



HAL
open science

Efficacité des aires protégées : la pierre angulaire de la conservation de la biodiversité permet-elle réellement de protéger la nature ?

Victor Cazalis

► To cite this version:

Victor Cazalis. Efficacité des aires protégées : la pierre angulaire de la conservation de la biodiversité permet-elle réellement de protéger la nature ?. Sciences agricoles. Université Montpellier, 2020. Français. NNT : 2020MONTG019 . tel-03145337

HAL Id: tel-03145337

<https://theses.hal.science/tel-03145337v1>

Submitted on 18 Feb 2021

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 POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie et Biodiversité

Ecole doctorale GAIA

Unité de recherche : Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE, UMR 5175)

Efficacité des aires protégées : La pierre angulaire de la conservation de la biodiversité permet-elle réellement de protéger la nature ?

Présentée par Victor CAZALIS

Le 9 Novembre 2020

Sous la direction de Ana S.L. RODRIGUES

Devant le jury composé de

Sandrine PAVOINE, Maîtresse de Conférences, Muséum National d'Histoire Naturelle (CESCO) – Paris

Wilfried THULLER, Directeur de Recherche CNRS, Université Grenoble Alpes (LECA) – Grenoble

Christine MEYNARD, Chargée de Recherche INRAE, Université de Montpellier (CBGP) – Montpellier-sur-Lez

Laurent GODET, Directeur de Recherche CNRS, Université de Nantes (LETG) – Nantes

Ana S.L. RODRIGUES, Directrice de Recherche CNRS, Université de Montpellier (CEFE) – Montpellier

Rapportrice

Rapporteur

Examinatrice

Examineur
(Président de jury)

Directrice de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

"Pour reconnaître et respecter la part sauvage du monde, y compris dans ses manifestations les plus quotidiennes, il faut l'envisager d'emblée dans sa plus grande altérité. Il faut imaginer les échos du cerf qui brame dans le soir tombant sur les bois de la forêt de Białowieża, les nuées de grues cendrées remontant vers le nord, le vol d'un aigle royal au-dessus du massif des Ecrins. Il faut avoir vu cela, ne serait-ce qu'en pensée, ne serait-ce qu'en rêve, pour ne pas se laisser convaincre par ceux qui assurent que la nature est morte et que le mieux qu'il nous reste à faire, pour nous et pour la planète, serait de jardiner intelligemment un monde devenu totalement nôtre."

Virginie Maris, La part sauvage du Monde, Editions du Seuil

Remerciements

Quelles chances d'avoir vécu ces trois ans de thèse! Je mets volontairement au pluriel parce qu'il a fallu plusieurs chances alignées pour me permettre cette belle expérience : la chance d'être là, la chance d'avoir cheminé jusqu'à la thèse, la chance d'avoir un travail quotidien passionnant avec un encadrement exceptionnel et la chance d'être bien entouré.

Avant de remercier les personnes qui m'ont aidé ou soutenu pendant ma thèse, j'aimerais remercier celles qui, petit à petit, m'ont mis sur la voie de la recherche et de la conservation de la biodiversité. En premier lieu, cela concerne les personnes qui m'ont initié à la nature et aux problématiques écologiques depuis les Cévennes. Bien sûr, il y a mes parents qui m'ont fait grandir dans cet endroit merveilleux, m'ont fait rencontrer la montagne et la mer, ont aiguisé ma curiosité et m'ont toujours soutenu dans mes projets, avec une confiance certaine et inconditionnelle. Il y a également tou-te-s les voisin-e-s et ami-e-s qui ont toujours pris le temps de discuter avec moi et ont fait germer dans ma tête les préoccupations écologistes. Je pense en particulier à mon voisin Andréas Johnes, philosophe à ses heures perdues, qui m'a bien fait grandir. Une fois que cette graine écologiste avait germé et qu'un arbre avait commencé à pousser dans ma tête, ce sont des oiseaux qui sont venus s'y percher. Grâce à mes belles rencontres au COGard, j'ai pu apprendre à les observer et les comprendre. Je tiens particulièrement à remercier Elisabeth et Roger Védère pour m'avoir initié avec tant de bienveillance, et les ami-e-s du groupe Atlas avec qui j'ai vécu cette folle aventure de rédaction qui m'a tant appris.

Ma curiosité a particulièrement été fertilisée par les dizaines d'enseignant-e-s que j'ai croisé-e-s au cours de ma scolarité, de la maternelle au Master, et que je souhaite remercier ici chaleureusement. Bien que toutes et tous mériteraient des remerciements individuels pour leurs efforts (oui, même Madame Papon qui m'a fait faire du lancer de poids au collège), c'est Dominique Chirpaz que je souhaite remercier en particulier pour cette année de Terminale S extrêmement stimulante et pour tous les projets qui ont suivi. C'est notamment grâce à elle que j'ai pu découvrir le monde de la recherche par le biais d'un petit stage avec Vincent Devictor, qui a eu la gentillesse de prendre une semaine de son temps pour me raconter en quoi consistait son travail et me donner le goût de la recherche et de la liberté et créativité qu'elle implique, un goût qui ne m'a pas quitté depuis. Enfin, je souhaite remercier mes différents encadrant-e-s de stage, grâce à qui ce goût de la recherche a grandi, d'abord en Suède avec Susanne Åkesson et Mihaela Ilieva, ensuite à Montpellier avec Pierrick Devoucoux et Aurélien Besnard, puis en Ariège avec Kirsten Henderson et Michel Loreau.

Le plus volumineux et important de mes remerciements va à la personne qui m'a offert l'opportunité de passer trois années passionnantes, durant lesquelles je me suis levé chaque matin avec enthousiasme : Ana. Je me sens extrêmement chanceux d'avoir pu travailler avec toi et je pense honnêtement que je n'aurais pu rêver d'une meilleure direction de thèse. J'ai énormément appris durant ces trois années grâce à toi et c'est uniquement parce que tu m'as accordé beaucoup de temps que j'ai pu profiter autant de ton savoir et savoir-faire. Merci pour l'équilibre parfait entre la présence constante que tu m'as assurée et l'immense liberté que tu m'as laissée. Merci d'avoir pris le temps de discuter longuement à chaque fois que j'en avais besoin, que ce soit en lien avec la thèse ou des questions plus larges sur le monde de la recherche, la communication ou

de la conservation. Merci surtout pour l'humanité dont tu fais preuve au quotidien, qui participe beaucoup au sentiment de bienveillance qui règne au troisième étage, qui fait chaud au cœur et qui témoigne de ta grande générosité. J'ai, pour tout ça, une immense gratitude envers toi, qui ne me quittera pas de sitôt.

Mon travail a été largement enrichi par des collaborations avec d'autres chercheur·se·s qui m'ont beaucoup aidé et appris. J'aimerais particulièrement remercier Karine Princé et Jean-Baptiste Mihoub pour les nombreuses discussions scientifiques, Stuart Butchart pour avoir partagé ses connaissances de terrain sur les forêts tropicales, Sean Maxwell et James Watson pour l'invitation à collaborer sur un projet captivant, et Anne-Caroline Prévot pour m'avoir suivi et accompagné avec tant de bienveillance sur le projet en Psychologie de la Conservation. Merci également aux trois brillant·e·s stagiaires que j'ai eu la chance d'encadrer : Théo Daön, Aminetou Ciré et Loïse Huot. Travailler avec vous a été une riche expérience humaine et scientifique.

Au quotidien, je dois principalement mon bien-être dans les locaux du CEFÉ aux habitants du troisième étage grâce à qui je me suis rapidement senti chez moi et avec qui j'ai partagé de très bons repas et goûters! Merci en particulier à Anne Charpentier pour sa bonne humeur constante et pour ses récits exaltés sur le Brexit ou les oiseaux de son jardin. Je réserve d'ores et déjà ma place au premier rang si tu montes un jour un One-woman Show. Merci également à Ana pour l'ambiance collective et distrayante qu'elle insuffle à cet étage. Merci à mes différent·e·s co-bureaux pour tous les moments partagés et votre bonne humeur quotidienne (Agathe, Anne-Sophie, Camille A., Camille V., Charlotte, Elodie, Estelle, Morgane, Nadège, Pauline et Rémi). Merci également aux autres membres de l'équipe pour leur gentillesse et les moments de partage autour d'un pique-nique, d'une glace ou sur un canoé (et parfois dessous) : Aurélie, Benjamin, Jean-Louis, João, Joe, Manon, Marie-Morgane, Nicolas, Olivier, Simon B., Simon C., Yves, et toutes celles et ceux qui sont passé·e·s par l'équipe. Merci également aux membres de l'équipe NCS pour la totalité des repas à la cantine et merci de nous avoir acceptés, mon inculture et moi, lors de vos discussions philosophiques qui m'ont beaucoup appris. Merci en particulier à Antoine, Clara, Clémence, Edouard, Kathrin, Marine et Virginie M. pour leur présence amicale et enjouée. Enfin, merci à Paul Isenmann pour sa présence chaleureuse et à Jean-Yves Barnagaud pour les longues discussions et les sorties ornithos.

J'aimerais maintenant remercier celles et ceux dont le travail permet de créer un environnement professionnel dans lequel nous nous sentons bien. Merci donc au personnel d'entretien et de ménage qui nous permet d'arriver chaque matin dans des locaux propres et fonctionnels, au personnel administratif qui nous assiste sur de nombreuses tâches, au service informatique pour leur soutien technique et au personnel de la cantine qui nous propose chaque jour une offre variée de grande qualité. Merci enfin à celles et ceux qui s'investissent dans le collectif du labo, en particulier à Marie-Laure Navas pour toute l'énergie qu'elle met dans la direction du CEFÉ.

Pour terminer les remerciements professionnels, je souhaite remercier chaleureusement les membres de mon comité de suivi individuel, dont le regard extérieur a été précieux : Aurélie Célérier, Vincent Devictor et Clélia Sirami. Un grand merci également aux membres du jury pour avoir accepté d'évaluer mon travail. Enfin merci à celles et ceux qui m'ont aidé à finaliser ma thèse par de la relecture ou de l'aide à la mise en page : Alexis, Anne-Sophie, Gilles, Jean-Yves, João, Karine, Laure, Marie-Morgane, Noëlle, papa, et mon expert LaTeX : Rémi.

J'ai également eu la chance, durant ces trois ans, de trouver source de réconfort, d'énergie et de divertissement auprès de mon entourage. J'aimerais ainsi sincèrement remercier les membres de ma famille pour leur présence permanente au cours de ces trois années, et plus généralement dans ma vie. Merci donc à ma mère, à mon père, à ma sœur et à mon frère, mais également au reste de la famille. L'arrivée sur Terre de ma nièce, deux mois après le début de ma thèse, fut une nouvelle source de joie et c'est un régale de la voir grandir et s'épanouir. Enfin, je tiens à remercier ma tante Catherine pour m'avoir permis deux évasions merveilleuses dans le Queyras, lieu ressourçant au possible!

J'ai également eu la chance d'être extrêmement bien entouré amicalement et notamment grâce à de très belles rencontres via le CEFÉ, que j'espère garder longtemps. En premier lieu, j'aimerais adresser un merci gros comme le Vignemale à Rémi et Alexis chez qui j'ai passé tant d'après-midis et de soirées à vider leurs placards, à jouer à Scythe ou à vanter nos exploits de tennis. Merci de m'avoir invité trois fois à Cauterets pour profiter de l'air de la montagne et de la fondue! C'était une sacrée chance de vous avoir à mes côtés, ma vie montpelliéraine aurait été bien différente sans vous. Merci Laure pour ton dynamisme et ton humanité, pour la découverte de la force basque et du bushti-bushti et cette semaine de rêve dans le pays où je me fais appeler Bittor! J'espère avoir le privilège de t'avoir dans mon entourage encore longtemps. Merci à Thomas pour les bobuns et les chouettes moments partagés avec la bande! Merci à Anne-Sophie pour son amitié, ses histoires à transporter des valises dans une brouette, nos visio de trois heures et ce superbe voyage au Portugal! Merci à toi ainsi qu'à Sylvain et Octavio pour l'organisation des banquets fastueux qui m'ont permis d'avoir une impression de vie mondaine! C'est grâce à cette vie mondaine que j'ai pu rencontrer Iris et Matthias avec qui j'ai partagé de très bons moments, notamment en fin de thèse en mangeant une glace ou un bimbimbap! Enfin, merci à Antoine pour ton humour, les sorties champignons et le partage de glaces, une belle passion commune.

Ma vie à Montpellier a été grandement enrichie par les personnes avec qui j'ai vécu et partagé tant de burratas, de discussions, de moments de joie, dans cette chouette maison des Arceaux. Avec David, j'ai été ravi de découvrir la saucisse à l'huile aveyronnaise pour un apéro toujours plus gras! Avec Ondine, je me souviens d'avoir gardé trois « crapauds » pendant que David courait dans la boue, merci de t'être tordu la cheville, je n'y serais pas arrivé seul! Je me souviendrai des séances de vaisselle ou de ménage avec Raphaël en chantant « Strike the viol » de Henry Purcell. Avec Claire, je garde en mémoire les belles dégustations de vin, mais aussi le fait non anodin d'avoir partagé la grossesse du petit Léo, qui est depuis devenu mon filleul adoré! Avec Thomas, je me souviens des projets bricolages un peu délirants, comme le fait d'aller chercher une cuve de 1000L à pied à l'autre bout de Montpellier, « au moins on s'en souviendra » argumenta-t-il. Merci à Pauline, de m'avoir fait voir le monde de façon complètement Bojangles, nourri par les comédies musicales et les soirées à danser le lindy hop ou les claquettes. Un merci très particulier aux quatre colocataires avec qui j'ai terminé cette thèse et avec qui j'ai passé le confinement, notamment pour m'avoir nourri d'autant de bonnes choses, tel un poussin de coucou! Merci à Bastien pour... pour la bouffe évidemment, du marron suisse au cidre maison et aux beignets de courgette, toujours un plaisir à partager avec toi! Merci à Adrien pour ta gentillesse et bienveillance et pour le partage de la passion du jeu, en particulier pour nos sessions de détectives d'Antarès, confinés dans le salon. Merci à Justine pour avoir suivi ou proposé les projets chronophages du dimanche, de la construction d'une table d'extérieur ou d'un meuble à légumes, au tamisage méticuleux

d'une farine mitée, à la confection de kilos de lasagnes, ou à la fabrication d'un twister maison, toujours dans la bonne humeur! Enfin merci à Marion pour sa pugnacité au palet breton, pour son empathie, et pour avoir rythmé chaque matin du confinement d'un grave et éraillé « Coucou » en grenouillère. Je n'ai malheureusement pas vécu avec eux mais merci à Alex et Marie, une de mes rencontres les plus décoiffantes de ces trois ans, merci pour la musique, pour les échanges pendant le confinement et pour la leçon constante de joie de vivre.

Au-delà des murs du CEFÉ et de ma maison, j'aimerais remercier mes ami-e-s de longue date. Eve pour son soutien permanent, les longues discussions autour d'un thé et d'un chat ne sachant pas ronronner sans baver. Merci également pour ce chouette voyage à Paris, où nous avons fait une boulimie de culture juste avant que notre grand âge implique que nous ayons à payer les musées. Merci à mon acolyte musicien Maël, pour son imagination débordante et toutes les aventures que l'on a vécu : de voyage en vélo en émission de fausse-radio ou en concert privé autour d'une galette ou d'une vieille tante. Vivement les prochaines! Merci à Dimitri et Gretel pour les discussions, pour vos visites et pour ce nouvel an dans le Douro! Merci également à Sarah pour tout l'impact positif que tu as eu sur moi ces douze dernières années (aïe, ça fait mal!) et pour les chouettes moments passés ensemble durant ma thèse. Merci à Camille qui, pendant que j'ai écrit 200 pages de blabla (dont beaucoup sont remplies par des images) a eu le temps de faire deux merveilleux enfants avec qui j'aimerais passer plus de temps! Enfin, merci à la bande de Moulis, en particulier Alex, Manon et Baptiste pour le temps passé ensemble, notamment cette semaine cantalaise dans le fief de la boule carrée, et de m'aider à maintenir ce doux rêve d'une vie de chercheur qui ne soit pas nécessairement synonyme d'une vie urbaine.

Pour terminer ces remerciements, j'ai une pensée émue pour celles et ceux qui étaient à mes côtés au début de ma thèse mais qui n'ont pas pu en voir l'achèvement. Je pense en particulier à ma joyeuse mamie, joliment qualifiée de « fantaisie incarnée », mon admirable grand-père à la voix tonitruante, mon érudite et adorable tante Jacqueline, Hélène qui était une source de bonne humeur impressionnante et, enfin, mon ami Roberto avec qui j'avais encore tant de choses à partager.



Abstract

Humanity's main hope to halt the ongoing dramatic biodiversity declines is to buffer and restrict human activities from some sites, called protected areas. Despite the central role that protected areas have in biodiversity conservation strategies, there have been surprisingly few studies evaluating their practical effects in terms of avoiding biodiversity loss. Measuring the difference protected areas make is challenging, as it requires substantial datasets that enable comparing biodiversity from protected versus unprotected counterfactual sites (differing only in their protection status). In this thesis, I take advantage of extensive publicly available datasets, mainly from citizen science programs, to measure the effectiveness of protected areas. In the first chapter, I use bird data from the North American Breeding Bird Survey and show that protected areas do not increase overall species richness or abundance but that they favour specialist species. In the second chapter, I focus on tropical forests from eight biodiversity hotspots and use eBird data (a global network of bird observations) to show that protected areas mitigate declines from forest-dependent, endemic, and threatened species. I additionally show that this positive effect on birds is due to the mitigating effect that protected areas have on both forest loss and forest degradation. In the third chapter, I model the sensitivity to human pressure of all bird species breeding in the Americas and explore the ability of the protected area network to conserve the most sensitive species. I show that protected area intactness is not higher where species need it the most, leaving many high-sensitivity species with null coverage of their distribution by intact protected habitats. Finally, in the fourth chapter, I question the effects that protected areas can have on human behaviours, showing that inhabitants from municipalities that are located close to natural parks in France are more likely to adopt pro-environmental behaviours. Globally, this thesis emphasises that protected areas can be an effective tool to conserve biodiversity and highlights the need to, and the complexity of, measuring their effectiveness.

Résumé

Les espoirs de stopper la crise actuelle de biodiversité reposent principalement sur les aires protégées, qui visent à écarter ou restreindre les activités humaines de ces sites. Malgré le rôle central que jouent les aires protégées dans les stratégies de conservation de la biodiversité, les études mesurant leur efficacité réelle à limiter la perte de biodiversité restent rares. Mesurer cette différence n'est pas si évident qu'il y paraît puisque cela nécessite de comparer la biodiversité de sites protégés et de sites témoins non-protégés (qui ne diffèrent que par leur statut de protection) et requiert donc l'utilisation de gros jeux de données, qui sont rares. Dans cette thèse, j'utilise plusieurs jeux de données publics, principalement issus de programmes de sciences participatives, pour mesurer l'efficacité des aires protégées. Dans le premier chapitre, j'utilise des données d'abondance d'oiseaux issues de la « *North American Breeding Bird Survey* » et je montre que les aires protégées n'ont pas d'effet sur la richesse spécifique ou l'abondance totale mais qu'elles favorisent les espèces spécialistes. Dans le second chapitre, je me concentre sur les forêts tropicales de huit points chauds de biodiversité et j'utilise les données eBird pour montrer que les aires protégées ralentissent les déclinés d'espèces d'oiseaux dépendantes des forêts, endémiques et menacées. De plus, je montre que cet effet sur les oiseaux est induit par le double effet qu'ont les aires protégées sur la réduction de la déforestation et de la dégradation de la forêt. Dans le troisième chapitre, je modélise la sensibilité à la pression humaine de chaque espèce d'oiseaux se reproduisant en Amérique et j'explore la capacité du réseau d'aires protégées à conserver les espèces les plus sensibles. Je montre que les zones où les espèces sont très sensibles (principalement dans les tropiques) sont souvent trop peu couvertes par des aires protégées intactes, laissant de nombreuses espèces sensibles sans aucun habitat protégé intact sur l'ensemble de leur aire de répartition. Enfin, dans le quatrième chapitre, j'interroge l'effet que peuvent avoir les aires protégées sur les comportements humains, en montrant que les habitants de municipalités françaises qui sont proches de parcs naturels adoptent plus de comportements pro-environnementaux. Dans leur ensemble, ces travaux de thèse soutiennent que les aires protégées peuvent constituer un outil efficace pour conserver la biodiversité et soulignent l'importance et la complexité de mesurer leur efficacité.

Table des matières

Table des figures	iii
Liste des tableaux	vi
Introduction générale	1
Chapitre 1 : Utilisation d'un jeu de données de suivi de biodiversité à large échelle pour tester l'efficacité des aires protégées dans la protection des oiseaux d'Amérique du Nord	31
Chapitre 2 : Efficacité des aires protégées dans la conservation des assemblages d'oiseaux des forêts tropicales	61
Chapitre 3 : Les aires protégées sont trop rares et dégradées pour protéger les espèces les plus sensibles	117
Chapitre 4 : Les aires protégées sont-elles efficaces dans la conservation de la connexion des humains avec la nature et la promotion de comportements pro-environnementaux ?	149
Chapitre 5 : Autres contributions scientifiques	171
Discussion générale	181
Références	193

Table des figures

Introduction générale

1	Distribution de sept espèces d'oiseaux menacées d'extinction à travers le monde	5
2	Distribution des aires protégées terrestres mondiales	12
3	Différentes facettes de la mesure de l'efficacité des aires protégées, des moyens aux mécanismes et aux fins	18
4	Représentation schématique de la mesure idéale de l'efficacité des aires protégées et des enjeux conceptuels de cette mesure	23

Chapitre 1 : Utilisation d'un jeu de données de suivi de biodiversité à large échelle pour tester l'efficacité des aires protégées dans la protection des oiseaux d'Amérique du Nord

1	Estimated Protected Areas effect per species (PAE), against PAs sampling quality, per vegetation structure type of the routes	44
2	Estimated effect of Protected Areas on species within forest routes (PAE_{For}) per species' main habitat	45
3	Effect of human-affinity on species' responses to Protected Areas within forest routes	46
S1	Map of the 2,794 BBS routes used in the analyses	49

Chapitre 2 : Efficacité des aires protégées dans la conservation des assemblages d'oiseaux des forêts tropicales

1	Regions covered by the present study	66
2	Framework of the analyses performed to investigate the effectiveness of protected areas at retaining bird diversity	67
3	Effect of protected areas on bird diversity per hotspot, for four bird diversity indices (analysis I)	72
4	Effects of protected areas on forest cover, and effects of forest cover on bird diversity, per hotspot	74
5	Effects of protected areas on forest quality, and effects of forest quality on bird diversity, per hotspot	75
S1	Regions covered by the present study (details)	95
S2	Correlation between bird diversity indices	96
S3	Effect of forest presence and forest quality on bird diversity per hotspot	97
S4	Extent and sampling effort within each of the hotspots in the Americas	98

TABLE DES FIGURES

S5	Extent and sampling effort within each of the hotspots in the Africa and Asia . . .	99
S6	Comparison between a binary and a continuous classification of protection . . .	100
S7	Distribution of three variables used to control for location bias for protected and unprotected sites	101
S8	Effects of each of the variables used to control for location bias on bird diversity (Analysis I)	102
S9	Effects of each of the variables used to control for location bias on habitat (Analysis II)	103
S10-17	Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices per hotspot	104
S18	Effect of protected areas' age on residuals of models in analysis I	112

Chapitre 3 : Les aires protégées sont trop rares et dégradées pour protéger les espèces les plus sensibles

1	Frequency distribution of sensitivity values across all 4,424 bird species that breed in the Americas	129
2	Spatial patterns in the proportion of high-sensitivity bird species, of protection intensity and the relationship between the two	131
3	Biome distribution of the match between protection intensity and proportion of high-sensitivity bird species per ecoregion	132
4	Spatial and characteristics distribution of the 208 high-sensitivity species with minor coverage by intact protected areas	133
5	Trends in protected area intactness	135
S1	Temporal distribution of eBird breeding codes per latitude	140
S2	Species traits effects on sensitivity to human footprint for 7 variables	142
S3	Inferred sensitivity and corrected inferred sensitivity of the 2,550 species for which sensitivity was directly measured	142
S4	Distribution of human footprint raster cells compared with distribution of human footprint of checklists buffers	143
S5	Distribution of protected area extent and protected area intactness per ecoregion and their correlation with the proportion of high-sensitivity species	144
S6	Spatial distribution of three ecoregion-level metric of sensitivity	145
S7	Distribution of threatened species per ecoregion and correlation with the distribution of high-sensitivity species	146

Chapitre 4 : Les aires protégées sont-elles efficaces dans la conservation de la connexion des humains avec la nature et la promotion de comportements pro-environnementaux ?

