueffer, S. Nogué, R. Otto, J. Price, M. M. Romeiras, D. Strasberg, T. Stuessy, J. C. Svenning, O. R. Vetaas, and C. Beierkuhnlein. 2016. Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography* 25:1097–1107.
- Steinbauer, M. J., J. A. Grytnes, G. Jurasinski, A. Kulonen, J. Lenoir, H. Pauli, C. Rixen, M. Winkler, M. Bardy-Durchhalter, E. Barni, A. D. Bjorkman, F. T. Breiner, S. Burg, P. Czortek, M. A. Dawes, A. Delimat, S. Dullinger, B. Erschbamer, V. A. Felde, O. Fernández-Arberas, K. F. Fossheim, D. Gómez-García, D. Georges, E. T. Grindrud, S. Haider, S. V. Haugum, H. Henriksen, M. J. Herreros, B. Jaroszewicz, F. Jaroszynska, R. Kanka, J. Kapfer, K. Klanderud, I. Kühn, A. Lamprecht, M. Matteodo, U. M. Di Cella, S. Normand, A. Odland, S. L. Olsen, S. Palacio, M. Petey, V. Piscová, B. Sedlakova, K. Steinbauer, V. Stöckli, J. C. Svenning, G. Teppa, J. P. Theurillat, P. Vittoz, S. J. Woodin, N. E. Zimmermann, and S. Wipf. 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature* 556:231–234.
- Stephens, P. A., I. L. Boyd, J. M. McNamara, and A. I. Houston. 2009. Capital breeding and income breeding: Their meaning, measurement, and worth. *Ecology*.
- Stephens, P. A., L. R. Mason, R. E. Green, R. D. Gregory, J. R. Sauer, J. Alison, A. Aunins, and L. Brotons. 2016. Consistent response of bird populations to climate change on two continents. *Science (New York, N.Y.)* 352:84–87.
- Stirling, D. A., P. Boulcott, B. E. Scott, and P. J. Wright. 2016. Using verified species distribution models to inform the conservation of a rare marine species. *Diversity and Distributions* 22:808–822.
- Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, and P. M. Midgley. 2013a. IPCC, 2013: Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press.
- Stocker, T. F., D. Qin, G. K. Plattner, M. M. B. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, and P. M. Midgley. 2013b. Climate change 2013 the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Page Climate Change 2013 the Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Stratégie nationale de recherche - France Europe 2020. (n.d.). .
- Sunday, J. M., A. E. Bates, and N. K. Dulvy. 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change* 2:686–690.
- Suttle, K. B., M. A. Thomsen, and M. E. Power. 2007. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science*.
- Swanson, D. L., and F. Vézina. 2015. Environmental, ecological and mechanistic drivers of avian seasonal metabolic flexibility in response to cold winters. *Journal of Ornithology* 156:377–388.
- Tavecchia, G., A. Sanz-aguilar, and Belinda Cannell. 2016a. Modelling survival and breeding dispersal to unobservable nest sites. *Wildlife Research*.
- Tavecchia, G., S. Tenan, R. Pradel, J. M. Igual, M. Genovart, and D. Oro. 2016b. Climate-driven vital rates do not always mean climate-driven population. *Global Change Biology* 22:3960–3966.
- Theobald, E. J., H. Gabrielyan, and J. HilleRisLambers. 2016. Lilies at the limit: Variation in plant-pollinator interactions across an elevational range. *American Journal of Botany*.
- Thompson, S. K. 1990. Adaptive cluster sampling. *Journal of the American Statistical Association* 85:1050–1059.