1	Map of the studied area	158
2	Effect of distance to PAs on Pro-Environmental Behaviours	160

3	Covariates effects on Pro-Environmental Behaviours in models including exposure to nature	161
4	PEBs' levels differences between municipalities located inside a PA and municipalities located outside but close to a PA	162
S1	Covariates effects on PEBs in models not including exposure to nature	166
S2	All variables effects on Pro-Environmental Behaviours in models including exposure to nature	166
S3	All variables effects on Pro-Environmental Behaviours in models not including exposure to nature	167

Chapitre 5 : Autres contributions scientifiques

1	Effet de la couverture des sites par des aires protégées sur la diversité en Rhopalocères pour trois habitats	172
2	Coefficients de régression de modèles estimant l'effet des variables de naturalité sur les CPE dans les communes de France de plus de 500 habitants	173
3	Différences de diversité en oiseaux entre des checklists réalisées dans 12 aires protégées urbaines et des aires protégées similaires servant de contrôle en Amérique latine	175
4	Tendances de populations des espèces d'oiseaux d'eau dans les sites Ramsar et hors des sites Ramsar	176
5	Progrès des aires protégées réalisés entre 2010 et 2020 en terme de couverture des pays et en terme de représentation des espèces et écosystèmes	177

Liste des tableaux

Introduction générale

1	Catégories de gestion des aires protégées présentes dans la WDPA sous le nom de «IUCN category»	13
---	---	----

Chapitre 1 : Utilisation d'un jeu de données de suivi de biodiversité à large échelle pour tester l'efficacité des aires protégées dans la protection des oiseaux d'Amérique du Nord

1	Model summaries regarding the estimated effect of Protected Areas on species within forest routes (PAE_{For})	43
S1	Model summaries regarding the estimated effect of Protected Areas on species within shrub routes (PAE_{Shrub})	50
S2	Model summaries regarding the estimated effect of Protected Areas on species within herbaceous routes (PAE_{Herb})	51
S3	List of 136 species used in the species level analysis	51
S4	Model summaries regarding the estimated effect of Protected Areas on species within forest routes (PAE_{For}) with non-native species	55
S5	Model summaries regarding the estimated effect of strict Protected Areas (IUCN categories Ia to IV only) on species within forest routes (PAE_{For}) with non-native species	56

Chapitre 2 : Efficacité des aires protégées dans la conservation des assemblages d'oiseaux des forêts tropicales

S1	Effect of protected areas on each of the response variables considered in analyses I, II and IIIa, measured as percentage of difference	92
S2	Summary statistics per hotspot	93
S3	Statistical power of each test made in analyses I	94

Chapitre 3 : Les aires protégées sont trop rares et dégradées pour protéger les espèces les plus sensibles

S1	Breeding season per latitude class used to restrict the dataset to the breeding season	139
----	--	-----

Chapitre 4 : Les aires protégées sont-elles efficaces dans la conservation de la connexion des humains avec la nature et la promotion de comportements pro-environnementaux ?

1	Estimated effects of the distance to PAs for the five studied PEBs measured in French metropolitan municipalities with at least 500 inhabitants	160
S1	Estimated effects of the distance to regional parks only for the five studied PEBs measured in French metropolitan municipalities with at least 500 inhabitants .	168
S2	Comparison of percentage of deviance explained by models using as response variables distance to regional parks only vs all parks for all models	169

Introduction générale

Dans les hauteurs de la Sierra Madre del Sur, au Mexique, alors que les amphibiens, oiseaux et primates forment un brouhaha aussi dense que la brume matinale qui vient de s'élever au-dessus de la canopée, une fleur de coulequin perchée à quinze mètres du sol s'épanouit. Fortement intéressée, une coquette de Guerrero, *Lophornis brachylophus*, s'en approche et, après quelques papillonnages, se stabilise face à la fleur, y plonge son bec et en aspire le nectar sucré du bout de sa langue. A quelques 8 000 kilomètres de là, dans une localité groenlandaise qui n'a pas de nom tant elle est inhospitalière aux humains, une femelle harfang des neiges, *Bubo scandiacus*, vient de perforer la neige printanière de ses serres pour y saisir un lemming sortant tout juste d'hibernation. Le même succès sourit à une pie-grièche méridionale, *Lanius meridionalis*, dans la plaine de Pompignan en France, dont la chasse est si efficace qu'elle peut se permettre de mettre des réserves de côté. Pour cela, elle empale quelques criquets sur les épines de la branche inférieure d'une aubépine, et reviendra les chercher plus tard, quand l'appétit se fera sentir. Moins chanceux, le groupe de vautours oricous, *Torgos tracheliotos*, arpente la savane tanzanienne depuis des heures à la recherche d'un cadavre d'éléphant ou d'antilope et doit se rendre à l'évidence : les milliers d'ongulés croisés aujourd'hui sont en forme olympique et, faute de savoir les abattre, il faudra encore une fois se résoudre à dormir le ventre vide ce soir. Décalage horaire oblige, tandis que ce groupe de vautours profite des derniers rayons de soleil sur les flamboyants, une sterne néréis, *Sternula nereis*, est déjà bien plongée dans le sommeil sur une plage au nord de Nouméa en Nouvelle-Calédonie. Mais elle ne manquera pas, dès son réveil, de prendre le large et de pratiquer un vol stationnaire jusqu'à repérer un poisson frétilant à la surface de l'eau et de piquer sur lui. Un peu plus au nord, à Bhavnagar en Inde, une outarde à tête noire, *Ardeotis nigriceps*, gonfle son cou pour émettre des sons caverneux puissants, dans une parade visant à séduire une femelle tapie dans l'herbe, mais ses efforts semblent insuffisants pour la convaincre. Un peu plus tard, une lumière crépusculaire tombe sur le bras du Rio Xingu, en Amazonie, et signe la fin des recherches alimentaires pour le couple de aras hyacinthes, *Anodorhynchus hyacinthinus*, qui après s'être perché dans la canopée, se délecte du bout des papilles d'un léger goût persistant de noix de coco.

1. Une biodiversité en déclin

Ces sept espèces d'oiseaux - groupe qui concentrera notre attention à titre d'exemple tout au long de cette thèse pour des questions d'accessibilité des données - aussi éloignées spatialement et taxonomiquement soient-elles, partagent une chose : elles risquent de disparaître de la surface de la Terre à cause des activités humaines (Fig.1). En effet, ces espèces sont toutes considérées comme menacées d'extinction par la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN, 2020), au même titre que 25% des espèces de plantes et d'animaux pour lesquelles ce risque a été évalué (IPBES, 2019). Chez les oiseaux, ce sont 1 486 espèces (14%) qui sont menacées d'extinction, auxquelles s'ajoutent 1 017 espèces qui sont Quasi-Menacées («*Near Threatened*»), alors que 5 108 espèces (47%) sont actuellement en déclin d'après cette même Liste Rouge (IUCN, 2020). Ce déclin n'est pas réservé aux espèces menacées mais affecte l'ensemble des communautés avec une diminution moyenne de l'abondance des vertébrés terrestres estimée

à 60% entre 1970 et 2014 par le « *Living Planet Index* » (WWF, 2018). Ce déclin constaté sur l'ensemble des continents est particulièrement marqué dans les Néotropiques et dans la partie Océano-Pacifique (WWF, 2018).

1.1 Des menaces pesant sur les espèces

La cause majeure du déclin d'abondance des espèces et de l'augmentation de leur risque d'extinction est la destruction des habitats naturels (IPBES, 2019) qui est répertoriée comme une menace pesant sur 1 243 (84%) espèces menacées d'oiseaux dans le monde, dont cinq des sept espèces citées précédemment (Fig.1, (IUCN, 2020)). Des estimations suggèrent par exemple que la surface continentale couverte par des espaces urbains et agricoles est passée de 5% en 1700 à 39% en 2000 (Ellis et al., 2010). Par conséquent, 75% de la surface continentale présentait en 2009 une empreinte écologique non nulle (i.e., avec des impacts d'activités humaines visibles depuis l'espace, d'après la mesure de la «*Human Footprint*»), avec des niveaux importants visibles sur tous les continents, particulièrement dans l'hémisphère Nord (Venter et al., 2016b). Les zones importantes pour la biodiversité sont particulièrement touchées puisque seuls 3% des points chauds de biodiversité («*Biodiversity Hotspots*») et 2% des zones à forte concentration d'espèces menacées de vertébrés sont dépourvues d'empreinte écologique mesurable (contre 25% globalement). Cette empreinte écologique a augmenté globalement de 9% entre 1993 et 2009, avec cependant des nuances : une augmentation particulièrement forte sous les tropiques, mais une diminution dans plusieurs pays à haut PIB (Venter et al., 2016b).

Les habitats forestiers sont emblématiques de cette menace qui transforme les paysages et la biodiversité. La déforestation dure depuis des siècles avec une accélération mondiale au XX^{ème} siècle (Mouillot and Field, 2005) et continue principalement dans les forêts tropicales, avec une perte de 129 millions d'hectares de forêt tropicale (3%) entre 1990 et 2015 (Hansen et al., 2013; Keenan et al., 2015). Cette déforestation intense affecte fortement la biodiversité, ce qui a poussé la coquette de Guerrero au bord de l'extinction (IUCN, 2018b) et participe également au déclin actuel du ara hyacinthe (IUCN, 2016a) (Fig.1). Plus généralement, la destruction des forêts tropicales est la première menace pour la biodiversité associée à ces milieux (Barlow et al., 2018), pouvant aller jusqu'à l'extinction locale de la quasi-totalité des espèces forestières (Barlow et al., 2016; Gibson et al., 2013). A la destruction des habitats forestiers s'ajoute la dégradation des forêts restantes par des activités telles que la coupe sélective des arbres, la construction de chemins ou l'affinage de la canopée. Cette dégradation impacte fortement la biodiversité, avec un effet d'une magnitude parfois proche de la déforestation (Barlow et al., 2016), rendant les forêts primaires irremplaçables (Gibson et al., 2011).

Les forêts, bien qu'emblématiques, ne sont qu'un exemple de l'impact que la perte d'habitat peut avoir sur la biodiversité (IPBES, 2019; WWF, 2018). L'outarde à tête noire, dont les populations avaient déjà été largement amoindries par d'autres causes dont nous parlerons plus loin, subit actuellement un déclin attribué à la conversion des prairies naturelles qui l'hébergent en zones agricoles (Fig.1, (IUCN, 2018a)). La pie-grièche méridionale qui niche dans les garrigues du Sud-Ouest de l'Europe, voit également son territoire de reproduction se réduire à cause de la coupe

des haies et d'arbres induite par l'intensification de l'agriculture (Fig.1, (IUCN, 2017b)), et est paradoxalement également menacée dans certains secteurs par la déprise agricole qui referme les habitats de garrigues. Enfin, la sterne néréis voit les plages sur lesquelles elle pond grignotées petit à petit par l'urbanisation et l'érosion littorale de certaines côtes australiennes et de Nouvelle-Calédonie (Fig.1, (IUCN, 2018c)).

La perte d'habitat, bien que jouant un rôle majeur, est loin d'être l'unique menace pesant sur la biodiversité. Une autre menace évidente, puisque son effet est direct, est le prélèvement d'individus impactant 590 espèces d'oiseaux menacées (40%, (IUCN, 2020)). En première ligne, la chasse impacte significativement certaines espèces de manière ciblée (IPBES, 2019; WWF, 2018). Cette activité a amené certaines espèces à l'extinction comme cela a été mis en évidence pour le pigeon voyageur, *Ectopistes migratorius*. Cette espèce nord-américaine dont l'abondance pouvait noircir le ciel durant la migration jusqu'au XIX^{ème} siècle, a été décimée jusqu'au dernier individu sauvage probablement abattu en 1901 (Schorger, 1955). Plus d'actualité est le cas de l'outarde à tête noire, dont le déclin est principalement attribué à une chasse massive, mettant cette espèce en danger critique d'extinction. Malgré une population globale aujourd'hui estimée entre 50 et 250 individus matures, la pression de chasse illégale continue (Fig.1, (IUCN, 2018a)). Une méta-analyse d'études réalisées dans les forêts tropicales suggère que les activités de chasse diminuent l'abondance en oiseaux de 58% en moyenne, avec des effets perceptibles à plusieurs dizaines de kilomètres des routes et autres points d'accès des chasseur-se-s (Benítez-López et al., 2017). Quand ces prélèvements ne se font pas avec des fusils, ils peuvent se faire avec des pièges afin de capturer des individus vivants qui seront ensuite vendus pour devenir des oiseaux de captivité. Le ara hyacinthe est aujourd'hui classé comme vulnérable d'extinction à cause de captures importantes durant la seconde moitié du XX^{ème} siècle (par exemple, >10 000 individus prélevés dans les années 1980), captures qui continuent occasionnellement (Fig.1, (IUCN, 2016a)). Globalement, c'est un tiers des espèces de l'avifaune mondiale qui a fait l'objet d'échange d'individus captifs vivants (BirdLife International, 2008), avec un taux de capture particulièrement élevé pour les Psittaciformes (par exemple, perroquets, cacatoès, loris), les Passeriformes (passereaux) et les Falconiformes (par exemple, faucons, fauconnets, caracaras), et affectant tous les continents (Bush et al., 2014).

Une autre menace pesant sur les espèces est la pollution, qui peut avoir un impact direct (par exemple mortalité des individus ou baisse de fertilité) ou indirect (par exemple en entraînant la raréfaction des proies). Son impact direct a été relevé dans de nombreux cas, notamment concernant les rapaces capturant des proies ayant ingéré des poisons. Chez les oiseaux, l'empoisonnement impacte particulièrement les rapaces, en haut de la chaîne alimentaire, représentant pour eux la sixième menace et la seconde pour les vautours de l'ancien monde (McClure et al., 2018). C'est par exemple le cas du vautour oricou dont les déclin sont largement associés à l'utilisation de Strychnine pour contrôler les populations de corvidés ravageurs de culture et de rongeurs dont le vautour se nourrit en partie (Fig.1, (IUCN, 2016c)). D'autres produits impactent les populations d'insectes et donc indirectement toute la chaîne trophique au-dessus d'elles. En effet, les intrants de l'agriculture intensive induisent des déclin de populations importants

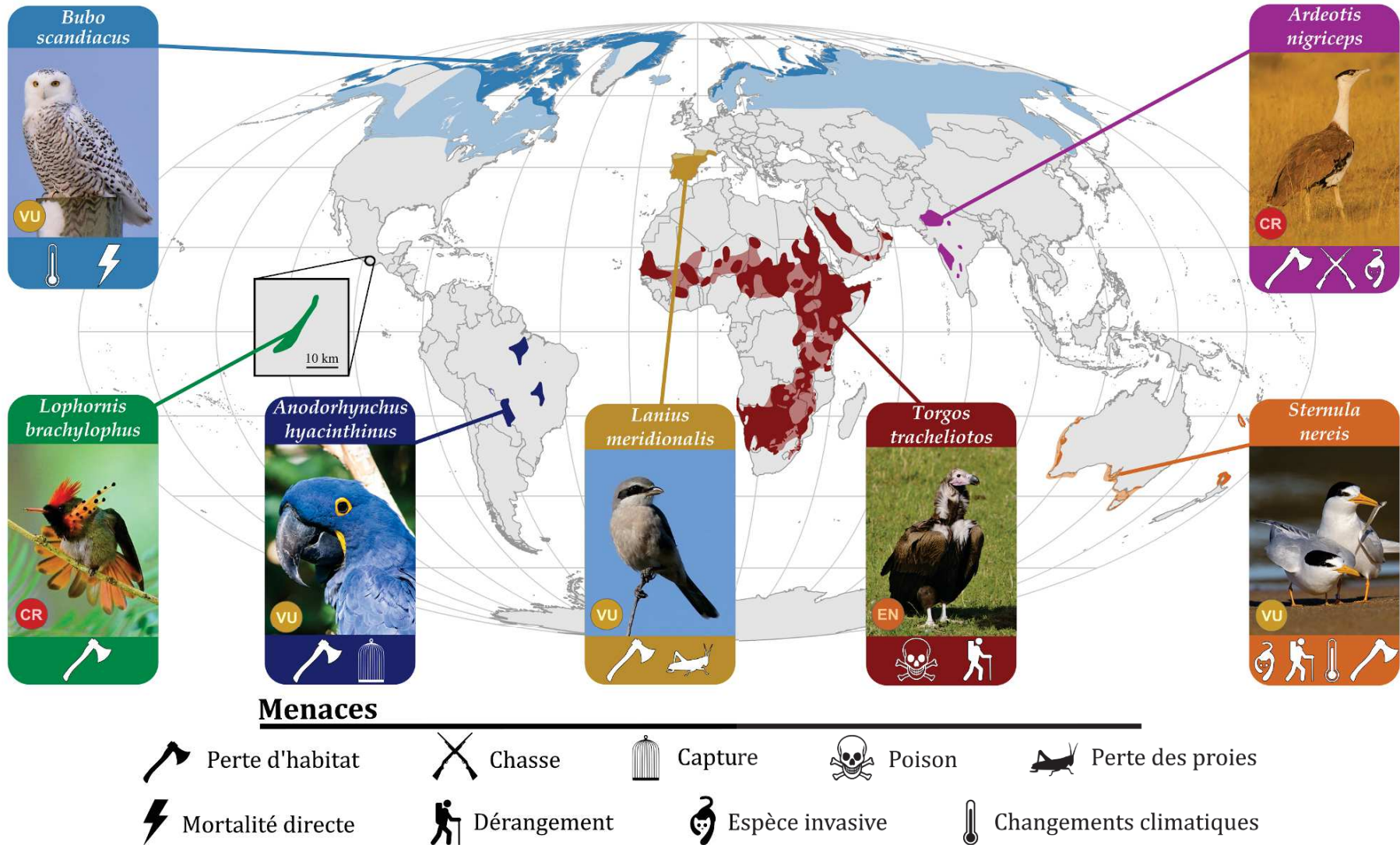


Figure 1 – Distribution de sept espèces d'oiseaux menacées d'extinction à travers le monde. L'aire de répartition actuelle de chaque espèce est représentée sur la carte, en clair pour les zones où l'espèce ne se trouve qu'en période inter-nuptiale. Le statut IUCN est noté sur la photo («VU» pour «vulnérable» < «EN» pour «en danger» < «CR» pour «en danger critique d'extinction») et les menaces pesant sur l'espèce sont indiquées sous la photo (IUCN, 2020).

Crédit photo : B.s. (Photo libre, pas de crédit), L.b. (WorldBird32), A.h. (Derek Bruff, <https://www.flickr.com/photos/derekruff/>), L.m. (René Dumoulin, <https://www.oiseaux.net/photos/rene.dumoulin/>), T.t. (Roger Smith, <https://www.flickr.com/photos/wodjamiff/>), S.n. (Oystercatcher, <https://www.flickr.com/photos/Oystercatcher/>), A.n. (Prajwal KM, <https://www.flickr.com/photos/escapetothewild/>).

d'insectes (Forister et al., 2019), ce qui entraîne des déclin d'espèces d'oiseaux insectivores (Goulson, 2014). La pie-grièche méridionale, par exemple, semble menacée en grande partie par la raréfaction des populations d'insectes due à l'intensification de l'agriculture (Fig.1, (IUCN, 2017b)).

Une menace plus récente est liée aux changements climatiques qui peuvent avoir un effet néfaste – en particulier par des hausses de température, baisses de précipitations et fonte des glaces – sur la survie et la fécondité des populations d'oiseaux (Jenouvrier, 2013), notamment chez les espèces les moins thermophiles (Jiguet et al., 2010). C'est par exemple le cas du harfang des neiges, dont la proie de choix, le lemming, est de moins en moins abondante au moment de la période de reproduction des chouettes (Fig.1, (Gilg et al., 2009; IUCN, 2017a)). Ces pressions exercées par les changements climatiques mènent certaines espèces à décaler progressivement, quand cela leur est possible, leur aire de répartition en latitude (en direction des pôles) ou en altitude (vers des altitudes plus élevées) pour retrouver des conditions thermiques similaires (Hobbs et al., 2018). Une étude menée sur les oiseaux communs européens suggère par exemple que les espèces se sont décalées vers le Nord de 37 km en moyenne entre 1990 et 2008, ce qui pourrait en partie être dû aux changements climatiques (Devictor et al., 2012). Ces menaces pèsent particulièrement sur les espèces dont l'aire de répartition est restreinte ou en altitude (Şekercioglu et al., 2012). D'autres effets des changements climatiques risquent d'avoir des conséquences importantes pour quelques espèces, comme par exemple la montée du niveau des mers qui menace d'inonder les colonies de la sterne néréis (Fig.1, (IUCN, 2018c)).

D'autres activités anthropiques peuvent également menacer les espèces (IPBES, 2019; WWF, 2018). La mortalité directe, provoquée par des collisions avec des véhicules, des lignes électriques ou des avions peut impacter fortement certaines populations, comme cela semble le cas avec le harfang des neiges (Fig.1, (IUCN, 2017a)). Les dérangements humains, principalement durant la reproduction, peuvent également affecter les populations. Ainsi, les adeptes de kite-surf ou de balades canines sur les plages d'Océanie augmentent les difficultés de la sterne néréis à mener à terme ses nidifications (Fig.1, (IUCN, 2018c)). En parallèle, cette même sterne est menacée par des espèces invasives de prédateurs (chats, chiens, renards) qui diminuent encore le succès reproducteur de cette espèce nidifuge. Les espèces invasives peuvent également impacter les populations natives en entrant en compétition avec elles, ou en modifiant l'habitat. C'est par exemple le cas de l'arbre *Prosopis juliflora*, une espèce invasive des prairies indiennes qui a un fort impact sur les populations d'outarde à tête noire (Fig.1, (IUCN, 2018a)).

L'ensemble de ces activités induit une diminution des abondances (par exemple, un site qui comptait autrefois 500 individus d'outarde à tête noire voit sa population passer à 50 individus suite à une perturbation), ce qui peut à terme induire la disparition de cette espèce au niveau local (la perturbation devient si forte que la population d'outardes à tête noire ne peut plus se reproduire sur ce site et disparaît). C'est ce que l'on appelle l'extinction locale : la disparition sur un site donné d'une espèce qui était présente auparavant. C'est en accumulant les extinctions locales qu'une espèce peut voir son aire de répartition se restreindre (ainsi l'outarde à tête noire a

été évincée de 90% de son aire de répartition; Fig.1, (IUCN, 2018a)), et à terme mener à l'extinction globale de l'espèce.

Ces impacts des activités humaines au niveau spécifique, qu'ils causent des baisses d'abondance ou des extinctions locales, vont se traduire par des modifications du cortège d'individus et d'espèces présents sur un site donné. Au cours de cette thèse, nous désignerons cet ensemble d'individus d'espèces d'oiseaux présents sur un site donné en utilisant le terme «assemblage» plutôt que «communauté». Le terme de communauté, s'il est employé, sous-tendra un intérêt pour les interactions entre les individus, là où l'assemblage désignera l'ensemble des individus, qu'ils soient en interactions directes ou pas.

1.2 Impact des activités anthropiques sur les assemblages

Une première conséquence attendue des impacts des activités humaines sur les assemblages est une baisse de l'abondance totale des individus présents sur un site suite aux effets néfastes de ces activités sur les espèces. Une étude récente, combinant les résultats de suivis à long terme des oiseaux d'Amérique du Nord à des suivis par radar des oiseaux en migration, suggère par exemple une chute nette de 29% de l'abondance totale d'oiseaux depuis 1970 (Rosenberg et al., 2019).

Dans le cas où ces baisses d'abondance sont si drastiques que certaines espèces subissent une extinction locale, une autre conséquence sera attendue au niveau de l'assemblage : une baisse de richesse spécifique, c'est-à-dire du nombre d'espèces présentes sur le site. Newbold et al. (2015), dans une analyse globale et multi-taxon, ont mesuré une perte de richesse spécifique sur des sites ayant subi des pressions anthropiques, de 14% en moyenne, pouvant atteindre localement 77% quand les pressions sont particulièrement intenses. Similairement, Murphy and Romanuk (2014), en combinant les résultats de 245 études, ont mesuré une baisse de richesse spécifique de 18% dans les sites ayant subi des perturbations anthropiques, notamment des changements d'utilisation du sol.

Cet indice de richesse spécifique est très couramment utilisé mais n'est pourtant pas le plus pertinent pour mesurer les transformations des assemblages, puisque ces transformations ne se traduisent pas nécessairement par une baisse d'abondance totale ou de richesse spécifique des assemblages (Chase et al., 2019). En effet, la réponse des espèces aux pressions anthropiques est loin d'être homogène, menant certaines espèces à voir leurs tailles de populations augmenter du fait des pressions anthropiques (Rosenberg et al., 2019). La déforestation au Mexique, par exemple, menace la coquette de Guerrero (Fig.1), mais permet à des espèces de milieux ouverts telles que le tyran mélancolique, *Tyrannus melancholicus*, de coloniser les sites nouvellement déforestés et de voir ainsi leurs populations augmenter (Rutt et al., 2019; Mobley, 2020). Les changements climatiques que subissent les toundras groenlandaises font chuter la population de harfang des neiges (Fig.1), mais semblent partiellement expliquer l'expansion vers le Nord du bruant lapon, *Calcarius lapponicus* (Virkkala et al., 2014). Ainsi, dans bon nombre de cas, les extinctions locales sont suivies par des colonisations locales. Dans ces cas-là, documentés par de nombreuses études, la transformation des assemblages ne se traduit pas nécessairement par une variation de la richesse spécifique. Une étude portant sur des phytoplanctons et des assemblages de plantes

prairiales a notamment mis en évidence une transformation quasi-complète de la composition des assemblages sans qu'aucun effet sur la richesse spécifique ne soit mesuré (Hillebrand et al., 2018). A plus large échelle, une méta-analyse incluant plus de 100 suivis temporels standardisés de la biodiversité, n'a détecté aucune variation de richesse spécifique malgré de fortes modifications de la composition des assemblages (Dornelas et al., 2014).

Dans certains cas, non seulement la richesse spécifique ne diminue pas en réponse à des pressions humaines, mais elle augmente. Reprenons le cas du site subissant une déforestation au Mexique, entraînant simultanément l'extinction locale de la coquette de Guerrero et la colonisation du tyran mélancolique. Imaginons que la perte de forêt sur le site n'ait pas été totale et que seule la moitié de la forêt ait été coupée. Le morceau restant de forêt suffira peut-être à maintenir, au moins temporairement, quelques couples de coquettes, alors que les premiers couples de tyrans pourront s'installer grâce à l'ouverture partielle du paysage. Dans ce cas-là, la perturbation induit une augmentation de la richesse spécifique car cette perturbation est intermédiaire : l'absence de perturbation n'aurait pas permis au tyran de s'installer et une perturbation trop importante aurait conduit la coquette de Guerrero à l'extinction locale. Cette théorie, très utilisée mais finalement peu étayée par des résultats empiriques (Fox, 2013), a été formalisée sous le nom d'hypothèse de perturbation intermédiaire, ou «*Intermediate Disturbance Hypothesis*» (Roxburgh et al., 2004). D'autres perturbations peuvent induire des augmentations de richesse spécifique, notamment l'introduction d'espèces exogènes (Ellis et al., 2012).

Cette apparente contradiction entre le fort impact des activités humaines sur les espèces dont nous avons discuté précédemment, et l'effet faible voire nul de ces activités sur la richesse spécifique, s'explique par le fait que les impacts sur les espèces ne se font pas au hasard et ont tendance à homogénéiser les assemblages. En effet, les pressions anthropiques profitent en général à quelques espèces aux caractéristiques particulièrement adaptées aux activités humaines et pouvant ainsi mener à un accroissement de la similarité entre les assemblages de différents sites (c'est-à-dire une baisse de la dissimilarité des assemblages, que l'on appelle la diversité β) dans un processus appelé homogénéisation biotique (McKinney and Lockwood, 1999; Clavel et al., 2011; Finderup Nielsen et al., 2019). Cela serait par exemple le cas si le remplacement de la coquette de Guerrero par le tyran mélancolique mentionné précédemment s'accompagnait, sur des sites voisins, du remplacement d'autres espèces spécialistes des habitats forestiers par le même tyran mélancolique. La richesse spécifique des sites (diversité α) n'aurait alors pas varié puisque chaque site aurait subi une extinction locale et une colonisation. En revanche, la diversité β aurait diminué puisque ces transformations auraient rendu les assemblages plus similaires et la diversité γ , c'est-à-dire le nombre total d'espèces de la région, aurait également diminué. Ce concept d'homogénéisation biotique décrit que les perturbations profitent en général à quelques espèces, telles le tyran mélancolique qui est en expansion globalement (Mobley, 2020), mais affectent négativement une majorité d'espèces et que cette relation dépend fortement des caractéristiques des espèces.

En premier lieu, l'impact des perturbations humaines sur les espèces dépend fortement de

la niche écologique des espèces (i.e., l'ensemble des conditions nécessaires à la viabilité de ses populations). Dans l'exemple ci-dessus, toutes les espèces ayant disparu partageaient une préférence d'habitat pour les forêts tandis qu'une unique espèce préférant les milieux ouverts est apparue. Les traits fonctionnels représentés au sein de l'assemblage (par exemple, préférence d'habitat, régime alimentaire, taille, trait comportemental...) ont donc changé. De nombreuses études montrent que ces transformations de composition des assemblages en réponse à des pressions anthropiques vont souvent dans le sens d'une perte de diversité fonctionnelle, c'est-à-dire d'une diminution de la diversité de traits représentés dans les assemblages (Barnagaud et al., 2017b, 2019). De plus, les espèces les plus affectées sont souvent celles présentant une forte spécialisation envers leur habitat comme le résumait Clavel et al. (2011) dans une revue de littérature combinant résultats empiriques et théoriques. Cette revue met en évidence un impact plus important des activités anthropiques sur les espèces spécialistes (i.e., avec une niche écologique étroite) que sur les espèces généralistes (i.e., avec une niche écologique large), qui bénéficient souvent de ces activités. Cela suggère à terme une ressemblance accrue entre les assemblages avec une perte des espèces les plus originales au profit d'espèces généralistes. Rutt et al. (2019) observent également ces changements d'assemblages d'oiseaux au Brésil à la suite d'une déforestation expérimentale. En effet, les espèces qui colonisent ces sites suite à la déforestation sont des espèces généralistes qui viennent remplacer des espèces spécialistes des habitats de forêts.

D'après cette même étude, les espèces endémiques et donc à petite aire de répartition sont plus touchées par ces perturbations humaines puisque les espèces colonisant les sites ayant subi la déforestation étaient principalement des espèces à large aire de répartition (Rutt et al., 2019). D'autres études mettent en évidence des transformations des assemblages au profit des espèces à large aire de distribution (Newbold et al., 2018; Finderup Nielsen et al., 2019), suggérant là aussi une homogénéisation des assemblages.

Les activités humaines ont également tendance à affecter de manière différenciée les différents groupes taxonomiques. Imaginons par exemple qu'une extinction locale d'outarde à tête noire soit accompagnée d'une extinction locale de toutes les espèces de la famille des Otididae (outardes). La perte ne sera alors plus uniquement taxonomique (i.e., perte d'un certain nombre d'espèces), mais tout un pan de la phylogénie des oiseaux disparaîtra du site, menant donc à une perte importante de la diversité des espèces pouvant être observées sur un site. Dans ce cas-là, la diversité phylogénétique, c'est-à-dire la diversité de lignées évolutives représentées par les espèces présentes sur le site, diminue. Cela a été observé par exemple sur les assemblages d'oiseaux au Costa Rica, où l'agriculture intensive mène à l'extinction locale de lignées entières des assemblages (par exemple, trogons, manakins, toucans) menant à une perte de diversité phylogénétique (Frishkoff et al., 2014). La même étude rapporte une baisse de diversité phylogénétique significative, bien que moins importante, dans les milieux agricoles plus extensifs mais qui n'est pas associée à une baisse de la richesse spécifique. Cela suggère donc le remplacement d'espèces éloignées phylogénétiquement par des espèces moins distinctes évolutivement. Ces extinctions locales de lignées touchent principalement les taxons dont la niche écologique a peu évolué (notamment

en termes de préférences d'habitats), c'est-à-dire que les espèces à fort conservatisme de niche sont moins capables de s'adapter aux perturbations humaines (Lavergne et al., 2013). À l'inverse, certains taxons s'accommodent bien de la présence humaine grâce à la largeur de leur niche écologique (par exemple les étourneaux ou certains laridés), voire ont évolué vers une relation commensale avec les populations humaines (par exemple les hirondelles et martinets en Europe).

Cette perte des espèces les plus caractéristiques des assemblages (endémiques, spécialistes, originales taxonomiquement ou simplement rares) accroît fortement la ressemblance de composition entre les sites et participe donc à l'homogénéisation biotique (Clavel et al., 2011). Ce phénomène est particulièrement marqué dans les milieux urbains qui constituent des milieux d'extrême pression anthropique, fortement homogènes à travers le globe et subissant de forts taux d'invasions biologiques (McKinney, 2006). De ce fait, bon nombre de villes ont vu leurs espèces locales disparaître et être remplacées par une poignée d'espèces anthropophiles (i.e., espèces actuellement adaptées aux activités humaines). Ainsi, le pigeon biset, *Columba livia*, la perruche à collier, *Psittacula krameri*, et le moineau domestique, *Passer domesticus*, sont aujourd'hui présents sur tous les continents (sauf Antarctique) suite à des introductions d'origine anthropique. Ce constat de substitution des espèces anthropophobes (i.e., sensibles aux pressions humaines), par des espèces anthropophiles se vérifie bien au-delà de la ceinture des villes, atteignant d'autres milieux perturbés par les activités humaines (McKinney, 2006; Guetté et al., 2017).

Tous ces éléments soulignent que la diversité des espèces est bien trop multivariée pour être résumée en une seule variable puisque la tendance émergente dépend de la facette de la biodiversité et de l'échelle considérées. McGill et al. (2015) proposent une catégorisation en quinze formes de tendances de la biodiversité. La richesse spécifique par exemple, est en claire diminution à l'échelle globale (diversité γ globale), puisque le taux global d'extinction est plus élevé que le taux de spéciation, alors qu'à l'échelle locale la richesse spécifique (diversité α) ne montre pas de tendance cohérente. Cependant, les auteurs suggèrent que les assemblages subissent des changements de composition de plus en plus importants, ce qui se traduit par une augmentation de la diversité β temporelle, c'est-à-dire la dissimilarité de composition d'un même site acquise entre deux dates. Ces transformations affectant les assemblages de façon similaire mènent à une baisse de la différence entre assemblages, ou homogénéisation biotique, à l'échelle locale mais également à l'échelle biogéographique. Les auteurs suggèrent donc de s'intéresser à différents traits des espèces composant les assemblages afin de caractériser les transformations que ces derniers subissent : la diversité fonctionnelle des espèces, leur diversité phylogénétique, leur degré de rareté, leur degré de spécialisation, et leur degré d'anthropophilie (McGill et al., 2015), des variables qui ne sont pas nécessairement corrélées (Devictor et al., 2010).

1.3 La Biologie de la Conservation à la recherche de solutions

Ce constat de la perte de biodiversité et de ses causes est largement dressé par la Biologie de la Conservation (IPBES, 2019). Cette discipline scientifique, trouvant ses origines au XX^{ème} siècle, se place comme une discipline de crise, visant à répondre de manière imminente à un problème :

la perte de biodiversité (Soulé, 1985). Son cœur peut être résumé en un triptyque consistant à évaluer l'évolution des populations (par exemple, les populations d'outarde à tête noire déclinent), identifier les causes de ces tendances (par exemple, ce déclin est dû à une forte activité de chasse), et proposer et accompagner d'éventuelles solutions (par exemple, interdire et/ou contrôler la chasse) (Godet and Devictor, 2018).

Les solutions étudiées par la discipline forment un large spectre allant d'actions globales (par exemple, interdire la vente d'individus sauvages de certaines espèces) à locales (par exemple, restauration d'un habitat), allant de mesures d'atténuation des menaces (par exemple, empêcher la chasse localement) à la compensation de l'effet de ces menaces quand elles n'ont pu être évitées (par exemple, lâchers d'individus élevés pour renforcer les populations naturelles) et allant de mesures visant à protéger toute la communauté (par exemple, contrôle d'une espèce invasive modifiant l'habitat) à des mesures spécifiques à une espèce (par exemple, création de sites de reproduction artificiels) (Godet and Devictor, 2018).

Au cœur des solutions se trouve l'idée de restreindre et contrôler, dans un endroit délimité, les activités humaines dans le but de limiter leur impact sur les espèces : c'est ce que l'on appelle les aires protégées. Les aires protégées accueillant des populations de ara hyacinthe peuvent par exemple limiter la déforestation, alors que celles accueillant l'outarde à tête noire peuvent être patrouillées pour limiter la chasse illégale, et celles accueillant des pies-grièches méridionales peuvent travailler avec les agriculteur-rice-s pour limiter l'utilisation de pesticides (Fig.1). Au-delà de leur potentiel effet sur les activités humaines, les aires protégées peuvent également servir de cadre pour mettre en place d'autres mesures de conservation plus spécifiques, telles que l'installation de supports artificiels pour la nidification de la sterne néréis ou la mise en place de placettes d'alimentation contrôlées pour les vautours oricous.

2. Le rôle clé des aires protégées en conservation

2.1 Définition des aires protégées

Une aire protégée est définie comme «un espace géographique clairement défini, reconnu, consacré et géré, par tout moyen efficace, juridique ou autre, afin d'assurer à long terme la conservation de la nature et des services écosystémiques et des valeurs culturelles qui lui sont associés» (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020).

Bien que le concept de restrictions des usages d'espaces naturels existe depuis des millénaires (par exemple, lieux sacrés, réserves de chasse), les aires protégées telles que nous les définissons aujourd'hui trouvent leurs origines au XIX^{ème} siècle (Watson et al., 2014). Les premiers à formuler le besoin d'aires protégées sont des artistes : le poète anglais William Wordsworth imagine en 1810 que le Lake District devienne «*a sort of national property*» et le peintre George Catlin en 1832 imagine protéger les espaces naturels et les populations indiennes menacés par les colons par le biais d'un «*nation's park, containing man and beast, in all the wild and freshness of their nature's beauty*» (Phillips, 2004). C'est ensuite en 1864 que la première aire protégée est créée par la signature du «*Yosemite Grant Act*», aux Etats-Unis et qui sera suivie quelques années plus tard

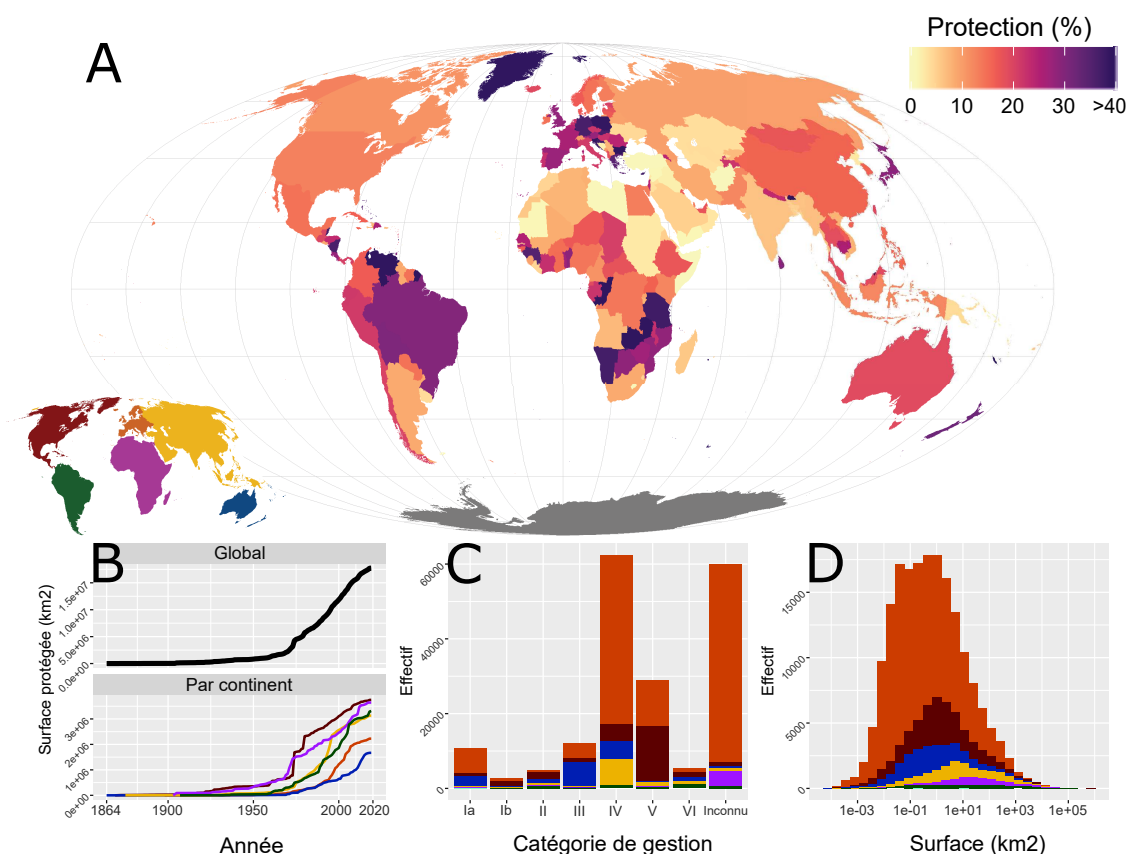


Figure 2 – Distribution des aires protégées terrestres mondiales. A : Proportion de territoire continental couvert par des aires protégées par pays. B : Surface couverte par des aires protégées à l'échelle globale et par continent (voir couleurs sur mini carte). C : Distribution des catégories de gestion de l'UICN par continent (Table 1). D : Distribution de la taille des aires protégées par continent. Les données du graphique A proviennent des calculs effectués par les gestionnaires de la *World Database on Protected Areas* (WDPA) et disponibles sur *protectedplanet.net*. Les graphiques B-D proviennent de calculs personnels effectués à partir des données brutes de la WDPA, version de Janvier 2020 (UNEP-WCMC & IUCN, 2020).

par la création du premier Parc National au Yellowstone (Phillips, 2004).

Les aires protégées se sont ensuite multipliées sur l'ensemble du globe pour atteindre aujourd'hui un nombre de 245 133 aires protégées enregistrées dans le monde (Fig.2A-B, (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020)). Elles couvrent aujourd'hui 15,2% des surfaces continentales et 7,4% des surfaces marines et sont présentes dans tous les pays (Fig.2, (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020)). Elles sont considérées comme le principal outil pour conserver la biodiversité (Watson et al., 2014; Maxwell et al., 2020).

Leur existence est consignée dans une base de données, la «*World Database on Protected Areas*» (WDPA) qui rassemble la majorité des aires protégées connues à ce jour (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020; Bingham et al., 2019). La plupart des aires protégées incluses dans cette base de données sont spatialisées (i.e., accompagnées d'un polygone cartographiant précisément les limites de chaque aire protégée) et sont suivies de quelques informations caractéristiques de ces aires protégées, telles que leur année de création, leur mode de désignation, leur taille, etc.

Les aires marines protégées et les aires terrestres diffèrent de manière importante dans leurs

enjeux et leurs pratiques et sont ainsi considérées de manière distincte. Au cours de cette thèse, nous nous concentrerons sur les aires protégées terrestres uniquement, mettant de côté les aires marines protégées.

2.2 Une diversité d'aires protégées

Bien que pouvant être rassemblées en un concept commun, les aires protégées n'ont rien d'homogène. Une première source d'hétérogénéité concerne l'ambition de leurs objectifs de protection. Par exemple, l'aire de répartition de la pie-grièche méridionale (Fig.1), inclut deux aires protégées adjacentes aux finalités complètement différentes. Le *Parque Nacional de Doñana*, sur la côte andalouse exclut toute vie humaine permanente et toute activité agricole, pour n'autoriser que des activités de sensibilisation à l'environnement dans un cadre strict. Partageant sa bordure ouest, le *Parque Natural de Doñana*, qui promeut une cohabitation entre nature et populations humaines, permet, de façon plus ou moins contrôlée, certaines activités humaines telles que l'agriculture, l'habitation, ou les tirs de missiles de la base militaire qu'il abrite. Leurs objectifs de conservation étant clairement différents, on ne peut pas espérer un effet homogène de ces deux aires protégées sur une espèce menacée par les activités humaines.

Cette diversité d'ambitions de conservation est consignée dans la WDPA sous le nom de «Catégorie de gestion» (UNEP-WCMC & IUCN, 2020). Cette information, renseignée par les pays lorsqu'ils déclarent leurs aires protégées à la WDPA, contient sept catégories d'aires protégées allant d'une «réserve naturelle intégrale» à une «aire protégée avec utilisation durable des ressources naturelles» (Table 1, Fig.2C). Il est important de noter que cette information est purement déclarative et dénote de l'intention de gestion des pays, en aucun cas de ce qu'il se passe concrètement sur le terrain. Ainsi une aire protégée déclarée comme réserve intégrale peut très

Table 1 – Catégories de gestion des aires protégées présentes dans la «World Database on Protected Areas» (WDPA) sous le nom de «IUCN category» (UNEP-WCMC & IUCN, 2020).

Catégorie de gestion	Description	Exemple
Ia	Réserve naturelle intégrale	<i>Réserve Biologique intégrale du Vercors</i>
Ib	Zone de nature sauvage	<i>Site d'intérêt scientifique de «Tufia», Espagne</i>
II	Parc National	<i>Parc National des Ecrins, zone cœur</i>
III	Monument ou élément naturel	<i>Réserve Naturelle Nationale de la Sainte-Victoire</i>
IV	Aire de gestion des habitats ou des espèces	<i>Sites «Camargue gardoise» gérés par le Conservatoire du Littoral</i>
V	Paysage terrestre ou marin protégé	<i>Parc Naturel Régional du Queyras</i>
VI	Aire protégée avec utilisation durable des ressources naturelles	<i>Parc périurbain de «Dehesa Boyal De Aceituna», Espagne</i>
Not Reported	Le fournisseur de donnée n'a pas précisé quelle catégorie de gestion correspondait à l'aire protégée	<i>Zone Natura 2000 de la Vallée du Gardon de Mialet</i>
Not Applicable	L'aire protégée ne correspond à aucune catégorie	<i>Réserve Man and Biosphere (MAB) des Cévennes</i>
Not Assigned	Le fournisseur a choisi de ne pas utiliser les catégories de gestion	<i>Zone Natura 2000 de «Negueira», Espagne</i>

bien n'appliquer aucune restriction sur les activités humaines en réalité. Autre point important, cette donnée est facultative, ce qui explique que 30% des aires protégées inscrites dans la WDPA ont une catégorie de gestion inconnue (i.e., «*Not Reported*» ou «*Not Assigned*» ou «*Not Applicable*»).

D'autre part, les aires protégées diffèrent entre elles par leur âge qui varie entre quelques mois à un siècle et demi (Fig.2B). Leur taille est également variable allant d'aires protégées très restreintes (par exemple, un arrêté préfectoral de protection de biotope couvrant quelques hectares autour d'un nid d'aigle de Bonelli, *Aquila fasciata*, en France) à des aires très étendues avec un record pour le Parc National «*Nationalparken i Nord-og Østgrønland*» couvrant 44% du Groenland, soit 972 000 km² (Fig.2D).

2.3 Une nécessité d'efficacité

Aussi diversifiées et répandues que soient les aires protégées, elles ne sont un outil pertinent que si elles sont efficaces dans leur objectif global : «atteindre la conservation à long terme de la nature» (Fig. 3).

Cette nécessité d'efficacité a notamment été soulignée dans les accords internationaux fixés en 2010 dans le cadre de la Convention pour la Diversité Biologique par le biais des objectifs d'Aichi, ou «*Aichi Targets*». Le 11^{ème} objectif d'Aichi est connu pour son ambition d'augmenter la surface d'aires protégées, fixant que 17% de la surface continentale devait être protégée en 2020 (SCBD, 2010). Cet objectif stipulait également que les aires protégées devaient être «gérées efficacement et équitablement», être localisées de façon stratégique afin de couvrir «les zones qui sont particulièrement importantes pour la diversité biologique et les services fournis par les écosystèmes» et de former un réseau «écologiquement représentatif» avec des aires protégées «bien reliées» (SCBD, 2010).

Ces multiples aspects sont tous nécessaires pour que l'outil que constituent les aires protégées permette d'atteindre la conservation de la nature à long terme. Il apparaît donc clairement que l'efficacité des aires protégées dans leur globalité ne peut être mesurée par une unique mesure puisqu'elles forment un objet à multiples facettes.

3. Les multiples facettes de l'efficacité des aires protégées

Pour que les aires protégées remplissent leur rôle dans la conservation de la nature à long terme, elles doivent à la fois être efficaces individuellement, et former un réseau permettant la conservation des espèces à plus large échelle. Les enjeux liés au réseau sont principalement à considérer lors de la conception de nouvelles aires protégées. Par conséquent, nous commencerons par explorer les facteurs permettant au réseau d'être efficace pour des raisons chronologiques. Nous discuterons ensuite de l'efficacité individuelle des aires protégées, dont les enjeux sont étalés sur toute leur durée de vie.

3.1 L'efficacité en tant que réseau

Dans un premier temps, supposons chaque aire protégée comme parfaitement efficace, c'est-à-dire que chaque aire protégée, au sein de ses frontières, permet de stopper les pressions anthropiques et de conserver les espèces. Pour que le réseau regroupant ces aires protégées

permettre la conservation des espèces à un niveau global, il faudra qu'il soit suffisamment étendu, qu'il comprenne les sites les plus importants pour la biodiversité, qu'il soit représentatif des espèces et écosystèmes et que les aires protégées soient bien connectées (Fig.3, Rodrigues and Cazalis (2020)).

3.1.1 Un réseau suffisamment étendu

Aussi efficaces que soient les aires protégées, elles ne pourront conserver la biodiversité dans son ensemble que si elles couvrent une surface suffisante. La proportion de surface qu'elles couvrent, aujourd'hui 15,2% pour la surface continentale (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020), est donc une facette clé de leur efficacité en tant que réseau. Les appels à continuer l'expansion des aires protégées sont courants et sont transcrits dans les engagements internationaux (SCBD, 2010, 2020). En effet, les études sur la représentativité de la biodiversité dans les aires protégées (discutées en partie 3.1.3) montrent clairement que la proportion de surface terrestre actuellement protégée est insuffisante pour permettre une conservation efficace de la biodiversité, mais il reste difficile de fixer objectivement la surface qui devrait l'être (Noss et al., 2012).

Cependant, augmenter la couverture des aires protégées est loin d'être suffisant pour conserver la biodiversité. Les objectifs d'augmentation de la surface d'aires protégées, tel que l'objectif d'Aichi 11, sont même accusés d'avoir des effets pervers. En effet, ils pourraient dévier les efforts de conservation vers l'augmentation de la surface protégée au détriment d'autres aspects nécessaires à l'efficacité du réseau d'aires protégées (Barnes et al., 2018; Visconti et al., 2019).

3.1.2 Un réseau comprenant les sites les plus importants pour la biodiversité

Indépendamment de sa surface, le réseau d'aires protégées doit couvrir des zones particulièrement importantes pour maximiser son effet sur la biodiversité. Bien qu'il semble relativement évident que des zones naturellement pauvres ou des zones desquelles la biodiversité a déjà été complètement anéantie ne sont pas des zones d'importance prioritaire pour la protection, il est difficile de définir les zones qui le sont. En particulier, cela nécessite de composer avec deux approches de la conservation, radicalement contraires et pourtant toutes les deux cruciales (Brooks et al., 2006; Sacre et al., 2019). D'une part, l'approche réactive considère de première importance la protection de régions qui font face à des pressions humaines en cours (par exemple la Forêt Atlantique du Brésil qui a perdu plus de 90% de sa surface (Myers et al., 2000)). D'autre part, l'approche proactive priorise la protection de régions dénuées de pressions humaines dans l'optique de garder les régions terrestres les plus sauvages (par exemple le cœur de la forêt amazonienne).