- Thorsten Elfstrom, S. 1990. Individual and species-specific song patterns of rock and meadow pipits: Physical characteristics and experiments. *Bioacoustics*.
- Thuiller, W., M. Guéguen, M. Bison, A. Duparc, M. Garel, A. Loison, J. Renaud, and G. Poggiato. 2018. Combining point-process and landscape vegetation models to predict large herbivore distributions in space and time—A case study of *Rupicapra rupicapra*. *Diversity and Distributions* 24:352–362.
- Thuiller, W., M. Guéguen, J. Renaud, D. N. Karger, and N. E. Zimmermann. 2019. Uncertainty in ensembles of global biodiversity scenarios. *Nature Communications*.
- Thuiller, W., S. Lavergne, C. Roquet, I. Boulangeat, B. Lafourcade, and M. B. Araujo. 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* 470:531–534.
- Tilman, D., R. May, C. Lehman, and M. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65.
- Tingley, M. W., and S. R. Beissinger. 2013. Cryptic loss of montane avian richness and high community turnover over 100 years. *Ecology*.
- Tingley, M. W., W. B. Monahan, S. R. Beissinger, and C. Moritz. 2009. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Tonn, B., I. Porath, F. A. Lattanzi, and J. Isselstein. 2019. Urine effects on grass and legume nitrogen isotopic composition: Pronounced short-term dynamics of $\delta^{15}\text{N}$. *PLoS ONE*.
- Townsend Peterson, A., A. G. Navarro-Sigüenza, E. Martínez-Meyer, A. P. Cuervo-Robayo, H. Berlanga, and J. Soberón. 2015. Twentieth century turnover of Mexican endemic avifaunas: Landscape change versus climate drivers. *Science Advances*.
- Tscharntke, T. 1995. Insect Communities, Grasses, and Grasslands. *Annual Review of Entomology*.
- Tsiafouli, M. A., E. Thébault, S. P. Sgardelis, P. C. de Ruiter, W. H. van der Putten, K. Birkhofer, L. Hemerik, F. T. de Vries, R. D. Bardgett, M. V. Brady, L. Bjornlund, H. B. Jørgensen, S. Christensen, T. D. Hertefeldt, S. Hotes, W. H. Gera Hol, J. Frouz, M. Liiri, S. R. Mortimer, H. Setälä, J. Tzanopoulos, K. Uteseny, V. Pižl, J. Stary, V. Wolters, and K. Hedlund. 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biology*.
- Urban, M. C. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science*.
- Urban, M. C., G. Bocedi, A. P. Hendry, J. B. Mihoub, G. Pe'er, A. Singer, J. R. Bridle, L. G. Crozier, L. De Meester, W. Godsoe, A. Gonzalez, J. J. Hellmann, R. D. Holt, A. Huth, K. Johst, C. B. Krug, P. W. Leadley, S. C. F. Palmer, J. H. Pantel, A. Schmitz, P. A. Zollner, and J. M. J. Travis. 2016. Improving the forecast for biodiversity under climate change.
- Vallino, C., E. Caprio, F. Genco, D. Chamberlain, C. Palestrini, A. Roggero, M. Bocca, and A. Rolando. 2019. Behavioural responses to human disturbance in an alpine bird. *Journal of Ornithology*.
- Verdú, J. R., V. Cortez, J. Martinez-Pinna, A. J. Ortiz, J. P. Lumaret, J. M. Lobo, F. Sánchez-Piñero, and C. Numa. 2018. First assessment of the comparative toxicity of ivermectin and moxidectin in adult dung beetles: Sub-lethal symptoms and pre-lethal consequences. *Scientific Reports*.
- Verhulst, S., and H. M. Salomons. 2004. Why fight? Socially dominant jackdaws, *Corvus monedula*, have low fitness. *Animal Behaviour* 68:777–783.
- Vionnet, V., E. Brun, S. Morin, A. Boone, S. Faroux, P. Le Moigne, E. Martin, J. M. Willemet, V. Vionnet, E. Brun, S. Morin, A. Boone, and S. Faroux. 2012. The detailed snowpack scheme Crocus and its implementation in SURFEX v7. 2. *Geoscientific model development* 5:773–791.
- Virkkala, R. 2016. Long-term decline of southern boreal forest birds: consequence of habitat alteration

- or climate change? *Biodiversity and Conservation* 25.
- Virkkala, R., and A. Lehikoinen. 2017. Birds on the move in the face of climate change: High species turnover in northern Europe. *Ecology and Evolution*.
- Vitasse, Y., G. Hoch, C. F. Randin, A. Lenz, C. Kollas, and C. Körner. 2012. Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps. *Journal of Biogeography*.
- Vitasse, Y., M. Rebetez, G. Filippa, E. Cremonese, G. Klein, and C. Rixen. 2017. 'Hearing' alpine plants growing after snowmelt: ultrasonic snow sensors provide long-term series of alpine plant phenology. *International Journal of Biometeorology* 61:349–361.
- Voríšek, P., F. Jiguet, A. van Strien, J. Škorpilová, A. Klvaňová, and R. D. Gregory. 2010. Trends in abundance and biomass of widespread European farmland birds: how much have we lost? *BOU Proceedings – Lowland Farmland Birds III*.
- Wann, G. T., C. L. Aldridge, A. E. Seglund, S. J. Oyler-McCance, B. C. Kondratieff, and C. E. Braun. 2019. Mismatches between breeding phenology and resource abundance of resident alpine ptarmigan negatively affect chick survival. *Ecology and Evolution*.
- Weir, J. T., and D. Schluter. 2004. Ice sheets promote speciation in boreal birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Wen, Z., Y. Wu, D. Ge, J. Cheng, Y. Chang, Z. Yang, L. Xia, and Q. Yang. 2017. Heterogeneous distributional responses to climate warming: Evidence from rodents along a subtropical elevational gradient. *BMC Ecology*.
- White, C. 2005a. Hunters ring dinner bell for ravens: experimental evidence of a unique foraging strategy 86:1057–1060.
- White, C. 2005b. Hunters ring dinner bell for ravens: Experimental evidence of a unique foraging strategy. *Ecology*.
- White, K. S., G. W. Pendleton, D. Crowley, H. J. Griese, K. J. Hundertmark, T. McDonough, L. Nichols, M. Robus, C. A. Smith, and J. W. Schoen. 2011. Mountain goat survival in coastal Alaska: Effects of age, sex, and climate. *Journal of Wildlife Management* 75:1731–1744.
- Williams, G. C. 1966. Natural Selection, the Cost of Reproduction, and Refinement of Lack's Principle. *American naturalist* 100:687–690.
- Williams, J. N., C. Seo, J. Thorne, J. K. Nelson, S. Erwin, J. M. O'Brien, and M. W. Schwartz. 2009. Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions* 15:565–576.
- Wilson, R. S., R. S. James, and I. A. Johnston. 2000. Thermal acclimation of locomotor performance in tadpoles and adults of the aquatic frog *Xenopus laevis*. *Journal of Comparative Physiology - B Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*.
- Wisz, M. S., R. J. Hijmans, J. Li, A. T. Peterson, C. H. Graham, A. Guisan, J. Elith, M. Dudík, S. Ferrier, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, L. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. E. Williams, and N. E. Zimmermann. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14:763–773.
- Wisz, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J. A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M. C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup, and J. C. Svenning. 2013. The role of biotic interactions