Du côté de l'approche réactive se trouve la cartographie des sites contenant les dernières populations d'espèces au bord de l'extinction, les «*Alliance for Zero Extinction sites*», comprenant par exemple un site englobant l'aire de répartition actuelle de la coquette de Guerrero. En 2013, 58,7% de ces sites d'extrême importance pour éviter les extinctions d'espèces n'étaient toujours pas protégés (Butchart et al., 2015), mettant en exergue le manque de protection de certaines zones clés pour conserver les espèces les plus proches de l'extinction. Du côté de l'approche proactive se trouvent les «*Wilderness areas*», qui concentrent les espaces les plus dénués de pression humaine et méritent à ce titre des efforts de conservation importants (Allan et al., 2017;

Maris, 2018). Ces zones sont actuellement protégées à hauteur de 22,1% (Maxwell et al., 2020).

L'UICN a développé un standard pour l'identification de zones d'importance globale pour la conservation de la biodiversité - les «*Key Biodiversity Areas*» (KBAs) - qui englobent ces deux approches de conservation. Une zone peut être qualifiée de KBA si elle remplit au moins un des onze critères basés sur la présence d'espèces endémiques ou menacées, l'intégrité écologique du site, la présence de processus biologiques exceptionnels ou l'irremplaçabilité du site (IUCN, 2016b). Actuellement 9% de la surface continentale terrestre a été qualifiée de KBA, dont plus de la moitié n'est pas couverte par une aire protégée (Maxwell et al., 2020), montrant là encore les efforts nécessaires pour atteindre la protection des zones les plus importantes pour la biodiversité.

3.1.3 Un réseau représentatif de la biodiversité

Si les aires protégées doivent conserver les écosystèmes et les espèces terrestres de manière globale, il faut au minimum, que chaque écosystème et chaque espèce soit présente dans les aires protégées, c'est-à-dire que le réseau d'aires protégées soit représentatif de la diversité d'écosystèmes et d'espèces. Par exemple, aucune aire protégée ne croise l'aire de répartition de la coquette de Guerrero (Fig.1), on ne peut donc en aucun cas espérer que les aires protégées seront capables de protéger cette espèce. Comme elle, 266 espèces d'oiseaux (dont 150 menacées) ont une aire de répartition qui n'était couverte par aucune aire protégée en 2013; certaines ayant une aire de répartition relativement large, jusqu'à 39 000 km² pour le faucon taita, *Falco fasciinucha* (Butchart et al., 2015). A cela s'ajoutent les 44,3% d'espèces d'oiseaux (78,9% des espèces menacées) qui n'étaient pas suffisamment couvertes par les aires protégées. Depuis 2010 la représentativité des espèces a augmenté mais à un taux relativement faible, passant de 41% d'espèces d'oiseaux bien représentées à 45% (Maxwell et al., 2020). Cette couverture incomplète de la diversité spécifique se traduit au niveau des assemblages par une couverture limitée de la diversité fonctionnelle et phylogénétique par les aires protégées (Brum et al., 2017).

Au niveau des écosystèmes, seules 41% des écorégions terrestres étaient couvertes par plus de 17% d'aires protégées en 2013 (Butchart et al., 2015) alors que certains biomes étaient particulièrement peu protégés. Ainsi les prairies, savanes et garrigues tempérées n'étaient couvertes qu'à 4%, tandis que les forêts boréales, les forêts sèches tropicales et les déserts atteignaient péniblement les 10% (Butchart et al., 2015). Entre 2010 et 2020, certains de ces biomes ont vu leur couverture d'aires protégées fortement augmenter (par exemple, + 34,5% pour les déserts) alors que d'autres ont stagné (par exemple, + 0,7% pour les forêts sèches tropicales), soulignant l'hétérogénéité dans la conservation de la biodiversité entre types d'écosystèmes (Maxwell et al., 2020).

La représentativité des espèces et écosystèmes dans le réseau d'aires protégées est bien évidemment fonction de la quantité totale d'aires protégées mais pas uniquement : le choix de la localisation des aires protégées joue un rôle crucial. Pourtant, ces choix ont été faits de manière peu stratégique, menant le réseau actuel à une représentativité bien moindre que ce qui aurait pu être atteint. Par exemple, Venter et al. (2018) ont mis en évidence que la localisation des aires protégées était négativement corrélée avec le potentiel agricole, alors qu'il n'était pas corrélé avec la richesse en vertébrés menacés, cela étant aussi vrai pour les anciennes aires protégées que les plus récentes. D'après cette étude, les aires protégées créées entre 2004 et 2014

n'avaient permis d'augmenter que de 85 le nombre d'espèces ayant une protection adéquate, alors qu'une localisation stratégique de la même surface d'aires protégées aurait permis à 3 000 espèces d'atteindre cette protection (Venter et al., 2018). De la même manière, Pollock et al. (2017) ont montré que la diversité fonctionnelle et phylogénétique des assemblages d'oiseaux et de mammifères terrestres était couverte de manière suboptimale par les aires protégées; cette couverture pouvant être triplée avec une augmentation optimisée de la surface protégée de 5%.

3.1.4 Un réseau bien connecté

Pour permettre la conservation des espèces à long terme, il est également important que les aires protégées soient connectées pour permettre l'échange d'individus. Cela est particulièrement crucial dans des contextes tels que la Forêt Atlantique brésilienne, où les aires protégées peuvent être associées à des îles d'habitat naturel au milieu d'une matrice de pressions anthropiques (da Silva et al., 2018; Hansen and DeFries, 2007). La majorité des aires protégées étant trop petites pour maintenir des populations viables complètement isolées, il apparaît clair que le réseau d'aires protégées ne pourra permettre la conservation des espèces que si les aires protégées sont suffisamment connectées entre elles (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020). Cette connexion devrait permettre la dispersion des individus d'une aire protégée à l'autre et ainsi d'éviter l'isolement génétique des populations. Des métriques de mesure de la connectivité des aires protégées ont été développées et suggèrent que 9,3% de la surface continentale est couverte par des aires protégées suffisamment connectées pour les espèces ayant une distance de dispersion de 10 km (Saura et al., 2017) tandis que seuls 30% des pays ont des réseaux d'aires protégées suffisamment connectés (Saura et al., 2018). Pour améliorer ces scores, il est nécessaire d'augmenter la surface protégée (notamment pour certains pays où elle est trop réduite pour permettre une connexion adéquate entre aires protégées), de localiser stratégiquement les nouvelles aires protégées mais également d'augmenter la perméabilité des surfaces non protégées pour créer des liens entre aires protégées distantes (Saura et al., 2018).

Un autre aspect lié à la connectivité des aires protégées concerne les espèces migratrices qui, pour être conservées, doivent pouvoir se reproduire mais également survivre à leurs migrations et à leur hivernage. L'analyse de la route migratoire de 1 400 espèces d'oiseaux a par exemple permis d'établir que seules 9% de ces espèces étaient suffisamment couvertes par des aires protégées sur l'ensemble de leur aire de répartition annuelle (Runge et al., 2015).

Enfin, la connectivité des aires protégées semble essentielle dans le contexte de changements climatiques qui conduit de nombreuses espèces à décaler leur aire de répartition (Devictor et al., 2012; Hobbs et al., 2018) si elles peuvent faciliter la colonisation de nouveaux sites plus propices. Cet effet de facilitation des aires protégées a été très clairement mis en évidence pour six espèces d'oiseaux de milieux aquatiques qui, décalant leur aire de répartition vers le nord, ont récemment colonisé la Grande-Bretagne. Ces six espèces se sont principalement installées dans des aires protégées dans les premières années, avant de coloniser des espaces non-protégés les années suivantes (Hiley et al., 2013). De manière similaire, une étude française a montré que les assemblages d'oiseaux se trouvant dans les aires protégées répondaient plus rapidement aux changements climatiques, c'est-à-dire que les aires protégées étaient plus utilisées que les espaces

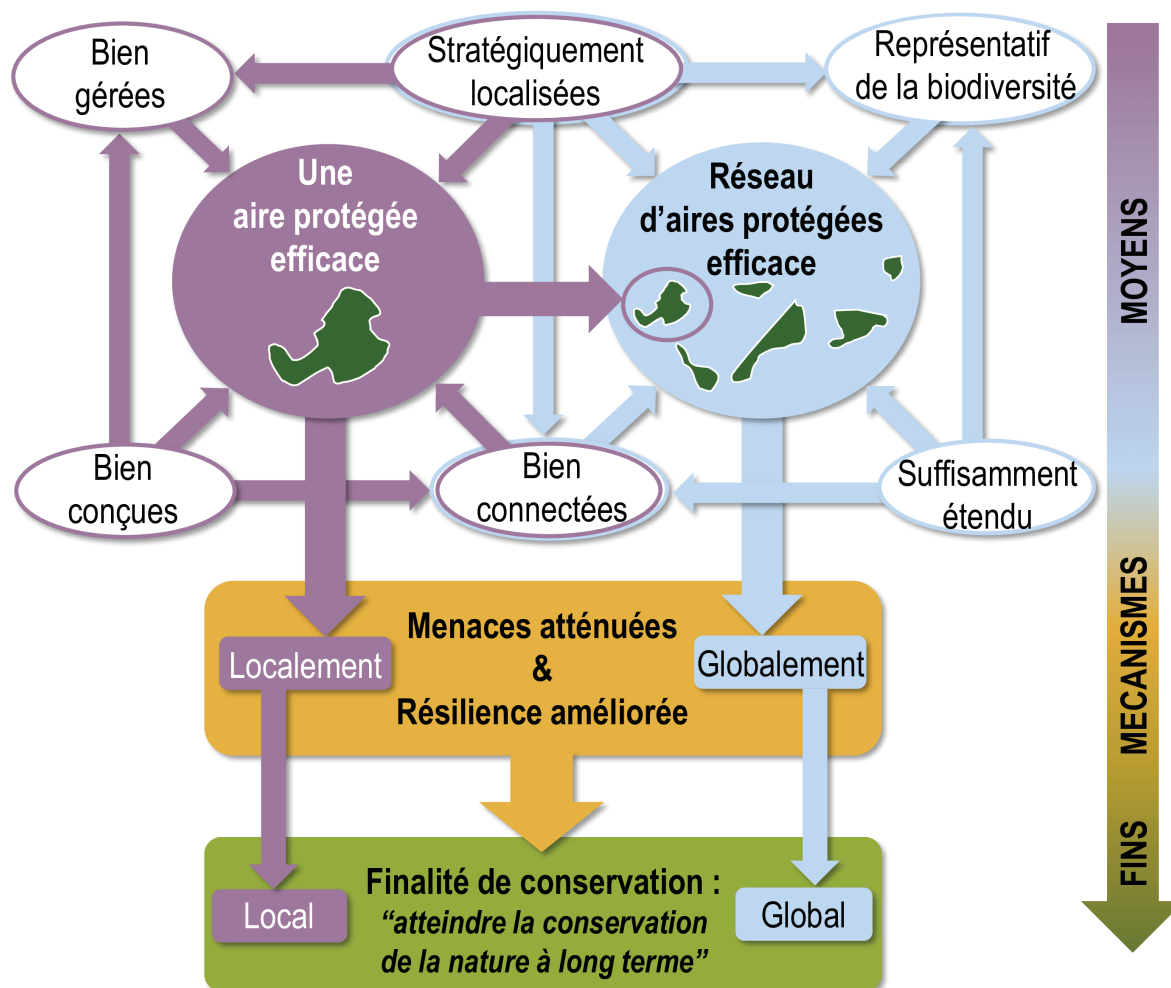


Figure 3 – Différentes facettes de la mesure de l'efficacité des aires protégées, des moyens aux mécanismes et aux fins. Les flèches indiquent la direction des effets entre éléments (par exemple, une localisation stratégique impacte la représentativité). Adaptée de Rodrigues and Cazalis (2020).

non protégés dans le décalage d'aire de répartition vers le nord (Gaüzère et al., 2016).

3.2 L'efficacité individuelle des aires protégées

Raisonnons maintenant à l'inverse : supposons que les aires protégées soient localisées de manière optimale créant un réseau suffisamment étendu, représentatif, connecté et couvrant les zones les plus importantes pour la biodiversité. Il n'en demeure pas moins que ce réseau ne sera efficace que si les aires protégées qui le constituent sont individuellement efficaces dans la préservation de la biodiversité qu'elles abritent (Fig.3, Rodrigues and Cazalis (2020)).

L'objectif des aires protégées étant de permettre la conservation à long-terme de la biodiversité, leur efficacité localement se lit sur les tendances de biodiversité. Une aire protégée sera ainsi inefficace si son implémentation n'a aucune influence sur la perte de biodiversité. Cela peut être le cas si la création officielle de l'aire protégée n'est suivie par aucune mesure concrète sur le terrain. De telles aires protégées, qui n'existent que par le tracé de leurs limites sur une carte, sont qualifiées de «*paper parks*» ou «parcs en papier» (Pringle, 2017). Au contraire, une aire protégée

parfaitement efficace se traduit par l'empêchement du déclin de la biodiversité qui aurait eu lieu sans cette protection, voire dans certains cas par le rétablissement des populations. Cette efficacité maximale serait le produit d'une chaîne partant d'une gestion efficace dans les bordures de l'aire protégée (par exemple, interdiction de la chasse, contrôle des changements d'utilisation des sols, contrôle des activités de dérangement...) qui permettrait de supprimer les pressions humaines et ainsi de stopper le déclin de biodiversité (Fig.3).

Ainsi, l'efficacité réelle des aires protégées ne peut se mesurer que sur la biodiversité elle-même, puisque la gestion des aires protégées et la réduction des pressions anthropiques ne seront jugées efficaces que si elles empêchent à terme le déclin de la biodiversité. Cependant, la mesure de ces aspects intermédiaires s'avère utile, soit pour être utilisées comme proxy (quand la mesure de l'effet des aires protégées sur la biodiversité est impossible) soit pour comprendre les mécanismes menant à une conservation efficace de la biodiversité. De ce fait, la littérature sur l'efficacité individuelle des aires protégées contient des études mesurant (1) les moyens dont jouissent les aires protégées pour mettre en place des mesures de gestion, (2) l'effet des aires protégées sur les pressions humaines, et (3) leur effet sur la biodiversité.

3.2.1 Les moyens des aires protégées

Contre les pressions anthropiques dans une aire protégée nécessite des moyens : des gardes et véhicules pour empêcher le braconnage d'outarde à tête noire en Inde, du personnel pour contrôler la déforestation qui atteint le ara hyacinthe au Brésil (Fig.1). Des données sur les moyens des aires protégées sont collectées et rassemblées dans la «*Protected Area Management Effectiveness database*» (PAME). Cette base de données contient 27 665 évaluations réalisées dans 21 402 aires protégées à travers le monde (UNEP-WCMC & IUCN, 2020).

Ces données ont montré à de nombreuses reprises que la majorité des aires protégées sont dotées de moyens humains et financiers insuffisants pour atteindre leurs objectifs. Une étude récente a par exemple trouvé que 78% des 2 167 aires protégées de leur échantillon avaient des ressources insuffisantes, particulièrement dans les Néotropiques (Coad et al., 2019). La suffisance de ces moyens dépend fortement de la façon dont l'aire protégée a été conçue spatialement (Fig.3) puisque sa forme et sa taille vont par exemple influencer la possibilité pour les agents des aires protégées de contrôler les activités humaines (par exemple, patrouilles anti-braconnage). Elle dépend également du contexte dans lequel l'aire protégée est créée. Si une aire protégée venait à être créée dans les quelques dizaines de kilomètres carrés restants à la coquette de Guerrero (Fig.1), ses besoins de moyens et de soutien seraient très importants puisque cette espèce vit dans une zone de culture de drogue, aux mains des cartels (IUCN, 2018b).

Bien que les moyens humains et financiers soient nécessaires pour rendre une aire protégée efficace, ils ne sont pas suffisants et ne nous informent donc pas sur l'effet réel des aires protégées sur le terrain. Pour cela il faut donc observer comment évoluent les pressions humaines et la biodiversité dans les aires protégées.

3.2.2 La réduction des pressions anthropiques

Les images satellite sont largement utilisées dans les études s'intéressant à l'efficacité des aires protégées dans l'atténuation des pressions humaines en permettant notamment de cartographier

l'évolution de l'utilisation des sols. Une étude globale a montré que 75% des pays voyaient leur taux de conversion d'habitats naturels réduit dans les aires protégées entre 2000 et 2005, par rapport à des sites non-protégés similaires (Joppa and Pfaff, 2010). Cet effet est particulièrement clair sur les forêts, puisque de nombreuses études montrent que les aires protégées réduisent, mais n'empêchent pas complètement, la déforestation (Nelson and Chomitz, 2009; Andam et al., 2008; Eklund et al., 2016; Spracklen et al., 2015). Une attention plus particulière peut être portée sur l'extension des infrastructures urbaines par le biais des tendances de l'éclairage nocturne. Là-encore, les aires protégées semblent atténuer l'augmentation de la pression humaine, qui a tendance à augmenter fortement dans la périphérie (25-75 km) des aires protégées (Guetté et al., 2018).

L'indice d'empreinte écologique, regroupant des données satellite d'utilisation des sols, de densité humaine, de l'éclairage nocturne et des infrastructures de transport (Venter et al., 2016b), peut également être utilisé pour suivre l'évolution des pressions humaines dans les aires protégées. Jones et al. (2018) ont ainsi montré que l'empreinte écologique était plus faible dans les aires protégées (car elles sont souvent créées dans des sites relativement naturels) tandis que 32,8% de la surface protégée terrestre était sous une empreinte écologique intense. Une autre étude a comparé, dans des aires sauvages, les «*Wilderness areas*», l'augmentation de cet indice dans les aires protégées par rapport à des sites non protégés similaires et a montré que l'empreinte écologique augmentait moins rapidement dans les aires protégées qu'à l'extérieur (respectivement + 0,20 et + 0,32) entre 1993 et 2009 (Anderson and Mammides, 2019). Au contraire, (Geldmann et al., 2019) n'ont mesuré un effet significatif des aires protégées sur l'évolution de la pression humaine que dans les forêts. Cela suggère une efficacité faible ou nulle des aires protégées non forestières dans l'atténuation des pressions anthropiques. De nouvelles études seraient nécessaires pour trancher ce point.

D'autres pressions ne peuvent pas être mesurées par satellite et requièrent une présence sur le terrain pour récolter les données. De ce fait, l'effet des aires protégées sur ces pressions est moins connu et son étude est plus locale. (Bruner et al., 2001) par exemple ont montré que les 93 aires protégées tropicales étudiées dans leur analyse réduisaient la probabilité de dégradation de la forêt par coupe partielle et réduisait également les activités illégales de chasse. Ce même constat a été fait au Rwanda où une fréquentation régulière de rangers a conduit à un arrêt de la fréquentation de certains sites par les braconniers (Moore et al., 2017). Les aires protégées peuvent également s'avérer efficaces pour diminuer les menaces liées aux espèces invasives en étant imperméables à leur colonisation (Giakoumi and Pey, 2017; Hiley et al., 2016), mais les études sur ce sujet restent très rares.

3.2.3 L'empêchement du déclin de la biodiversité

L'efficacité des aires protégées telle que définie dans cette thèse – permettre d'atteindre la conservation de la nature à long-terme (Fig.3) – doit se traduire par un arrêt du déclin de la biodiversité dans les aires protégées (i.e., tendances de population stables), voire le rétablissement des populations (i.e., tendances de population positives). Sur cette base, il apparaît clair que les aires protégées ne sont actuellement pas parfaitement efficaces puisque de nombreux déclin

3. LES MULTIPLES FACETTES DE L'EFFICACITÉ DES AIRES PROTÉGÉES

de populations sont constatés en leur sein. Une étude regroupant des données temporelles de 583 populations africaines de mammifères dans des aires protégées a mis en évidence un déclin moyen de 59% de ces populations entre 1970 et 2005 (Craigie et al., 2010). De façon similaire, un déclin de 76% de la biomasse d'insectes volants a été mesuré dans 63 aires protégées allemandes entre 1989 et 2016 (Hallmann et al., 2017).

Bien qu'elles ne soient pas parfaitement efficaces, les aires protégées peuvent être considérées comme partiellement efficaces si elles atténuent le déclin, c'est-à-dire si les populations subissent un déclin moins important grâce à la protection. La question n'est alors plus de savoir si les populations déclinent dans les aires protégées, mais de savoir si les tendances de population dans les aires protégées sont moins négatives que dans les sites non protégés (c'est-à-dire que les populations déclineraient plus hors des aires protégées, voire déclineraient hors des aires protégées et seraient stables dans les aires protégées). Certaines études mettent en évidence l'efficacité des aires protégées en comparant les tendances de populations d'espèces dans des sites protégés et des sites non protégés. C'est par exemple le cas de Gamero et al. (2017) qui montrent que les tendances de population des espèces d'oiseaux de plaines agricoles en Europe chutent moins dans les Zones de Protection Spéciales que dans les sites non protégés. D'autres études, qui sont plus fréquentes en raison de la rareté des jeux de données temporels, comparent les abondances d'espèces à un temps T, supposant qu'elles reflètent des tendances passées. Au *Parque Nacional de Doñana* (Espagne), par exemple, les blaireaux européens, *Meles meles*, sont trois fois plus nombreux qu'à l'extérieur. Les auteurs expliquent cela par une tendance de population moins négative dans l'aire protégée, grâce à une réduction de la mortalité induite par le braconnage et les collisions routières (Revilla et al., 2001). De la même façon, les populations de grands aigles sont en moyenne cinq fois plus nombreuses dans le cœur des aires protégées du Botswana qu'à l'extérieur (Herremans and Herremans-Tonnoeyr, 2000). Ce patron suggère là aussi des tendances moins négatives, voire stables, dans les aires protégées par rapport à l'extérieur. Au Sundaland, l'efficacité de certaines aires protégées est indéniable puisque treize espèces de Galliformes, dont trois endémiques, semblent avoir localement disparu de tous les sites non-protégés sur lesquels elles étaient présentes (Boakes et al., 2018). Les aires protégées forment alors le dernier rempart face à l'extinction des espèces.

Au niveau des assemblages, cet effet des aires protégées se traduit parfois par une baisse moins importante de l'abondance totale ou de la richesse spécifique dans les aires protégées qu'à l'extérieur (Coetzee et al., 2014; Gray et al., 2016; Greve et al., 2011; Kerbirou et al., 2018). En effet, dans une étude de terrain menée en Afrique du Sud, Greve et al. (2011) ont trouvé des assemblages avec une richesse spécifique et une abondance totale plus importantes dans les aires protégées, suggérant des tendances moins négatives. Plus globalement, Gray et al. (2016), en rassemblant les données de 156 études à travers le monde, trouvent une richesse et une abondance totale respectivement 14,5% et 10,6% plus élevée dans les aires protégées, en comparaison à des sites similaires non-protégés (*cf.* Partie 4. de cette introduction).

Cependant, comme discuté dans la partie 1. de cette introduction, la richesse spécifique seule est souvent inappropriée pour mesurer la transformation des assemblages et n'est donc

probablement pas l'indice le plus pertinent pour mesurer l'efficacité des aires protégées. Une étude de terrain réalisée au Mexique met notamment en avant le rôle des aires protégées dans l'empêchement du remplacement des espèces (Hiley et al., 2016). En effet, cette étude mesure un effet négatif des aires protégées sur la richesse spécifique en oiseaux, ce qui pourrait laisser penser que les aires protégées ont un effet néfaste pour la biodiversité. Néanmoins, en s'intéressant à la composition des assemblages, les auteur·rice·s constatent plusieurs points : (1) les sites non-protégés ont une composition plus similaires entre eux que les sites protégés, (2) l'augmentation de la richesse dans les sites non-protégés est due à l'arrivée d'espèces généralistes, et (3) ces sites présentent moins d'espèces en déclin mais plus d'espèces invasives. L'ensemble de ces observations témoigne d'une homogénéisation biotique qui a été évitée, ou limitée, dans les aires protégées. De nombreuses études montrent une hétérogénéité forte dans la réponse des espèces aux aires protégées (Beaudrot et al., 2016) et dépendante des traits des espèces. Plusieurs études ont par exemple mis en évidence des réponses aux aires protégées plus positives de la part des espèces spécialistes que des généralistes (Kerbiriou et al., 2018; Pellissier et al., 2020; Asefa et al., 2017; Gamero et al., 2017). De même, les espèces endémiques semblent répondre particulièrement positivement aux aires protégées (Barnes et al., 2015), ou encore, chez les oiseaux, les guildes de frugivores et insectivores sont plus favorisés par les aires protégées que les granivores (Duckworth and Altwegg, 2018; Greve et al., 2011).

4. Les difficultés de mesurer l'effet des aires protégées

Les exemples d'études citées dans le paragraphe précédent mettent clairement en évidence la nécessité, pour mesurer l'effet des aires protégées sur les populations, de comparer les tendances de populations dans des sites protégés et dans des sites non protégés qui serviront de contrôle pour estimer la différence que font les aires protégées. L'identification de ces sites contrôle est loin d'être triviale et nécessite un effort conceptuel. A cette difficulté s'ajoute une difficulté pratique liée à la rareté des données permettant la mesure de l'efficacité des aires protégées à large échelle.

4.1 La mesure idéale de l'efficacité

L'efficacité d'une aire protégée, telle que nous l'entendons dans cette thèse, correspond à la perte de biodiversité à l'intérieur de l'aire protégée qui a été évitée grâce à la protection (Fig. 4A). En d'autres termes, cela correspond à la différence entre la biodiversité existante actuellement dans un site protégé et la biodiversité qui aurait été présente dans ce même site sous l'hypothèse qu'il n'ait pas été protégé. Cette efficacité varie entre une valeur nulle si l'aire protégée n'a eu aucun effet sur la tendance de biodiversité et une efficacité parfaite quand les déclin de biodiversité sont complètement stoppés par la protection, voire que la biodiversité augmente pour rétablir des niveaux de population antérieurs.

La mesure stricte de l'efficacité des aires protégées est donc intrinsèquement impossible puisqu'elle nécessite de savoir ce qui serait advenu d'un site qui dans les faits a été protégé, s'il avait été laissé sans protection (Fig.4A). Il apparaît donc inévitable pour mesurer l'efficacité d'une aire protégée de comparer la biodiversité présente dans ce site à la biodiversité présente dans un

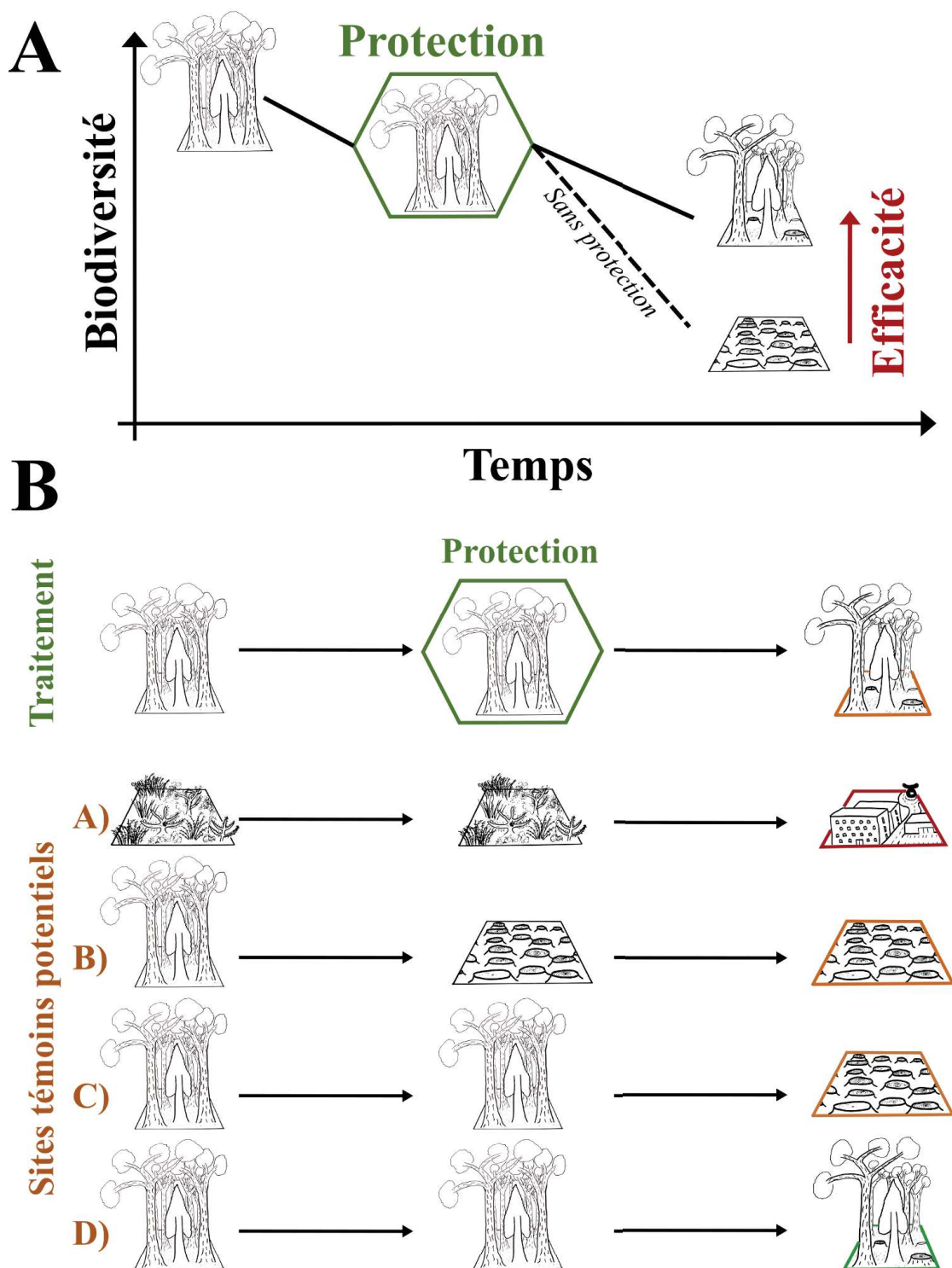


Figure 4 – Représentation schématique de la mesure idéale de l'efficacité des aires protégées (A) et des enjeux conceptuels de cette mesure liés à la nécessité d'utiliser des sites témoins pour mesurer l'efficacité du traitement (B). Sur le graphique B, la couleur des trapèzes dans la colonne de droite (habitat à l'heure actuelle), représente l'importance des pressions humaines dans les environs du site (rouge > orange > vert).

site non-protégé qui servira de site contrôle.

4.2 Trouver le bon site contrôle

La mesure de l'efficacité des aires protégées étant très dépendante du choix du site contrôle utilisé, ce choix constitue un élément méthodologique central et sera en ligne de fond des deux premiers chapitres de cette thèse. Nous n'allons pas ici décrire tous les tenants et aboutissants de ces choix mais allons en dresser les grandes lignes théoriques.

Le premier point commun qu'un site contrôle doit avoir avec un site situé dans une aire protégée dont nous souhaitons mesurer l'efficacité est son habitat au moment où l'aire protégée a été créée. En effet, comparer un site protégé qui était couvert par de la forêt quand il a été protégé (site traitement sur la Fig.4B) à un site qui était originellement couvert par des arbustes (site A sur la Fig. 4B) ne permettrait pas de mesurer l'efficacité des aires protégées. Leur différence de biodiversité serait majoritairement due à des différences d'habitat. De la même façon, comparer notre site protégé à un site ayant le même habitat originel mais ayant subi des perturbations humaines antérieures à la protection (site B sur la Fig. 4B) conduirait à une surestimation de l'efficacité de l'aire protégée. Il convient donc d'utiliser comme site contrôle un site qui présentait le même habitat que le site protégé, au moment où la protection a été mise en place (sites C et D sur la Fig. 4B).

Le second point commun que doivent avoir le site contrôle et le site protégé est la probabilité de subir une perturbation, sous l'hypothèse d'absence de protection. En effet, deux sites non-protégés ayant à un moment donné le même habitat (par ex les sites C et D sur la Fig. 4B) vont évoluer différemment selon la pression anthropique qui pèse sur eux. Si l'un d'eux venait à être protégé, il serait donc incorrect d'attribuer toute différence de devenir de ces sites à la protection. Le site «Traitement» de la Fig. 4B ne peut ainsi pas être comparé au site D car aucune pression ne pèse sur ce dernier alors que le site «Traitement» est entouré de pressions importantes. Le fait qu'ils restent tous deux couverts par de la forêt légèrement dégradée ne signifie donc pas nécessairement que l'aire protégée est inutile : elle a potentiellement empêché des événements de déforestation qui seraient advenus sans protection comme cela a été le cas sur le site C. Le site C paraît un bon contrôle puisqu'il présentait le même habitat que le site protégé au moment où l'aire protégée a été créée et qu'il subissait des pressions anthropiques similaires.

En pratique, nous verrons au long des deux premiers chapitres de cette thèse qu'il est souvent délicat de trouver l'équilibre entre deux extrêmes quand des données temporelles de l'habitat sont indisponibles. D'un côté, comparer uniquement des sites dont l'habitat actuel est similaire amène à une sous-estimation de l'efficacité des aires protégées, puisque cette mesure ne considère pas l'effet que peuvent avoir les aires protégées en réduisant la conversion d'habitat. De l'autre côté, considérer toute différence de biodiversité entre un site protégé et un site non-protégé conduit à une surestimation de l'efficacité des aires protégées, puisque cette mesure considèrera toute différence comme un signe de l'efficacité des aires protégées, alors qu'une partie de cette différence sera due à un biais de localisation des aires protégées vers les zones peu convoitées par les activités humaines (Joppa and Pfaff, 2009; Venter et al., 2018).

Ces considérations pratiques, seront explorées plus en profondeur dans les introductions des

deux premiers chapitres de cette thèse, qui s'intéressent à l'efficacité des aires protégées dans la conservation des oiseaux dans deux zones différentes : l'Amérique du Nord (uniquement États-Unis et Canada) dans le premier chapitre, et dans les forêts tropicales de huit points chauds de biodiversité dans le second chapitre. Par souci didactique, le choix des contrôles a été ici présenté dans une approche quasi-expérimentale (comment trouver le bon site contrôle pour un site protégé), alors qu'ils se traduiront au cœur des chapitres par des approches statistiques. Pour cela nous appliquerons, dans nos modèles, des contrôles pour des variables associées au biais de localisation des aires protégées, méthodes qui seront détaillées dans les chapitres.

4.3 Trouver les bonnes données

La mesure de l'effet des aires protégées sur les populations est également contrainte par l'existence des données de biodiversité qui permettront de comparer les assemblages entre sites protégés et non-protégés.

Une dichotomie majeure dans les données de biodiversité est la différence entre les données de «présence-seule» et les données de «présence-absence». Les données de «présence-seule» sont par exemple des données récoltées par une ornithologue qui se baladerait autour de Portel, au Nord-Est du Brésil, et rapporterait trois observations de ara hyacinthe dans des sites différents. Cela nous informerait sur les lieux de présence de cette espèce mais ne nous indiquerait ni que les aras n'étaient pas présents dans d'autres sites visités, ni que d'autres espèces comme le manakin auréole, *Pipra aureola*, n'étaient pas présentes sur ces sites. Ces données sont difficiles à utiliser pour comparer des assemblages et donc pour mesurer l'efficacité des aires protégées. On leur préfère les données de «présence-absence» qui sont en général constituées de listes complètes d'espèces détectées. Si l'ornithologue brésilienne mentionnée précédemment déclare avoir rapporté dans la base de données toutes les espèces qu'elle a observées et identifiées, cela nous indique non seulement que le ara hyacinthe a été observé mais également que le manakin auréole n'a pas été observé. Cela veut dire qu'il était absent du site, ou bien qu'il était présent mais n'a pas été détecté. Ces données, en considérant prudemment les biais liés à des différences de détection, permettent de comparer les assemblages et donc de mesurer l'efficacité des aires protégées. Elles peuvent également inclure des données d'abondance des espèces (par exemple : huit aras hyacinthes ont été observés sur un site mais zéro manakin auréole). Elles seront au centre de cette thèse.

Les données de «présence-absence» peuvent être récoltées par différents moyens. Certaines études utilisent des données récoltées spécifiquement pour répondre à cette question (Hiley et al., 2016; da Silva et al., 2018) ou issues d'autres travaux de recherche (Gray et al., 2016). Cependant, la majorité des études se basent sur des données issues de jeux de données récoltés par des naturalistes bénévoles tels que des atlas (Barnes et al., 2015; Duckworth and Altwegg, 2018) ou des jeux de données récoltés par protocoles standardisés (Gaget et al., 2020; Pellissier et al., 2020; Devictor et al., 2007), souvent liés à des projets de sciences participatives.

Ces protocoles standardisés sont par exemple les suivis d'oiseaux nicheurs menés par des ornithologues bénévoles. Ces ornithologues se voient attribuer un site sur lequel il faudra échantillonner chaque année, à une date donnée, pendant une durée fixe, les oiseaux qui

s'y trouvent. En Amérique du Nord par exemple, les ornithologues participant à la «*Breeding Bird Survey*» arpentent des routes de 40 km en s'arrêtant à chaque kilomètre pour noter les oiseaux vus ou entendus pendant 3 minutes. En France, les ornithologues participant au «Suivi Temporel des Oiseaux Communs» réalisent 10 points d'écoute dans un carré de 2 km de côté et notent les espèces vues ou entendues durant une période de 5 minutes. Ces données incluent automatiquement des données sur l'absence (ou non-détection) des espèces puisque les observateur-riche-s se doivent de rapporter toutes les espèces observées. Elles sont très utilisées pour la mesure de l'efficacité des aires protégées car elles sont aisément comparables grâce à l'application d'un protocole commun mais également parce qu'elles incluent en général des données d'abondance et que les sites suivis sont nombreux et répartis sur de grands territoires. Le chapitre 1 de cette thèse est basé sur le jeu de données standardisé de la «*Breeding Bird Survey*».

Malheureusement de tels jeux de données n'existent pas dans tous les pays et sont principalement concentrés en Amérique du Nord, en Europe et en Océanie, étant presque absents des milieux tropicaux (Chandler et al., 2017). De ce fait, l'efficacité des aires protégées dans la conservation des espèces tropicales est peu étudiée. Une base de données plus récente permet de combler partiellement ce manque : la base de données eBird. Cette base de données accueille une quantité massive de données récoltées tout au long de l'année, sur l'ensemble du globe et par une multitude d'observateur-riche-s. La grande liberté laissée aux observateur-riche-s crée une forte hétérogénéité dans les données. En effet, une certaine observatrice notera peut-être toutes les espèces observées durant une journée entière dédiée à l'ornithologie, alors qu'un autre rapportera uniquement les trois espèces les plus intéressantes observées pendant qu'il buvait un thé depuis son balcon en période de confinement. Cette hétérogénéité rend la comparaison des données plus délicate, mais possible grâce à un certain nombre d'informations précisées par les observateur-riche-s quant à leur effort d'échantillonnage. Cette base de données a été utilisée dans deux chapitres de cette thèse, l'un à travers huit points chauds de biodiversité tropicaux (en Amérique du Sud et Centrale, en Afrique et en Asie) et l'autre à travers l'Amérique toute entière.

4.4 Dépasser la binarité de la protection pour un gradient de qualité

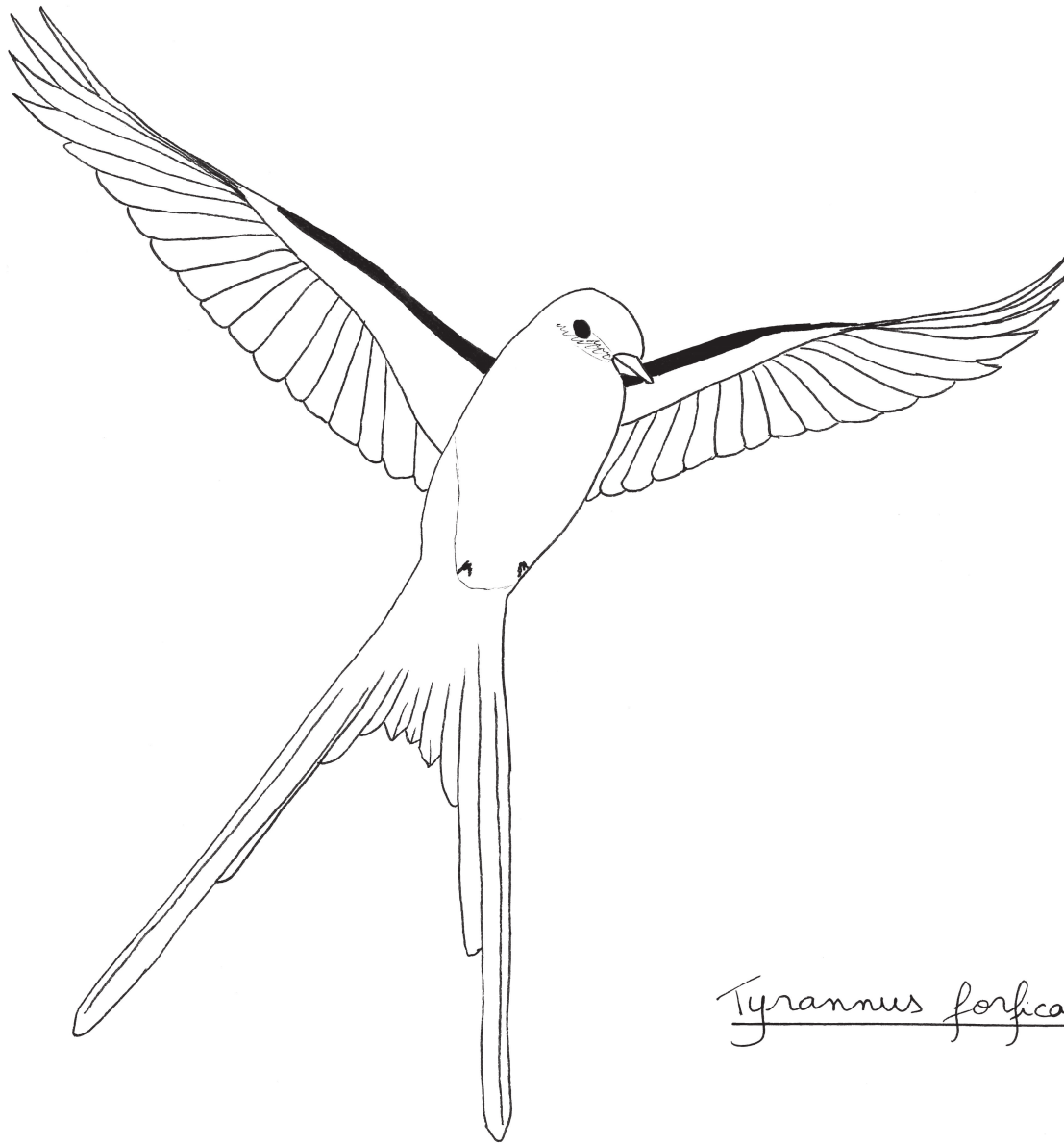
Jusqu'ici nous avons considéré l'efficacité des aires protégées comme une valeur commune à toutes les aires protégées visant à mettre en exergue l'effet du réseau d'aires protégées sur la biodiversité (Fig. 3). Pour autant, les aires protégées sont loin d'être homogènes (cf. Fig.2 et partie 2.2 de cette introduction) et il convient donc d'appréhender leur diversité qui se traduit probablement par une variation de leur efficacité. Par exemple, bien que les résultats soient souvent non-significatifs, de nombreuses études comparent l'efficacité des aires protégées selon leur catégorie de gestion (Fig.2) (Anderson and Mammides, 2019; Coetzee et al., 2014; Gray et al., 2016). De manière similaire, deux études sur des populations animales suggèrent que les aires protégées qui sont petites et récentes sont plus efficaces, car elles sont en général localisées de façon plus stratégique (Geldmann et al., 2018; Gray et al., 2016).

Des différences d'efficacité entre types d'aires protégées sont explorées, de manière succincte, dans le chapitre 1 de cette thèse et sont au cœur du chapitre 3. Ce chapitre a pour but de mesurer l'adéquation entre le besoin de protection des espèces (en considérant les espèces sur un gradient

de sensibilité aux pressions anthropiques) et la protection qui leur est offerte (en considérant les aires protégées sur un gradient d'anthropisation) par le biais de l'indice d'empreinte écologique ou «*Human Footprint*» (Venter et al., 2016b). Nous nous demanderons donc si les espèces d'oiseaux les plus sensibles aux activités humaines ont accès à des aires protégées suffisamment intactes pour être protégées efficacement.

4.5 L'effet des aires protégées sur les comportements humains

Pour finir, nous dépasserons les considérations purement écologiques visant à mesurer l'effet des aires protégées sur les populations d'oiseaux pour nous intéresser au rôle qu'elles peuvent jouer dans la sensibilisation aux problématiques environnementales sur les populations humaines. En effet, il est bien connu par la Psychologie de la Conservation que la présence d'un environnement naturel, ainsi que l'exposition à des activités récréatives de nature ou à des actions de sensibilisation renforce la conscience écologique des individus, ce qui peut conduire à une augmentation des comportements pro-environnementaux (Clayton and Myers, 2015c; Gifford and Nilsson, 2014; Spence et al., 2012). Nous pouvons donc imaginer que la présence d'une aire protégée autour de notre lieu de vie influence positivement nos comportements et ainsi que les aires protégées jouent un rôle dans la conservation de la connexion entre les humains et la nature, et dans l'adoption de modes de vie plus respectueux de l'environnement. L'efficacité des aires protégées pourrait alors également se mesurer en s'intéressant aux comportements humains. Cette question de l'effet des aires protégées sur les comportements humains, jusqu'alors absente de la littérature scientifique sera traitée dans le Chapitre 4 de cette thèse, dans lequel nous comparerons trois types de comportements pro-environnementaux (vote écologiste, adhésion à des ONG de protection de la nature, et participation à des programmes de sciences participatives) dans les communes de France Métropolitaine en fonction de leur distance à un Parc National ou à un Parc Naturel Régional.



Tyrannus forficatus

Chapitre 1

Utilisation d'un jeu de données de suivi de biodiversité à large échelle pour tester l'efficacité des aires protégées dans la protection des oiseaux d'Amérique du Nord

Comme annoncé dans l'Introduction générale, les deux premiers chapitres de cette thèse vont partager l'objectif de mesurer l'effet des aires protégées sur les populations d'oiseaux. En revanche, la zone géographique d'intérêt et l'approche utilisée pour mesurer l'efficacité des aires protégées différeront en fonction des contraintes imposées par les données. Pour le premier chapitre, nous allons utiliser un jeu de données standardisé bien connu des écologues : la « *Breeding Bird Survey* » déployée en Amérique du Nord qui n'apparaît curieusement pas dans la littérature sur l'efficacité des aires protégées alors qu'elle est tant utilisée en écologie quantitative. Le protocole standardisé appliqué par les ornithologues participant à ce programme permet une comparaison facile des assemblages d'oiseaux présents dans les sites protégés et non-protégés. Au-delà des résultats propres à l'Amérique du Nord, ce premier chapitre permettra de développer les bases conceptuelles évoquées en partie 4. de l'Introduction générale et de réfléchir à travers une approche statistique au concept de contrôle dans le but d'isoler autant que possible l'efficacité des aires protégées.

Using a large-scale biodiversity monitoring dataset to test the effectiveness of protected areas at conserving North-American breeding birds

Victor Cazalis^{1, *}, Soumaya Belghali¹, and Ana S.L. Rodrigues¹

Authors affiliation:

¹ *CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France*

* Corresponding author: victor.cazalis@laposte.net

Cite as: Cazalis, V., Belghali, S., Rodrigues A.S.L. Using a large-scale biodiversity monitoring dataset to test the effectiveness of protected areas at conserving North-American breeding birds. bioRxiv 433037, ver. 4 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology (2019). DOI: 10.1101/433037

Abstract

Protected areas currently cover about 15% of the global land area, and constitute one of the main tools in biodiversity conservation. Quantifying their effectiveness at protecting species from local decline or extinction involves comparing protected with counterfactual unprotected sites representing “what would have happened to protected sites had they not been protected”. Most studies are based on pairwise comparisons, using neighbour sites to protected areas as counterfactuals, but this choice is often subjective and may be prone to biases. An alternative is to use large-scale biodiversity monitoring datasets, whereby the effect of protected areas is analysed statistically by controlling for landscape differences between protected and unprotected sites, allowing a more targeted and clearly defined measure of the protected areas effect. Here we use the North American Breeding Bird Survey dataset as a case study to investigate the effectiveness of protected areas at conserving bird assemblages. We analysed the effect of protected areas on species richness, on assemblage-level abundance, and on the abundance of individual species by modelling how these metrics relate to the proportion of each site that is protected, while controlling for local habitat, altitude, productivity and for spatial autocorrelation. At the assemblage level, we found almost no relationship between protection and species richness or overall abundance. At the species level, we found that forest species are present in significantly higher abundances within protected forest sites, compared with unprotected forests, with the opposite effect for species that favour open habitats. Hence, even though protected forest assemblages are not richer than those of unprotected forests, they are more typical of this habitat. We also found some evidence that species that avoid human activities tend to be favoured by protection, but found no such effect for regionally declining species. Our results highlight the complexity of assessing protected areas effectiveness, and the necessity of clearly defining the metrics of effectiveness and the controls used in such assessments.

Key words: biodiversity conservation; biodiversity monitoring; protected areas effectiveness; birds; North-American Breeding Bird Survey; conservation effectiveness

1. Introduction

The increasing human footprint on natural ecosystems is leading to major declines in species' populations (McRae et al., 2016) and has already resulted in thousands of extinctions (BirdLife International, 2017), to such an extent that Ceballos et al. (2017) characterised current times as a period of “biodiversity annihilation”. Habitat loss and degradation are the most important pressures on biodiversity (Vié et al., 2009; Balmford and Bond, 2005), as a result of anthropogenic activities such as agriculture, urbanisation, industry, transport and recreation (Foley et al., 2005). The most evident response to these threats is to establish areas with restricted, or even no human activities, i.e., to create protected areas (PAs). Modern PAs have their origins in the 19th century and currently represent the most important conservation tool, with about 15% of the global land area already protected to some extent, and coverage planned to reach 17% by 2020 (UNEP-WCMC IUCN, 2016).

Understanding the extent to which PAs are effective as biodiversity conservation tools is thus fundamental for guiding future conservation efforts. Accordingly, there is a substantial literature on PA effectiveness: as of the 1st October 2018, 260 publications in the Web of Science included in their title “protected AND area* AND effective*”. However, within this literature there are disparate approaches to the concept of “effectiveness”.