- in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*.
- Wood, B. M., H. Pontzer, D. A. Raichlen, and F. W. Marlowe. 2014. Mutualism and manipulation in Hadza-honeyguide interactions. *Evolution and Human Behavior*.
- Wright, D. H. 1983. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*.
- Wright, D. H., D. J. Currie, and B. A. Maurer. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*.
- Yackulic, C. B., J. D. Nichols, J. Reid, and R. Der. 2015. To predict the niche, model colonization and extinction. *Ecology* 96:16–23.
- Yoccoz, N. G., A. Delestrade, and A. Loison. 2010. Impact of climatic change on alpine ecosystems: inference and prediction. *Revue de géographie alpine* 98.
- Yoccoz, N., J. Nichols, and T. Boulinier. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 16:446–453.
- Yu, H., E. Luedeling, and J. Xu. 2010. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:22151–22156.
- Zhang, Y., L. Li, L. Liu, H. Zhang, B. Zhang, B. Paudel, S. Li, Z. Wang, M. Ding, and J. Wu. 2018. Current challenges in distinguishing climatic and anthropogenic contributions to alpine grassland variation on the Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution* 8:5949–5963.
- Zuloaga, J., and J. T. Kerr. 2017. Over the top: do thermal barriers along elevation gradients limit biotic similarity? *Ecography*.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, and C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1:3–14.
- de Zwaan, D. R., S. A. Trefry, and K. Martin. 2018. Efficiency and fitness consequences of two trapping methods for recapturing ground-nesting songbirds. *Journal of Field Ornithology*.

RÉSUMÉ

Les massifs montagneux sont exposés aux changements de climat et d'usage des sols. Mon objectif général est d'identifier et de quantifier le rôle respectif de la température, de la structure de la végétation, et des activités d'élevage, sur la communauté d'oiseaux des milieux ouverts d'altitude. Dans cette thèse, je démontre que (1) la ressource, la température et la structure de l'habitat influent fortement sur la communauté (sur la base de 1100 points d'écoute, Alpes et Pyrénées) (2) la saisonnalité influe sur la survie des individus de Chocard à bec jaune *Pyrrhocorax graculus*, et les hivers chaud ont un effet négatif sur la survie des femelles adultes au printemps (3) les oiseaux communs des pelouses sont capables d'adapter leur régime alimentaire en fonction de l'intensité du pâturage sur leur territoire (4) une méthode d'échantillonnage préférentielle est efficace pour trouver de nouveaux territoires occupés par des espèces rares et/ou peu accessibles.

MOTS CLÉS

Biodiversité, usages des sols, changements climatiques, sciences participatives, écologie alpine, échantillonnage

ABSTRACT

Mountain massif are exposed to the evolution of climate and land use. My main objective is to identify and quantify the respective effects of temperature, vegetation structure, livestock grazing, on alpine and mountain bird community. In this manuscript, I show that (1) Primary productivity, temperature and habitat structure all influence the bird community (based on 1100 point counts, Alps and Pyrenees) (2) seasonality influences individual survival in alpine chough *Pyrrhocorax graculus*, and warm winters have a negative effect on spring survival in adult females (3) common meadow birds adapt their diet along a grazing intensity gradient (4) adaptive niche based sampling can increase ability to find new presence locations for rare and inaccessible species.

KEYWORDS

Biodiversity, land use, climate change, citizen sciences, alpine ecology, sampling