A first set of studies questions whether PAs are effective at representing species or ecosystems, using gap analyses for measuring the overlap between PAs and the distributions of species or of ecosystem types (Rodrigues et al., 2004b; Brooks et al., 2004). These studies do not directly quantify the effectiveness of PAs at conserving biodiversity, but the extent to which species or ecosystems are buffered from human impacts under the assumption that PAs are highly effective in doing so. A second set of studies focuses on the means employed locally by PA managers in order to protect biodiversity, for example in terms of staff or money (Leverington et al., 2010). These analyses do not directly measure PA effectiveness in reducing human impacts, but rather the resources allocated to this purpose. A third type of studies quantifies the effectiveness of PAs at preventing the conversion of natural ecosystems, typically by comparing land use change (e.g., deforestation rates) in protected versus unprotected areas (Nelson and Chomitz, 2009; Andam et al., 2008). These studies quantify PA effects at the habitat or ecosystem level, rather than at the species level. Finally, a set of analyses focuses on measuring the effect of PAs on species themselves, either on the diversity of assemblages or on the abundance of individual species, typically by contrasting protected versus unprotected sites. This fourth approach to PA effectiveness is the focus of the present study.

The effectiveness of PAs at conserving species can be assessed by comparing population trends inside and outside PAs (Gamero et al., 2017; Devictor et al., 2007; Pellissier et al., 2013). Indeed, if PAs are effective, populations inside these areas are expected to be better buffered from threats and thus to decline less, or even to increase more, than those outside. Trends however can be misleading, because they are calculated in relation to a reference date (that seldom precedes all anthropogenic impacts) and because they are measured as percentages (which emphasise changes in small numbers). In this study, we focus instead on measures of PA effectiveness

that assess current state, namely by contrasting population abundances and species diversity inside versus outside PAs (Coetsee et al., 2014; Kerbiriou et al., 2018; Devictor et al., 2007). These measures combine two types of effects: the effectiveness at selecting as PAs sites of higher-than-average conservation interest (i.e. differences that existed at the time of PA designation); and effectiveness at maintaining species richness and abundance within existing PAs (i.e. differences established subsequently to PA designation).

Three recent meta-analyses investigated the effects of PAs on the state of species abundance and/or diversity by synthesising studies that made pairwise comparisons between protected and unprotected sites (Geldmann et al., 2013; Coetsee et al., 2014; Gray et al., 2016). The underlying studies used in these meta-analyses did not necessarily aim to measure PA effectiveness; more often they investigated the effects of anthropogenic pressure, using PAs as benchmarks (e.g. Sinclair et al. (2002); Bihn et al. (2008); Wunderle et al. (2006), all integrated in Coetsee meta-analysis). In the meta-analyses, unprotected sites were treated as counterfactuals to the protected sites (i.e., by assuming that the latter would be in a similar condition to the former if it had not been protected), measuring the effect of protection as the observed difference between the two. These pairwise comparisons often contrast neighbouring sites, which presents the advantage of ensuring that both have broadly similar environmental characteristics (e.g. same climate). However, they do not necessarily take into account the fact that PAs tend to be biased in their location towards higher altitudes and lower productivity areas (Joppa and Pfaff, 2009). To reduce these biases, Gray et al. (2016) controlled for the differences in altitude, slope and agricultural suitability. Controlling for these factors means that their results are less influenced by PAs' location biases and, therefore, that they reflect more strongly the effects of protection itself. Another potential confounding effect in pairwise comparisons of neighbouring sites arises from the leakage effect, whereby the human activities that would have taken place inside a PA are displaced to areas around it, artificially inflating the perceived effectiveness of PAs (Ewers and Rodrigues, 2008). This effect is difficult to control for, but should be reduced if the counterfactual sites are not immediately adjacent to the PAs.

An important decision when choosing a suitable spatial counterfactual to a PA, one that strongly affects the definition and thus the measure of PA effectiveness, is whether to control for habitat type or not. On the one hand, not controlling for habitat can lead to comparing sites that are not expected to have similar biodiversity regardless of their protection status (e.g. protected grasslands vs unprotected forests). On the other hand, controlling for habitat type can result in an overlooking of the effects that PAs have on biodiversity by preventing habitat changes (e.g. deforestation or urbanisation). For instance, given a hypothetical PA covering a natural grassland, possible counterfactuals include an unprotected site of similar habitat (i.e., natural grassland), an unprotected site with a different type of natural habitat (e.g., forest, wetland), or an unprotected site with human-modified habitat (e.g., extensive pasture, herbaceous cropland, urban area). The choice of counterfactual is certain to have a major impact on the differences observed, and thus on the measure of PA effectiveness, but it is not necessarily obvious which option is the best counterfactual. In theory, it is the site that best represents "what would have happened to the PA

in the absence of protection”; in practice, this is not necessarily easily determined. All three meta-analyses (Geldmann et al., 2013; Coetzee et al., 2014; Gray et al., 2016) include comparisons where habitat has not been controlled for, meaning that the counterfactual’s habitat may be different or similar to the protected site’s habitat. Additionally, a subset of Gray et al. (2016)’s analyses focuses on comparisons between protected and unprotected sites with matched habitats. In the latter, the measure of PA effectiveness concerns protection from habitat degradation rather than protection from habitat conversion.

Another key consideration in analysing PA effectiveness is the biodiversity metrics applied to comparing protected and unprotected sites. The three meta-analyses employed a diversity of metrics, some at the level of species’ assemblages, some focused on individual species. Gray et al. (2016) used only assemblage-level metrics and found higher species richness and overall abundance inside PAs than outside, but no difference in rarefaction-based richness (i.e. number of species for a given number of individuals) nor in the proportion of endemic species. When matching sites with similar habitats, species richness was only higher in young and small PAs than in unprotected sites (no difference between other protected and unprotected sites), suggesting that the effect of PAs in preventing habitat degradation was light. Conversely, Geldmann et al. (2013) considered only species-level metrics (presence, abundance, nest survival) and found contrasted but mainly positive effects of PAs. Finally, Coetzee et al. (2014) considered both levels; at the assemblage level, they found higher species richness and overall abundance in protected than in unprotected sites; at the species level, they found that individual species abundances were typically higher inside PAs.

An alternative to measuring PA effectiveness through pairwise comparisons is to use statistical models in which covariates control for differences between protected and unprotected sites. This approach requires access to a large dataset on the spatial distribution of biodiversity, but reduces the subjectivity in the choice of counterfactuals, by making explicit which variables are controlled for, and the measure of effectiveness being investigated. For example, Devictor et al. (2007) applied this approach to survey data on common birds across France to find a positive effect of PAs on bird abundances for half of the species investigated, especially declining species. Duckworth and Altwegg (2018), working on bird abundance data collected across South Africa, found that PA coverage was positively correlated with occupancy of frugivorous, insectivorous, vegivores and predator species, and negatively correlated with occupancy of granivorous species.

In the present study, we quantify the effectiveness of Protected Areas at protecting birds by taking advantage of a large dataset of bird counts across a near-continental area – the North American Breeding Bird Survey (Pardieck et al., 2017). Controlling statistically for altitude and productivity in order to reduce the effect of PA location biases, we estimated PA effectiveness on two levels of biodiversity: on species’ assemblages, through indices of richness and summed abundance; and on individual common species, by estimating the effect of PAs on species’ abundance. At the assemblage level, we expected to find higher species diversity and abundance inside PAs. Indeed, as human activities are causing species population declines and local extinctions (Ceballos et al., 2017), and as PAs are expected to buffer against these activities, this

should predictably lead to overall higher species richness and higher total abundance inside PAs, as found by Coetzee et al. (2014) and Gray et al. (2016). At the individual species level, we expected higher abundances within PAs. However, given differences in species' habitat requirements, this result cannot be expected to hold universally (i.e., species are not all expected to be more abundant in all PAs). For example, we expected protected forests to have a positive effect on forest species, but not on grassland species. Hence, we controlled in our analyses for broad vegetation structure (forest, shrub, herbaceous), by investigating separately the effects of PAs dominated by a particular vegetation structure on species with different habitat requirements. Additionally, we expected species with overall declining populations (thus more affected by anthropogenic activities), and species that avoid human presence (more sensitive to human disturbance) to present higher abundances inside PAs.

2. Methods

In this study, we use the term “PA effectiveness” to refer to the difference in species diversity or abundance between protected and unprotected sites. This difference combines the effects of PA site selection (i.e., differences existing prior to the implementation of PA, for example if they are implemented in sites with higher-than-average richness or abundances) and the effects of protection itself (i.e., difference that arise after PA designation, if PAs effectively reduce population depletions and species local extinctions).

2.1 Bird data

We used data from the North-American Breeding Bird Survey (BBS), a long-term volunteer-based monitoring scheme in Canada, the USA, and Mexico (Pardieck et al., 2017), version 2016.0. Our study region encompasses solely Canada and the USA, as few Mexican routes are monitored. This program is based on the annual monitoring of thousands of routes, each approximately 40 km long, during the bird breeding season. Each route is split into 50 stops; at each stop, the observer counts every bird heard or seen during three minutes, before moving to the next stop.

Given the length of BBS routes, they often intersect multiple land use types (e.g. forested, urban, agriculture; each with different bird assemblages), and they are rarely wholly contained within protected sites (most of the routes that cross PAs do so only in small fractions of their length). As a result, whole BBS routes are not particularly suited sampling units for investigating how PAs affect bird species. We chose instead to focus on small sections of routes – sequences of five stops, covering about 4 km – in order to obtain field-sampling units that are more homogeneous in terms of land use types and whose bird assemblages can be more directly linked to local landscape characteristics, especially protection. For each route, we only used the first sequence of five stops, because the only precisely georeferenced point we had access to was the first stop of each route. Indeed, even if in principle additional stops are spaced about 0.8 km from each other, in practice this distance can vary, making the location of additional stops in each route progressively more imprecise. Henceforth, and for simplicity, we use the term “routes” to refer to these initial sections of five stops rather than to entire BBS routes.

We excluded aquatic and nocturnal taxa, which are not well detected by this diurnal road-based monitoring scheme, as well as hybrid individuals. We also excluded seven non-native species, as they are not the focus of conservation efforts. The main dataset we analysed included 400 species in total. To test if removing non-native species can bias analyses (e.g. because they replace native species) we also ran analyses including these species (results are presented in Appendix S5).

Following Kendall et al. (1996)'s recommendations, we removed from the dataset the first year of participation of each BBS observer, to reduce bias due to differences in observer experience. To do so, we extracted the observers' identifying number from the "Weather" file of the dataset (Pardieck et al., 2017) and calculated for each observer the first year of data collection reported in the dataset. We then removed every observation made by this observer this given year. We also removed double counts, which can be either due to the presence of two observers or an observer sampling several times in one year, by excluding observations for which the 'RPID' code (i.e. Run Protocol type) was 102, 103, 104, 203 or 502. We then focused on routes sampled at least 5 years between 2007 and 2016, obtaining a set of 3,046 routes. For routes sampled more than five years, we analysed only five (randomly selected) years of data, thus ensuring a consistent sampling effort across all routes. We fixed this arbitrary threshold of five years as a trade-off between obtaining high data quantity (number of routes analysed) and data quality (number of species detected per route, which increases with the number of years sampled). For each species, counts were summed across the five points and the five years, to obtain a single value per species per route, which we used as a measure of abundance. We acknowledge that these values correspond only to detected birds rather than true abundances. Detection is known to vary between habitats, depending on vegetation structure (Pacifici et al., 2008). This could lead to a difference of detection probability (and thus of perceived abundance) between protected and unprotected sites if vegetation structure differs; controlling for vegetation structure in our analyses should reduce this bias.

2.2 Landscape data

For each route, we analysed the properties of the landscape within a 500 m buffer around the route's 4 km track (total area ca. 5 km²). Given that 500 m corresponds broadly to the bird detection radius of the BBS (Sauer et al., 2017), we considered this a suitable description of the environment affecting the composition of birds detected by the BBS. Small et al. (2012) found that the immediate landscape composition (buffer of 0.4 km) of BBS routes was similar to the large-scale landscape composition (buffer of 10 km), so we do not expect this choice to strongly affect the results.

A Protected Area is defined by the IUCN as "a clearly defined geographical space, recognised, dedicated and managed, through legal or other effective means, to achieve the long term conservation of nature with associated ecosystem services and cultural values" (UNEP-WCMC IUCN, 2016). PAs are categorised by the IUCN within seven categories based on their protection level. At one extreme, Ia PAs are "strictly protected areas set aside to protect biodiversity [...], where human visitation, use and impacts are strictly controlled and limited to ensure protection

of the conservation values”. At the other extreme, VI PAs “conserve ecosystems and habitats together with associated cultural values and traditional natural resource management systems [and] are generally large, with most of the area in a natural condition, where a proportion is under sustainable natural resource management and where low-level non-industrial use of natural resources compatible with nature conservation is seen as one of the main aims of the area” (UNEP-WCMC and IUCN, 2018). We used data on locations (polygon shapefile) and IUCN categories of PAs collated in the World Database on Protected Areas (UNEP-WCMC and IUCN, 2018). According to the World Database of Protected Areas methodology to calculate area covered by PAs (UNEP-WCMC and IUCN, 2019), we excluded “Man and Biosphere” reserves and PAs for which implementation was not finalised, keeping only PAs with a status “designated”, “inscribed” or “established”. In addition, we also removed PAs that were not spatialized (no polygon associated). Using QGIS (QGIS Development Team, 2017), we calculated the proportion of area inside each route’s buffer that falls within a PA (all IUCN-categories combined, and dissolved to avoid double-counting of areas under multiple PA designations). We have also run analyses considering stricter PAs only (categories I-IV), as the effectiveness can vary with protection level (Gray et al., 2016; Coetzee et al., 2014).

We characterised each route according to four additional landscape variables, using QGIS (QGIS Development Team, 2017): net primary productivity, altitude, human footprint, and type of vegetation structure. The first three are continuous variables, available as raster files, and we obtained a value per route by calculating the mean value across all pixels that overlap the respective buffer. We calculated net primary productivity as the mean during spring months (March to June) between 2004 and 2015 according to the monthly Net Primary Productivity Terra/Modis (NASA (2017); resolution 0.1 degree, about $62km^2$ at $45^\circ N$). Altitude was obtained from the GLOBE Digital Elevation Model (National Geophysical Data Center (1999); resolution 0.008 degree, about $0.40km^2$ at $45^\circ N$). Human footprint was derived from the 2009 Global terrestrial Human Footprint map (Venter et al. (2016a); resolution 0.01×0.008 degrees, about $0.50km^2$ at $45^\circ N$). We defined the vegetation structure as a categorical variable with three types: forest, shrub and herbaceous. We used the Climate Change Initiative – Land Cover layer, using 2011 values as this is the central year of our sampling period (ESA (2015), resolution 300m) and reclassified the land cover classes into the three vegetation structure types: forest from land cover classes 50-90 and 160-170 (N=1,282 routes; 97 protected by 50% at least); shrub, 120-122 (N=298, 30 protected); herbaceous, 130-153 (which includes croplands; N=1,214; 19 protected). We then obtained the main vegetation structure type for each route as the dominant one in the buffer. Routes dominated by other land use classes (mosaic, [30-40, 100-110 and 180]; bare areas [200-202]; water bodies [210]; urban [190], other [220]) were not analysed because they were too scarce. The 2,794 routes used in analyses are mapped in Appendix S1.

2.3 Statistical analyses

We estimated the effect of PAs on each of two assemblage-level indices (species richness and summed abundance) and on the abundance of individual species using General Additive Models (GAMs). Models all had identical structures, with the response variable modelled as a function of

a one-way interaction between the proportion of PAs inside the buffer and the type of vegetation structure. We added smoothed terms controlling for productivity and altitude, as well as longitude and latitude in order to correct for spatial autocorrelation. The general structure of the GAMs was: $Response \sim PA \times vegetation + s(productivity, altitude, longitude, latitude)$

2.3.1 Assemblage-level analyses

For each route, and across all 400 bird species analysed, we calculated two assemblage indices, in each case using the cumulative number of species or individuals seen across the 5 stops, over 5 years: species richness ($\mu = 28.5 \pm 9.4$ species); summed bird abundance across all species ($\mu = 248 \pm 90$ individuals). We then used a GAM to model each of these two assemblage variables against the above-mentioned covariates, assuming a Gaussian distribution for richness and a negative binomial distribution for abundance.

2.3.2 Species-level analyses

We excluded the rarest species from this analysis in order to have enough statistical power, keeping only the 133 species observed in at least 150 routes. Under this threshold, numerous species were too rarely detected within protected routes, leading to aberrant estimates of PA effectiveness (either highly positive or highly negative). For each species, we only analysed routes that fall within the species' distribution within our study area. We defined this distribution as the 90% spatial kernel of the routes where the species was observed, obtained using the 'adehabitat' R package (Calenge, 2006). We treated all routes inside the kernel where the species was not observed as having zero abundance.

We modelled each species' abundance using a GAM as mentioned above, with a negative binomial distribution. We then calculated for each species a "PA effect" (PAE), measured as the difference in predicted abundance between a fully protected (i.e. 100% protected) and an unprotected route (i.e. 0% protected) with all control variables fixed to their median values. We calculated PAE separately for each of the three types of vegetation structure, to obtain for each species a value of PAE_{For} for routes dominated by forest, PAE_{Shrub} for shrub routes, and PAE_{Herb} for herbaceous routes.

For each type of vegetation structure, we studied PAE values in order to understand the factors explaining which species are favoured or not by PAs. To do so, we used a linear model and a phylogenetic linear model with similar structures using species-level covariates. We considered three covariates: species' habitat preference, population trend, and human-affinity. We used species' main habitat compiled in 11 classes by Barnagaud et al. (2017a), see Fig.2. We used species' population trends in North America between 1966 and 2015, calculated for each species by Sauer et al. (2017) from the BBS data (negative numbers for declining species, positive for increasing species). We winsorized these values, folding down the 2.5% extreme values on each side, bringing estimates to a Gaussian distribution. Finally, we estimated for each species a human-affinity index, as the median human footprint of the routes where the species was observed, weighted by species' abundance on the route. This index was calculated across all 3,046 routes prior to the exclusion of routes based on habitat types (i.e. also including routes dominated by mosaic, bare areas, water bodies and urban land cover) to be more representative

of the diversity of habitats where species are present.

To account for phylogenetic autocorrelation, we ran a Brownian motion model implemented in the 'phylolm' R package (Tung Ho and Ané, 2014). To obtain the bird phylogeny, we selected randomly 100 phylogenetic Hackett backbone trees over 10,000 from Jetz et al. (2012) and calculated a maximum clade credibility tree using Tree Annotator from Mr Bayes (Drummond et al., 2012) with no burnin, and node heights calculated with the median. Confidence intervals of the phylogenetic model were estimated with the 'phylolm' function, using a bootstrap with 100 bootstrap replicates (Ives and Garland, 2010).

3. Results

3.1 Assemblage-level analyses

At the assemblage level, species richness and summed abundance differed significantly between vegetation structure types (respectively $P = 0.013$, $P = 4.10^{-10}$), underlying the importance of accounting for habitat differences when studying PA effects.

Neither species richness nor summed abundance were significantly affected by the proportion of PAs in models that did not control for vegetation structure (respectively -0.15 ± 0.72 , $P = 0.835$ and -0.046 ± 0.031 , $P = 0.143$). In models controlling for vegetation structure, species richness did not vary significantly with protection within forest or within shrub routes (respectively -1.39 ± 0.90 , $P = 0.121$ and -0.305 ± 1.581 , $P = 0.847$) but increased with protection for herbaceous routes (4.35 ± 1.90 , $P = 0.022$). Summed abundance lightly decreased with protection within forest routes (-0.084 ± 0.039 , $P = 0.030$) but did not vary with protection within shrub or within herbaceous routes (respectively 0.082 ± 0.069 , $P = 0.232$ and 0.084 ± 0.082 , $P = 0.307$).

3.2 Species-level analyses

According to the linear model, values of PAE_{For} – the predicted difference in a given species' abundance between fully protected versus unprotected forest routes – differed significantly depending on the species' main habitat. Hence, species that have forest as their main habitat showed higher abundances in protected than unprotected forests (Table 1, Fig.2). This difference was significant for the three main forest habitat preferences (i.e. mixed, deciduous, conifer) but not for the general forest category, which only represented five species (Table 1). Species favouring open habitats were significantly less abundant in protected forests than in unprotected forests (Table 1, Fig.2). We found no significant PA effect within forest routes for species favouring other habitat types. Species' population trends between 1966 and 2015 did not significantly explain PAE_{For} (Table 1). In contrast, species' human-affinity tended to be negatively correlated with PAE_{For} (i.e., we found higher effects of PAs for species with lower affinity to humans in forested routes; Table 1, Fig.3). This trend was still present when we considered only forest species, but was not significant either (green dots in Fig.3; see Supporting Information in Appendix S2 for additional test).

None of these effect was significant in the phylogenetic model (Table 1 and Fig.2), which presented large confidence intervals.

Table 1 – Model summaries regarding the estimated effect of Protected Areas on species within forest routes (PAE_{For}): linear model and phylogenetic linear model with Brownian motion model. The top part gives estimates and P-values for all covariates, the bottom part gives estimates and P-values for all species' habitat preferences, with trend and human-affinity fixed to zero. N corresponds to the number of species in each case. * P-values for the habitat variable as a whole could not be obtained, as Anova tables are not implemented in the 'phylolm' package.

	Linear model			Phylogenetic model		
	Estimate	SE	P	Estimate	SE	P
Habitat	-	-	4.10^{-6}	-	-	NA*
Trend	2.10^{-3}	0.13	0.988	0.01	0.10	0.920
Human-affinity	-0.08	0.05	0.087	0.001	0.04	0.979
Mixed forest (N=10)	0.99	0.49	0.042	0.30	1.82	0.869
Forest (N=5)	0.95	0.59	0.105	0.06	1.84	0.974
Deciduous forest (N=18)	1.02	0.49	0.037	0.35	1.80	0.846
Conifer forest (N=11)	0.83	0.42	0.048	-0.14	1.77	0.937
Semi open (N=19)	-0.11	0.45	0.805	-0.33	1.82	0.856
Riparian (N=11)	0.31	0.48	0.517	-0.22	1.81	0.903
Generalist (N=1)	1.04	1.20	0.386	0.13	2.36	0.956
Shrub (N=15)	-0.18	0.47	0.700	-0.60	1.79	0.737
Arid (N=2)	0.45	0.65	0.487	-0.50	1.86	0.788
Open (N=11)	-1.76	0.50	0.0004	-2.14	1.81	0.238
Urban (N=1)	-0.60	1.364	0.660	-1.72	3.70	0.642

The effect of PAs within shrub routes (PAE_{Shrub}) was not affected by species' main habitat and was only significantly negatively correlated with human-affinity (Supporting information, Table S1). PAE_{Herb} was only significantly affected by habitat preferences, being negative for conifer-forest species (Supporting information, Table S2). These results, however, need to be interpreted taking into account that shrub or herbaceous protected routes were rare in our dataset: on average, each species' kernel included only 13 shrub and 9 herbaceous routes protected by 50% or more, in contrast with 50 protected forest routes (Fig.1; see Appendix S1 and S7 in Supporting Information).

Results, both at the assemblage and at the species levels, were similar but less significant when we considered only PAs of stricter management, as defined by IUCN categories I-IV (Dudley (2008); see Supporting Information, Appendix S6). For shrub and herbaceous routes, the number of protected routes was even smaller than when all PAs were considered, leading to outlier results. Including non-native species in the analyses had little effect on the results at the assemblage level, the only difference being that the effect of protection within herbaceous routes became no longer significant (Appendix S5). At the species level, adding the three non-native species detected on more than 150 routes did not change the results (Appendix S5).

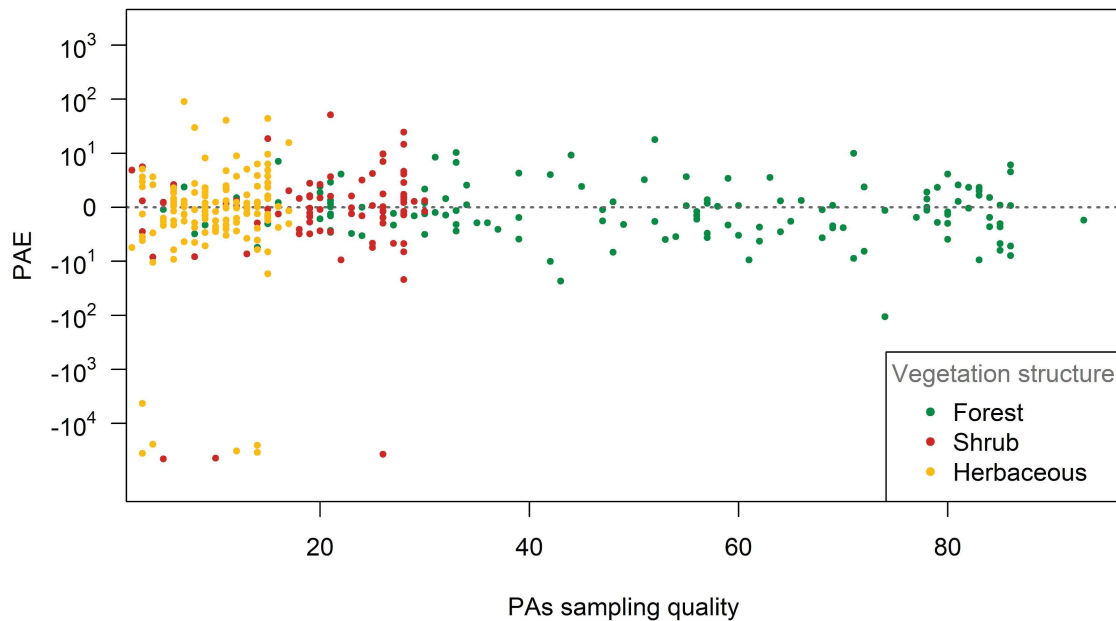


Figure 1 – Estimated Protected Areas effect per species (PAE) (represented on a log scale in both negative and positive values), against PAs sampling quality, per vegetation structure type of the routes. PAs sampling quality is the number of routes within the species’ kernel with at least 50% of the buffer area covered by Protected Areas. Each point in the plot corresponds to a species, and each species can be represented by up to three points, one for each vegetation structure type.

4. Discussion

We compared the effect of PA coverage on bird species diversity, using assemblage indices (species richness, summed abundance) and individual species’ abundances.

At the assemblage level, we found very little effect of protection, only a small increase in richness in herbaceous routes and a small decrease in overall abundance in protected routes. In one sense, this is not surprising, as several large-scale studies found that assemblage metrics – particularly species richness – are relatively resilient to disturbance through species substitution (Dornelas et al., 2014; Supp and Ernest, 2014). Moreover, areas with low human-induced disturbance can have higher species richness than a pristine area, as predicted by the intermediate disturbance hypothesis (Roxburgh et al., 2004). Accordingly, Hiley et al. (2016) found lower alpha avian diversity in Mexican PAs than in unprotected areas. However, our results contrast with previous studies investigating this question such as Coetzee et al. (2014) or Gray et al. (2016), who found a positive effect of PAs on species richness and on summed abundance, including in North America (Coetzee et al., 2014). These two studies being meta-analyses, it is possible that a publication bias against studies showing negative or null effects of PAs (discussed by Coetzee et al. (2014)) artificially increased the difference they measured. This is even more so given that the underlying studies of the meta-analyses were often designed to measure the effect of

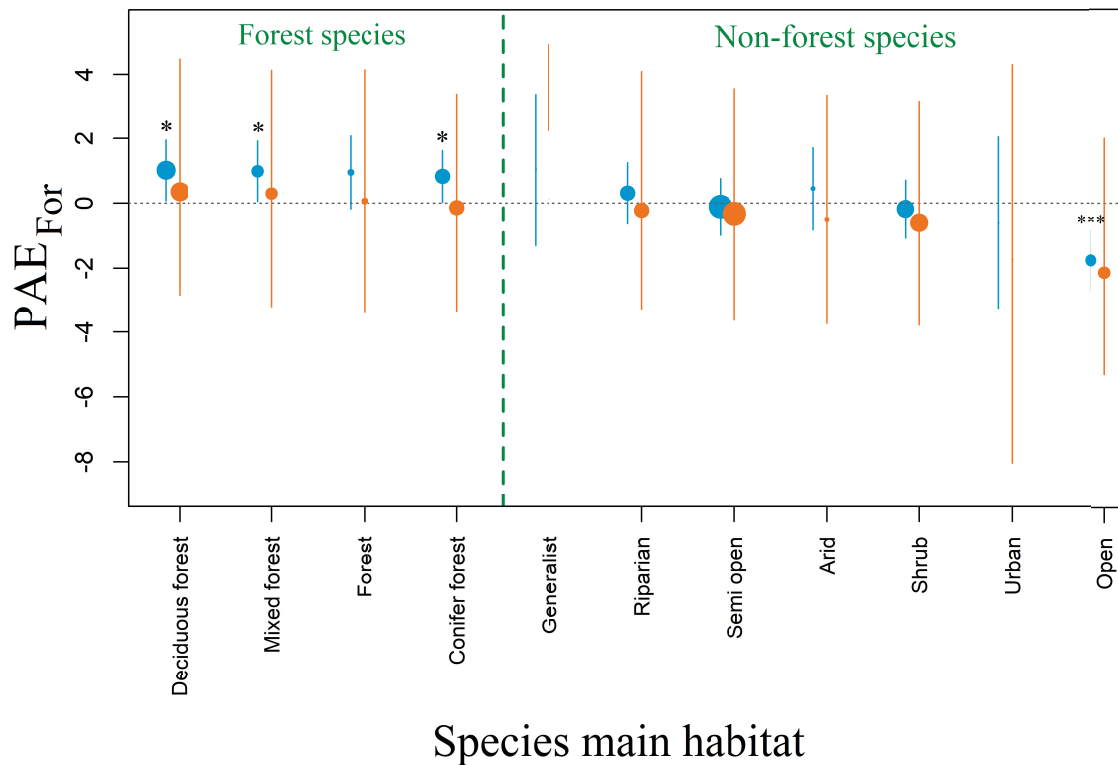


Figure 2 – Estimated effect of Protected Areas on species within forest routes (PAE_{For}) per species' main habitat, estimated with a linear model (blue) and a phylogenetic linear model with Brownian motion (orange). Estimates were all calculated with species' population trend and human-affinity fixed to zero. Error bars represent 95% CI; dot sizes are proportional to the number of species in each habitat group. Stars indicate significant effects for the particular model, for the particular species' main habitat ($P : 0.05 > * > 0.01 > ** > 0.001 > ***$). Habitat types are ordered from the highest to the lowest PAE_{For} values under the phylogenetic model.

anthropogenic pressures, using PAs as benchmarks, rather than to measure the effectiveness of PAs (e.g. Sinclair et al. (2002); Bihn et al. (2008); Wunderle et al. (2006), all used in Coetzee meta-analysis), and may thus have focused on particularly intact protected sites and/or in highly degraded non-protected sites. Conversely, our results are not necessarily generalizable to other regions or other taxa, for example if North American birds are less sensitive to human activities than other taxa in North America or than birds in other regions, or if there is less contrast in human impacts in protected versus unprotected areas in North America than elsewhere. In our study, the observed lack of difference between protected and unprotected sites in terms of richness and abundance may also be an artefact of differences in species' detectability (Boulinier et al., 1998), if PAs protect mainly species that are difficult to detect. This detection problem should not affect our result at the species level.

Even when overall species richness and abundance are similar, PAs may nonetheless have an effect on avian assemblages if different species respond differently to protection. We were only able to investigate this in depth for routes whose vegetation was dominated by forest, for which there was adequate sampling quality in PAs (Fig. 1). We found that among forest routes, PAs have

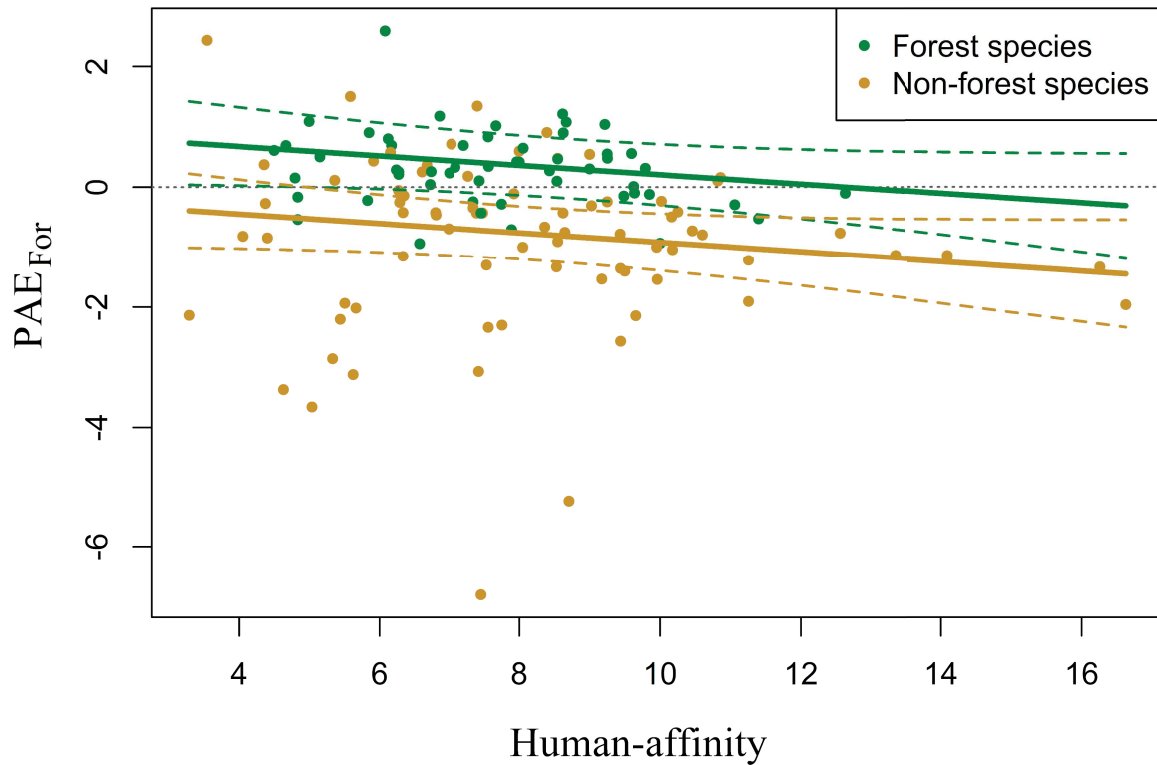


Figure 3 – Effect of human-affinity (higher for species found preferably in areas of higher human footprint) on species' responses to Protected Areas within forest routes (PAE_{For} , above zero for species whose abundance in forest routes is higher in protected rather than in unprotected areas). Forest species (green) are species whose main habitat is “forest”, “conifer forest”, “mixed forest” or “deciduous forest”; non-forest species (brown) are all other species. Lines correspond to the effect of human-affinity on PAE_{For} for deciduous forest species (green) and semi-open species (brown), predicted by the linear model and their 95% confidence intervals in dashed lines.

an overall positive effect on species' abundance, but only for those species with forest as their main habitat. In contrast, abundances of species favouring open habitats are negatively correlated with protection in forests. Forest PAs thus maintain a more forest-typical bird assemblage than comparable unprotected forests. These effects were significant with the linear model, but not the phylogenetic model. This suggests that much of the effect attributed to habitat preferences under the linear model relies on phylogenetic relatedness among species, which is not surprising as bird habitat preferences and phylogeny are correlated.

Contrary to our prediction, we did not find that species with low human-affinity (i.e., species that avoid human-impacted areas) are significantly favoured by forest PAs, even if there was a non-significant positive effect. Also contrary to our expectation, and to previous results for common French birds (Devictor et al., 2007), we found no correlation between species' population trends over the past 50 years and PAE_{For} . This may reflect the fact that our model included only relatively common species (i.e., observed on at least 100 routes in the studied years). It is thus possible that the most human-averse and endangered species are favoured by PAs, but that we could not measure it.

Our results suggest that PAs in herbaceous areas have a negative impact on conifer-forest

species and on those with low human-affinity, whereas the effect of PAs in shrub routes was negatively correlated with human-affinity. Given the scarcity of protected routes within both of these vegetation structure types, we do not consider these results particularly robust or informative of the effectiveness of PAs, but they nonetheless emphasise the biases of BBS routes against shrub areas and herbaceous PAs (Appendix S7).

Given that PAs located in forests are not expected to favour the same species as PAs located in grasslands or shrub lands, we controlled for vegetation structure in our analyses of PA effects. However, this control masked the effect PAs may have had in preventing changes in vegetation structure (and associated changes in bird assemblages). For instance, given the vegetation structure categorisation we applied, the counterfactual for a protected forest was an unprotected forest, which does not take into account the possibility that the PA may have prevented the forest from being cleared. In other words, our approach does not measure the effect PAs can have on species diversity by preventing habitat destruction (that modifies vegetation structure type). Instead, it only measures the effects PAs can have in preventing habitat degradation (not modifying the vegetation structure type), for example from natural forest to exploited forest, or from natural grassland to croplands.

Pairwise comparisons of protected versus unprotected sites, and thus the meta analyses by Geldmann et al. (2013), Coetzee et al. (2014) and Gray et al. (2016), can integrate the combined effects of habitat destruction and habitat degradation on species diversity, given that the counterfactual chosen may have a different habitat structure from the protected site (e.g., a protected forest compared with an unprotected cropland). Nonetheless, because these meta-analyses build from underlying studies with a diversity of criteria in the choice of the counterfactuals, it is not straightforward to interpret the effectiveness values obtained. For instance, as discussed before, numerous underlying studies compared a highly degraded site with a protected site used as benchmark, with the purpose of estimating the impact of anthropogenic degradation, which can lead to an overestimate of PA effectiveness. Other studies aimed at estimating PA effectiveness directly (Wasiolka and Blaum, 2011; Lee et al., 2007), but their choice of counterfactual was subjectively based on what authors considered likely to have happened to the protected site had it not been protected Coetzee et al. (2014). Finally, some other studies used in meta-analyses were not particularly interested in differences between protected and unprotected sites, with protection used only as a covariate to potentially explain variation around the signal the authors were interested in (Naidoo, 2004; McCarthy et al., 2010). So even though our approach does not allow us to measure the full effects of PAs, the differences we measured between protected and unprotected sites are defined statistically depending on the covariates included, which allowed to define more clearly how we measured PA effectiveness. A main advantage of using large biodiversity monitoring datasets (such as bird monitoring schemes) rather than pairwise comparisons is thus the possibility of applying a well-defined and repeatable control.

More broadly, our results emphasise that it is impossible to clearly measure the effectiveness of PAs in conserving species diversity without defining precisely what is expected from them. In this study, we measured PAs effectiveness as the difference in bird diversity between protected

and unprotected sites, controlling for main landscape differences. This definition combines conservation ability to protect richest areas and to reduce effectively human pressures in these areas. If PAs are expected to present higher diversity in terms of assemblage metrics (species richness or summed abundance), then we found no evidence in our analyses that PAs are effective. If PAs are expected to protect all species' populations, then we did not find they were effective either, as for about half of the 133 species studied here we found a negative effect of forest PAs. However, our results show that North-American forest PAs present higher abundances in forest species when compared with unprotected forest sites, and lower abundances of species favouring open habitats. That this result holds even though we found no significant difference in total abundance suggests that bird assemblages in protected forests are more forest-typical than those in unprotected forests. Our results thus indicate that forest PAs in North America are contributing to prevent forest habitat degradation, and associated losses in the abundance of forest specialist species. BBS routes do not currently cover sufficiently well other habitats besides forest to allow us to investigate whether the same result applies to PAs with a different vegetation structure, but datasets with a bigger proportion of sampling points inside PAs, across all habitats, would bring further light into this question.

5. Acknowledgements

We thank Jean-Yves Barnagaud for his insightful comments and suggestions concerning the analyses. We are grateful to the thousands of U.S. and Canadian participants who annually perform and coordinate the Breeding Bird Survey. This preprint has been peer-reviewed and recommended by Peer Community In Ecology (<https://dx.doi.org/10.24072/pci.ecology.100018>)

Supplementary materials

Supplementary data

Appendix S1: Map of the routes used in the analyses

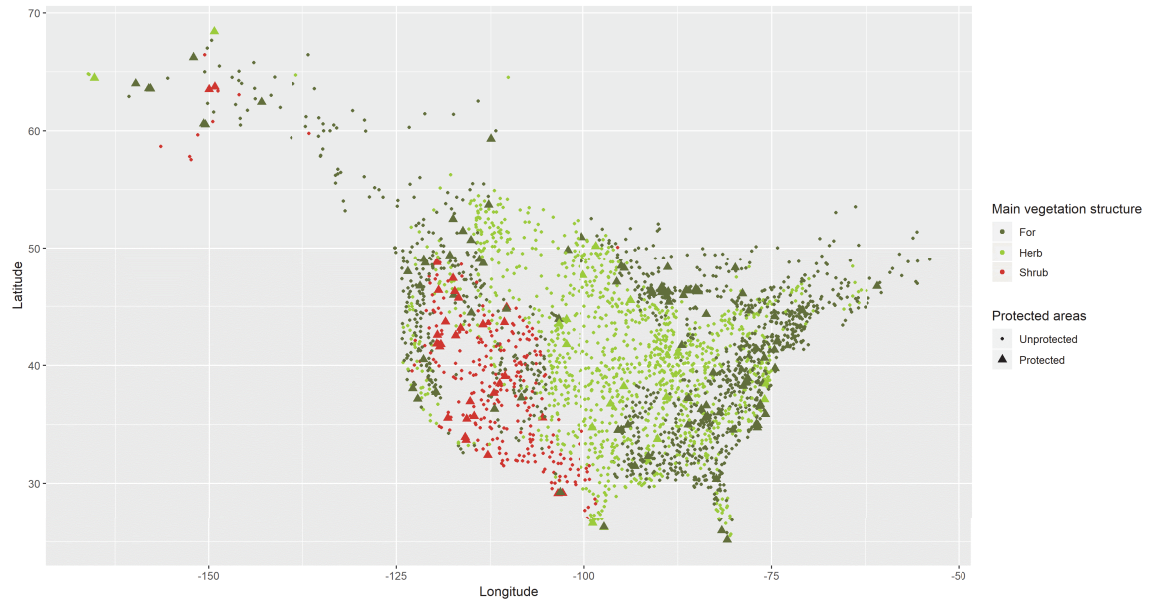


Figure S1 – Map of the 2,794 BBS routes used in the analyses. Colour of the points represents the main vegetation structure of the route (forest in dark green, herbaceous in light green and shrub in red). The shape of the point represents whether or not the route was protected by more than 50% (large triangle if protected by more than 50%, small point otherwise).

Supplementary results

Appendix S2: Human-affinity and PAE_{For} for forest species only

As can be seen in Fig.3, the negative trend between the effect of Protected Areas on species within forest routes (PAE_{For}) and human-affinity is partly caused by a correlation between human-affinity and species habitat preferences (i.e., forest species are more likely to have a low human-affinity than non-forest species). However, this trend still holds for forest species alone, suggesting that a forest species with low human-affinity is more likely to have a positive PAE_{For} (i.e., to be favoured by PAs) than a forest species with high human-affinity. This was checked by the following linear model with forest species only (N = 53): PAE_{For} ~ human-affinity. The result was nearly significant: -0.074 ± 0.045 , P = 0.10.

Appendix S3: Species model results for PAE_{Shrub} and PAE_{Herb}

Table S1 – Model summaries regarding the estimated effect of Protected Areas on species within shrub routes (PAE_{Shrub}) with the linear model and the phylogenetic linear model with Brownian motion model. The top part gives estimates and P-values for all covariates, the bottom part gives estimates and P-values for all species' habitat preferences, with trend and human-affinity fixed to zero. N corresponds to the number of species in each case. PAE_{Shrub} values were winsorized to reduce the effect of extreme values, but some aberrant estimates remain, leading to high estimates in the model. * P-values for the habitat variable as a whole could not be obtained, as Anova tables are not implemented in the 'phylolm' package.

	Linear model			Phylogenetic model		
	Estimate	SE	P	Estimate	SE	P
Habitat	-	-	0.447	-	-	NA*
Trend	12	56	0.829	-38	53	0.476
Human-affinity	-52	23	0.027	-67	21	0.0011
Mixed forest (N=10)	364	249	0.144	200	660	0.762
Forest (N=5)	336	370	0.365	295	703	0.675
Deciduous forest (N=18)	-37	243	0.879	96	670	0.886
Conifer forest (N=11)	163	199	0.413	131	649	0.840
Semi open (N=19)	245	212	0.250	241	655	0.713
Riparian (N=11)	264	226	0.244	253	656	0.700
Generalist (N=1)	562	543	0.301	704	869	0.418
Shrub (N=15)	412	223	0.065	287	654	0.661
Arid (N=2)	383	296	0.196	371	677	0.584
Open (N=11)	381	234	0.104	253	664	0.703

Table S2 – Model summaries regarding the estimated effect of Protected Areas on species within herbaceous routes (PAE_{Herb}) with the linear model and the phylogenetic linear model with Brownian motion model. The top part gives estimates and P-values for all covariates, the bottom part gives estimates and P-values for all species' habitat preferences, with trend and human-affinity fixed to zero. N corresponds to the number of species in each case. PAE_{Herb} values were winsorized to remove the effect of extreme values. * P-values for the habitat variable as a whole could not be obtained, as Anova tables are not implemented in the 'phylolm' package.

	Linear model			Phylogenetic model		
	Estimate	SE	P	Estimate	SE	P
Habitat	-		0.011	-		NA*
Trend	0.19	0.24	0.426	-0.18	0.30	0.547
Human-affinity	0.07	0.11	0.508	0.16	0.11	0.157
Mixed forest (N=10)	-1.64	1.09	0.134	-2.32	4.35	0.594
Forest (N=5)	0.20	1.31	0.879	-1.80	4.42	0.684
Deciduous forest (N=18)	-1.42	1.10	0.195	-2.77	4.39	0.528
Conifer forest (N=11)	-3.15	0.97	0.0011	-4.38	4.33	0.312
Semi open (N=19)	-0.16	1.03	0.877	-0.67	4.37	0.878
Riparian (N=11)	0.03	1.33	0.982	-0.19	4.46	0.966
Generalist (N=1)	-2.37	2.77	0.392	-2.86	5.74	0.618
Shrub (N=15)	-0.37	1.04	0.722	-0.27	4.39	0.951
Arid (N=2)	-0.20	1.50	0.894	0.11	4.62	0.981
Open (N=11)	-0.51	1.11	0.645	-1.16	4.36	0.790
Urban (N=1)	-5.85	3.14	0.062	-8.18	8.98	0.362

Appendix S4: Species included in species level results (see methods for details)

Table S3 – List of 136 species used in the species level analysis. Non-native species included in the species analyses (see Appendix S5) are written in bold and are not included in the results presented in the main text.

Scientific name	AOU	Species main habitat	Trend 1966-2015	Human affinity	PAE_{For}	PAE_{Shrub}	PAE_{Herb}
Colinus virginianus	2890	Open	-3.48	7.03	0.71	49.81	0.4
Phasianus colchicus	3091	Open	-0.64	5.33	-2.86	0.67	0.3
Meleagris gallopavo	3100	Mixed Forest	7.51	7.96	0.42	-1.96	1.03
Zenaida macroura	3160	Semi Open	-0.29	8.62	-0.43	-0.22	-0.06
Buteo jamaicensis	3370	Semi Open	NA	7.55	-0.6	-0.07	0.66
Buteo lineatus	3390	Deciduous Forest	2.7	8.53	0.1	-45461.88	-1.03
Falco sparverius	3600	Open	-1.39	8.71	-5.22	-0.24	-2.37
Coccyzus americanus	3870	Semi Open	-1.45	6.67	0.36	2.65	0.98
Picoides villosus	3930	Forest	0.81	5.83	-0.22	1.73	2.34
Picoides pubescens	3940	Deciduous Forest	0.03	9.62	0.01	-44010.13	-1.91
Sphyrapicus varius	4020	Deciduous Forest	1.1	6.27	0.25	0.25	1.45

CHAP.1: PA EFFECTS IN NORTH AMERICA (BBS)

Dryocopus pileatus	4050	Forest	1.41	5.85	0.9	NA	2.49
Melanerpes carolinus	4090	Forest	1.02	9.48	-0.15	NA	-0.12
Colaptes auratus	4123	Forest	NA	6.51	0.13	1.02	0.74
Chaetura pelagica	4230	Urban	-2.5	16.63	-1.95	NA	-5.17
Tyrannus forficatus	4430	Semi Open	-0.78	8.39	0.91	-2.83	0.46
Tyrannus tyrannus	4440	Semi Open	-1.28	8.65	-0.75	-118.29	-0.35
Tyrannus verticalis	4470	Semi Open	0.06	8.05	-1	-0.04	0.52
Myiarchus crinitus	4520	Deciduous Forest	-0.03	9	0.3	NA	-0.21
Myiarchus cinerascens	4540	Shrub	1.1	5.62	-3.12	0.32	-1.34
Sayornis phoebe	4560	Deciduous Forest	0.22	10	-0.93	-1904.58	-1.73
Sayornis saya	4570	Arid	1.14	6.35	-0.14	1.22	0.33
Contopus virens	4610	Forest	-1.4	9.22	1.04	NA	-0.45
Contopus sordidulus	4620	Conifer Forest	-1.37	7.34	-0.24	0.65	-4.14
Empidonax virescens	4650	Deciduous Forest	-0.26	8.62	1.21	NA	-1.8
Empidonax traillii	4660	Shrub	-1.48	11.25	-1.91	0.96	0.95
Empidonax alnorum	4661	Shrub	-0.89	7.48	-0.43	-0.96	0.16
Empidonax minimus	4670	Semi Open	-1.71	5.36	0.11	-8.25	2.39
Eremophila alpestris	4740	Open	-2.46	5.44	-2.2	-1.98	-2.44
Pica hudsonia	4750	Semi Open	-0.49	7.42	-3.07	-0.65	0.47
Cyanocitta cristata	4770	Mixed Forest	-0.66	11.06	-0.29	NA	-1.2
Corvus corax	4860	Semi Open	2.04	6.6	0.25	-0.35	-2.52
Corvus brachyrhynchos	4880	Open	0.07	10.18	-1.04	0.92	0.06
Corvus ossifragus	4900	Riparian	0.48	16.26	-1.32	NA	0.56
Sturnus vulgaris	4930	Generalist	-1.46	14.85	-2.85	-0.60	-1.01
Dolichonyx oryzivorus	4940	Open	-2.06	7.45	-6.79	NA	-0.02
Molothrus ater	4950	Semi Open	-0.66	7.39	-0.43	-0.63	0.86
Xanthocephalus xanthocephalus	4970	Riparian	-0.06	3.54	2.43	0.39	1.85
Agelaius phoeniceus	4980	Riparian	-0.93	9.44	-1.36	0.53	-0.16
Sturnella magna	5010	Open	-3.28	9	0.54	-26.26	-0.27
Sturnella neglecta	5011	Open	-1.29	4.63	-3.37	0.35	-1.38
Icterus spurius	5060	Riparian	-0.87	8.55	-0.91	NA	0.79
Icterus galbula	5070	Semi Open	-1.49	9.65	-2.15	NA	-0.41
Icterus bullockii	5080	Semi Open	-0.66	8.53	-1.33	0.84	1.27
Euphagus cyanocephalus	5100	Riparian	-2.25	7.53	-1.3	0.76	0.11
Quiscalus quiscula	5110	Semi Open	-1.75	12.56	-0.76	-1770.29	-0.1
Haemorhous purpureus	5170	Conifer Forest	-1.23	7.89	-0.71	0.69	-0.75
Haemorhous mexicanus	5190	Arid	0.12	13.35	-1.14	0.72	-1.32
Spinus tristis	5290	Semi Open	-0.17	9.95	-1	-0.05	0.15
Poocetes gramineus	5400	Open	-0.85	5.04	-3.66	-0.38	0.6
Passerculus sandwichensis	5420	Open	-1.36	7.75	-2.3	-0.1	-0.2
Ammodramus savannarum	5460	Open	-2.52	4.37	-0.27	1.17	1.63

<i>Chondestes grammacus</i>	5520	Semi Open	-0.78	5.66	-2.02	-1.17	0.56
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	5540	Semi Open	-0.4	6.33	-1.15	1.28	0.75
<i>Zonotrichia albicollis</i>	5580	Conifer Forest	-0.93	7	0.23	5.61	-0.88
<i>Spizella passerina</i>	5600	Semi Open	-0.6	10.82	0.11	-0.02	-0.21
<i>Spizella pallida</i>	5610	Shrub	-1.14	5.5	-1.94	1.24	1.89
<i>Spizella breweri</i>	5620	Shrub	-1.01	3.29	-2.14	-0.27	-0.93
<i>Spizella pusilla</i>	5630	Semi Open	-2.33	9.44	-2.57	NA	1.2
<i>Junco hyemalis</i>	5677	Forest	NA	6.67	0.49	0.15	0.57
<i>Melospiza melodia</i>	5810	Shrub	-0.76	11.25	-1.22	0.78	0.26
<i>Melospiza lincolni</i>	5830	Riparian	-0.36	5.91	0.43	1.32	-0.99
<i>Melospiza georgiana</i>	5840	Riparian	0.93	8	0.6	0.6	2.76
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	5870	Forest	-1.34	9.64	-0.1	NA	0.73
<i>Pipilo maculatus</i>	5880	Shrub	-0.03	7.34	-0.34	0.22	2.99
<i>Cardinalis cardinalis</i>	5930	Shrub	0.32	10.6	-0.79	-3.96	-0.45
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	5950	Forest	-0.86	7.08	0.33	0.33	-0.53
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	5960	Deciduous Forest	0.72	7.56	0.34	0.18	-3.52
<i>Passerina caerulea</i>	5970	Semi Open	0.81	8.55	0.48	0.35	0.41
<i>Passerina cyanea</i>	5980	Shrub	-0.73	9.03	-0.31	NA	0.84
<i>Passerina amoena</i>	5990	Arid	0.21	4.4	-0.84	0.36	2.98
<i>Passerina ciris</i>	6010	Semi Open	-0.12	6.8	-0.42	-0.21	0.23
<i>Spiza americana</i>	6040	Semi Open	-0.36	7.27	0.18	43.96	1.19
<i>Piranga ludoviciana</i>	6070	Conifer Forest	1.28	4.67	0.69	0.11	3.66
<i>Piranga olivacea</i>	6080	Deciduous Forest	-0.22	8.62	0.9	NA	2.17
<i>Piranga rubra</i>	6100	Mixed Forest	0.22	7.2	0.69	-50.97	0.9
<i>Progne subis</i>	6110	Riparian	-0.91	10.46	-0.73	-2293.56	-1.6
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	6120	Semi Open	0.72	7.56	-2.34	-1.24	-1.47
<i>Hirundo rustica</i>	6130	Open	-1.19	9.96	-1.54	-0.61	-0.02
<i>Tachycineta bicolor</i>	6140	Riparian	-1.38	9.17	-1.54	-0.31	1.7
<i>Tachycineta thalassina</i>	6150	Conifer Forest	-0.66	7.67	1.02	-1.2	5.08
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	6170	Riparian	-0.53	10.16	-0.49	-0.1	-4.05
<i>Bombycilla cedrorum</i>	6190	Mixed Forest	0.07	12.63	-0.1	-7.29	0.35
<i>Vireo olivaceus</i>	6240	Deciduous Forest	0.75	8	0.42	-2.41	0.97
<i>Vireo gilvus</i>	6270	Deciduous Forest	0.85	7.45	-0.43	-0.62	-0.8
<i>Vireo flavifrons</i>	6280	Deciduous Forest	0.98	9.25	0.48	NA	0.34
<i>Vireo solitarius</i>	6290	Mixed Forest	2.86	6.17	0.69	NA	-1.8
<i>Vireo griseus</i>	6310	Riparian	0.62	6.81	-0.46	-0.46	1.01
<i>Mniotilta varia</i>	6360	Mixed Forest	-0.86	7.75	-0.28	NA	-2.75
<i>Oreothlypis ruficapilla</i>	6450	Mixed Forest	0.01	4.79	0.15	-1.33	0.22
<i>Oreothlypis celata</i>	6460	Shrub	-0.61	6.99	-0.69	1.4	1.11
<i>Setophaga americana</i>	6480	Conifer Forest	1.11	7.43	0.11	NA	-0.99
<i>Setophaga petechia</i>	6520	Riparian	-0.61	8.36	-0.66	1.76	1.18
<i>Setophaga coronata</i>	6556	Conifer Forest	NA	6.67	1.08	0.21	-1.32

CHAP.1: PA EFFECTS IN NORTH AMERICA (BBS)

<i>Setophaga magnolia</i>	6570	Conifer Forest	0.87	6.57	-0.94	-0.94	0.16
<i>Setophaga pensylvanica</i>	6590	Shrub	-1.15	7.92	-0.11	NA	3.64
<i>Setophaga fusca</i>	6620	Conifer Forest	0.35	6.72	0.04	0.04	-24359.41
<i>Setophaga dominica</i>	6630	Conifer Forest	0.98	8.55	0.47	NA	-1.59
<i>Setophaga virens</i>	6670	Mixed Forest	0.35	6.24	0.29	NA	2.61
<i>Setophaga pinus</i>	6710	Conifer Forest	0.88	7.56	0.83	NA	1.31
<i>Seiurus aurocapilla</i>	6740	Mixed Forest	-0.07	6.86	1.18	1.18	-0.01
<i>Parkesia noveboracensis</i>	6750	Riparian	1.19	6.15	0.58	-4.67	0.5
<i>Geothlypis philadelphia</i>	6790	Shrub	-1.18	6.27	-0.06	-0.06	-2.14
<i>Geothlypis tolmiei</i>	6800	Conifer Forest	-1.66	4.83	-0.54	1.49	-4368.12
<i>Geothlypis trichas</i>	6810	Riparian	-1.01	9.25	-0.24	1.87	1.45
<i>Icteria virens</i>	6830	Shrub	-0.62	6.29	-0.25	2.01	2.29
<i>Setophaga citrina</i>	6840	Deciduous Forest	1.36	6.12	0.8	NA	-10.44
<i>Cardellina pusilla</i>	6850	Riparian	-1.8	6.33	-0.42	1.54	3.85
<i>Setophaga ruticilla</i>	6870	Deciduous Forest	-0.28	8.67	1.08	-8.39	-2.28
Passer domesticus	6882	Generalist	-3.61	12.24	-1.29	-1.59	-3.27
<i>Mimus polyglottos</i>	7030	Semi Open	-0.46	10.02	-0.23	-0.76	-0.11
<i>Dumetella carolinensis</i>	7040	Shrub	-0.01	14.09	-1.14	-0.82	0.47
<i>Toxostoma rufum</i>	7050	Shrub	-1.04	9.5	-1.4	NA	-0.27
<i>Salpinctes obsoletus</i>	7150	Arid	-0.65	5.58	1.5	0.97	-0.27
<i>Thryothorus ludovicianus</i>	7180	Deciduous Forest	1.04	9.85	-0.12	NA	-0.03
<i>Thryomanes bewickii</i>	7190	Shrub	-0.9	7.4	1.34	-0.98	2.3
<i>Troglodytes aedon</i>	7210	Shrub	0.26	9.43	-0.78	-0.36	-0.16
<i>Troglodytes hiemalis</i>	7222	Conifer Forest	0.23	6.73	0.26	0.26	-35800.29
<i>Sitta carolinensis</i>	7270	Deciduous Forest	1.71	9.25	0.55	2.62	1.02
<i>Sitta canadensis</i>	7280	Conifer Forest	0.72	5.15	0.5	-0.14	2.11
<i>Baeolophus bicolor</i>	7310	Deciduous Forest	NA	9.93	-0.39	NA	-0.53
<i>Poecile atricapillus</i>	7350	Deciduous Forest	0.61	11.4	-0.53	1.45	1.01
<i>Poecile carolinensis</i>	7360	Mixed Forest	-0.38	9.79	0.31	NA	-2.36
<i>Poecile gambeli</i>	7380	Conifer Forest	-1.34	4.5	0.61	1.07	-5.57
<i>Regulus satrapa</i>	7480	Conifer Forest	-1.54	6.08	2.59	-37373.47	-32617.55
<i>Regulus calendula</i>	7490	Conifer Forest	0.47	4.83	-0.17	0.84	-25341.08
<i>Polioptila caerulea</i>	7510	Deciduous Forest	0.38	8.05	0.65	1.31	1.61
<i>Hylocichla mustelina</i>	7550	Deciduous Forest	-1.91	9.6	0.56	NA	1.06
<i>Catharus fuscescens</i>	7560	Deciduous Forest	-1.13	8.43	0.27	-0.42	-1.18
<i>Catharus ustulatus</i>	7580	Mixed Forest	-0.84	6.27	0.21	-1.37	-0.81
<i>Catharus guttatus</i>	7590	Mixed Forest	0.33	4.99	1.09	0.05	-34475.37
<i>Turdus migratorius</i>	7610	Generalist	0.12	10.86	0.16	-0.24	-1.58
<i>Sialia sialis</i>	7660	Semi Open	1.5	10.25	-0.41	-1928.64	-0.81
<i>Sialia currucoides</i>	7680	Semi Open	-0.54	4.05	-0.82	0.32	2.4
Streptopelia decaocto	22860	Semi Open	29.18	9.68	-1.06	-0.58	-5.17

Appendix S5: Assemblage analyses including non-native species

We ran the assemblage analyses without excluding non-native species to investigate if results were affected by the exclusion of these species. The 7 non-native species added to the assemblage analyses are: *Perdrix perdrix*, *Alectoris chukar*, *Columba livia*, *Sturnus vulgaris*, *Passer domesticus*, *Passer montanus*, *Streptopelia decaocto*.

Assemblage models:

Neither species richness, nor summed abundance were significantly affected by the proportion of PAs in the buffer in models not controlling for vegetation structure (respectively -0.62 ± 0.74 , $P = 0.402$ and -0.06 ± 0.032 , $P = 0.064$). In models controlling for vegetation structure, species richness did not vary significantly with protection in forest (-1.65 ± 0.91 , $P = 0.07$), shrub (-0.51 ± 1.61 , $P = 0.752$) or herbaceous routes (3.50 ± 1.95 , $P = 0.073$). Abundance did not vary significantly with protection shrub (0.068 ± 0.070 , $P = 0.329$) or herbaceous routes (0.04 ± 0.079 , $P = 0.611$) but decreased with protection in forest routes (-0.09 ± 0.04 , $P = 0.026$).

Species models:

Table S4 – Model summaries regarding the estimated effect of Protected Areas on species within forest routes (PAE_{For}) with the linear model and the phylogenetic linear model with Brownian motion model. Three non-native species detected on at least 150 routes were included in this model (i.e. *Passer domesticus*, *Streptopelia decaocto*, *Sturnus vulgaris*, see Appendix S4). The top part gives estimates and P-values for all covariates, the bottom part gives estimates and P-values for all species' habitat preferences, with trend and human-affinity fixed to zero. N corresponds to the number of species in each case. This table is equivalent for Table 1, for strict PAs. For this model, we Winsorized PAE_{For} low values only (the 10% lowest values were pushed up to the value of the 10% quantile). This was necessary as the lack of power induced by the low number of protected routes with strict protection led to extreme estimates.

	Linear model			Phylogenetic model		
	Estimate	SE	P	Estimate	SE	P
Habitat	-	-	2.10^{-6}	-	-	NA*
Trend	0.015	0.10	0.882	0.023	0.12	0.849
Human-affinity	-0.088	0.05	0.055	-0.002	0.06	0.972
Mixed forest (N=16)	1.03	0.47	0.029	0.26	1.81	0.886
Forest (N=7)	0.99	0.57	0.083	0.05	1.73	0.977
Deciduous forest (N=18)	1.07	0.47	0.024	0.32	1.78	0.857
Conifer forest (N=22)	0.87	0.41	0.032	-0.17	1.76	0.923
Semi open (N=27)	-0.058	0.43	0.892	-0.35	1.79	0.845
Riparian (N=18)	0.39	0.48	0.417	-0.24	1.77	0.892
Generalist (N=2)	-0.19	0.87	0.827	-1.09	2.06	0.597
Shrub (N=19)	-0.12	0.45	0.789	-0.62	1.77	0.726
Arid (N=5)	0.49	0.63	0.439	-0.53	1.83	0.772
Open (N=14)	-1.44	0.51	0.0046	-2.15	1.80	0.231
Urban (N=1)	-2.62	1.42	0.065	-1.64	3.67	0.655

Appendix S6: Equivalent analyses when considering PAs Ia-IV only

As the effectiveness of PAs may depend on the protection level they offer, we repeated the exact same analyses as those presented in the main text, but considering only PAs categorised by the IUCN as categories Ia to IV (stricter conservation).

Assemblage models:

Neither species richness, nor summed abundance were significantly affected by the proportion of PAs in the buffer in models not controlling for vegetation structure (respectively -0.042 ± 0.092 , $P = 0.665$; -0.021 ± 0.050 , $P = 0.692$). In models controlling for vegetation structure, species richness did not vary significantly with protection in forest (-1.22 ± 1.19 , $P = 0.305$), shrub (-0.52 ± 1.92 , $P = 0.787$) but was increased by protection in herbaceous routes (8.04 ± 2.52 , $P = 0.0014$). Abundance did not vary significantly with protection in forest (-0.028 ± 0.052 , $P = 0.590$), shrub (-0.12 ± 0.08 , $P = 0.153$) or herbaceous routes (-0.16 ± 0.113 , $P = 0.156$).

Species models:

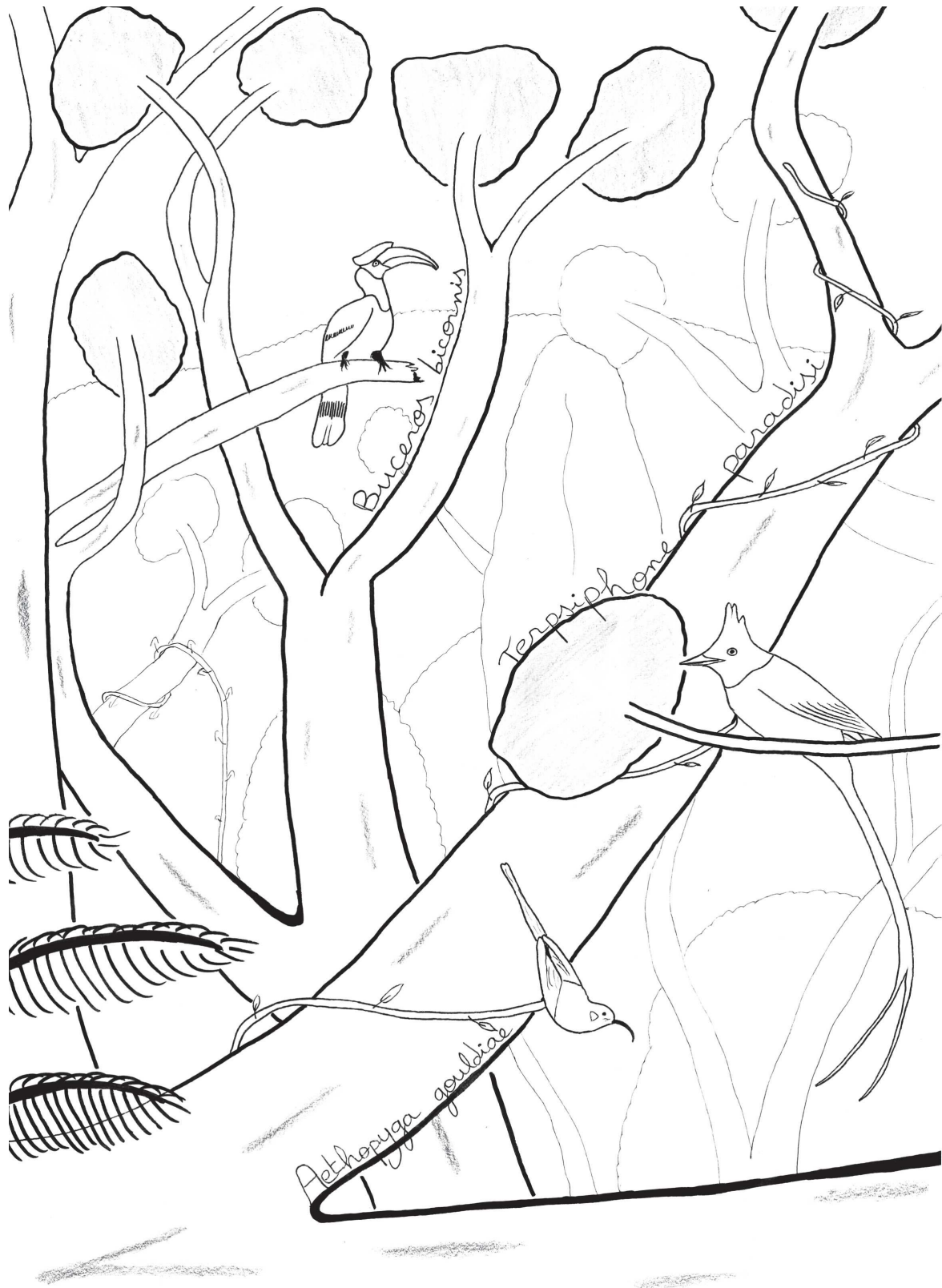
Table S5 – Model summaries regarding the estimated effect of strict Protected Areas (IUCN categories Ia to IV only) on species within forest routes (PAE_{For}) with the linear model and the phylogenetic linear model with Brownian motion model. The top part gives estimates and P-values for all covariates, the bottom part gives estimates and P-values for all species' habitat preferences, with trend and human-affinity fixed to zero. N corresponds to the number of species in each case. This table is equivalent for Table 1, for strict PAs. For this model, we Winsorized PAE_{For} low values only (the 10% lowest values were pushed up to the value of the 10% quantile). This was necessary as the lack of power induced by the low number of protected routes with strict protection led to extreme estimates.

	Linear model			Phylogenetic model		
	Estimate	SE	P	Estimate	SE	P
Habitat	-	-	2.10^{-3}	-	-	NA*
Trend	0.009	0.11	0.932	4.10^{-4}	0.11	0.997
Human-affinity	-0.008	0.05	0.862	0.087	0.05	0.084
Mixed forest (N=16)	0.37	0.48	0.445	-0.30	1.89	0.874
Forest (N=7)	0.34	0.60	0.571	-1.03	1.94	0.596
Deciduous forest (N=18)	0.18	0.50	0.716	-0.55	1.90	0.772
Conifer forest (N=22)	0.362	0.42	0.391	-0.59	1.90	0.756
Semi open (N=27)	-0.90	0.46	0.048	-0.99	1.88	0.599
Riparian (N=18)	-0.58	0.50	0.246	-1.04	1.91	0.586
Generalist (N=2)	0.43	1.24	0.729	-0.54	2.53	0.831
Shrub (N=19)	-0.65	0.48	0.179	-1.15	1.90	0.544
Arid (N=5)	0.40	0.68	0.554	-0.50	1.95	0.798
Open (N=14)	-1.44	0.51	0.0046	-1.73	1.92	0.367
Urban (N=1)	-2.62	1.42	0.065	-4.16	3.92	0.289

Supplementary Discussion

Appendix S7: PA coverage differences between vegetation structure types in BBS routes

The better quality of sampling in forests results mainly from the fact that they are the most common vegetation structure type (49% of the studied area) and well covered by BBS routes (61% of the routes) and PAs (12% of the forests areas are protected and 7.6% of forest routes are protected by more than 50%). In contrast, shrub areas are the rarest vegetation structure type (14% of the studied area), they are even more rare in BBS routes (10% of the routes) but are well covered by PAs (15% of the shrub area are protected in the studied area and 10.1% of the shrub BBS routes are protected by more than 50%). Herbaceous areas, which include cultivated areas, represent 34% of the studied area and 40% of BBS routes. Although they are relatively well covered by PAs in the studied area (10% protected), the first 5 stops of BBS routes do not intersect well with these herbaceous PAs as only 1.6% of the herbaceous routes are protected.



Chapitre 2

Efficacité des aires protégées dans la conservation des assemblages d'oiseaux des forêts tropicales

Dans le chapitre précédent, nous n'avons pas pu mesurer l'effet total qu'ont les aires protégées sur la biodiversité puisque notre mesure n'incluait pas l'effet positif que peuvent avoir les aires protégées en empêchant la conversion d'habitats. Cette limite majeure était principalement induite par la diversité d'habitats originels présents sur la zone d'étude, qui rend difficile le fait d'isoler l'effet des aires protégées sur les assemblages d'une différence qui serait due à une hétérogénéité d'habitats originels (cf partie 4. de l'Introduction générale). Dans le deuxième chapitre de cette thèse, nous avons cherché à dépasser cette limite. C'est pour cela que nous avons fait le choix de nous concentrer sur un unique type d'habitat : les forêts tropicales. En considérant que tous nos sites étaient originellement couverts de forêt tropicale humide, nous pouvons supposer que leur différence actuelle est une résultante d'une pression différentielle entre les sites. De ce fait, nous pourrions, grâce à un contrôle statistique, isoler ce que nous appelons « l'efficacité des aires protégées ». De plus, grâce à l'accessibilité de données satellites sur l'état des forêts à travers le monde, nous pourrions disséquer l'effet des aires protégées sur les assemblages d'oiseaux entre l'effet qu'elles ont en atténuant la déforestation et celui qu'elles ont en atténuant la dégradation des forêts restantes.

Au-delà de cet aspect méthodologique, la raison d'être de ce chapitre s'explique par les latitudes étudiées. En effet, la majorité des études mesurant l'effet des aires protégées sur les populations animales se concentre sur des pays à haut PIB par habitant (par exemple en Amérique du Nord, Europe, Océanie) alors que les mesures de l'efficacité des aires protégées sont extrêmement rares dans les zones tropicales. Nous profitons ici d'un jeu de données en plein essor, "*eBird*", pour mesurer l'effet des aires protégées sur les populations d'oiseaux dans huit points chauds de forêt tropicale humide à travers le monde.

Effectiveness of protected areas in conserving tropical forest birds

Victor Cazalis^{1, *}, Karine Princé^{2,3,4}, Jean-Baptiste Mihoub², Joseph Kelly^{1,5}, Stuart H.M. Butchart^{6,7}, and Ana S.L. Rodrigues¹

Authors affiliation:

¹ *CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France*

² *Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, CP 135, 43 rue Buffon, 75005 Paris, France*

³ *Université de Lyon, F-69000, Lyon ; Université Lyon 1; CNRS, UMR5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622 Villeurbanne, France*

⁴ *Department of Forest and Wildlife Ecology, University of Wisconsin-Madison, Madison, WI 53706, USA*

⁵ *Center for Interdisciplinary Research on Ecology and Sustainability, College of Environmental Studies, National Dong Hwa University, Shoufeng, Hualien 97401, Taiwan*

⁶ *BirdLife International, David Attenborough Building, Pembroke Street, Cambridge CB2 3QZ, UK*

⁷ *Department of Zoology, University of Cambridge, Downing Street, Cambridge CB2 3EJ, UK*

* Corresponding author: victor.cazalis@laposte.net

Cite as: Cazalis, V., Princé, K., Mihoub, J.-B., Kelly, J., Butchart, S.H.M., Rodrigues, A.S.L. (2020). Effectiveness of protected areas in conserving tropical forest birds. *Nature Communications*, DOI: 10.1038/s41467-020-18230-0

Abstract

Protected areas (PAs) are the cornerstones of global biodiversity conservation efforts, but to fulfil this role they must be effective at conserving the ecosystems and species that occur within their boundaries. Adequate monitoring datasets that allow comparing biodiversity between protected and unprotected sites are lacking in tropical regions. Here we use the largest citizen science biodiversity dataset – eBird – to quantify the extent to which protected areas in eight tropical forest biodiversity hotspots are effective at retaining bird diversity. We find generally positive effects of protection on the diversity of bird species that are forest-dependent, endemic to the hotspots, or threatened or Near Threatened, but not on overall bird species richness. Furthermore, we show that in most of the hotspots examined this benefit is driven by protected areas preventing both forest loss and degradation. Our results provide evidence that, on average, protected areas contribute measurably to conserving bird species in some of the world’s most diverse and threatened terrestrial ecosystems.

Key words: Protected areas; habitat loss; deforestation; forest degradation; conservation effectiveness; citizen science; eBird

1. Introduction

Hopes for halting and reversing the ongoing global biodiversity crisis are largely pinned on protected areas (IPBES, 2019; UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020). Defined as geographical spaces that are recognised, dedicated and managed to achieve the long term conservation of nature (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020), they are expected to buffer ecosystems and species populations against some of the most destructive impacts of human activities, particularly those resulting in habitat loss or degradation, or the overexploitation of wildlife. Already covering nearly 15.2% of the global land surface and 7.4% of the oceans (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020), signatories to the Convention on Biological Diversity have committed through Aichi Target 11 to expand protected area coverage to 17% and 10% respectively by 2020 (SCBD, 2010), and there are calls to go even further (Pimm et al., 2018). However, protected areas can only fulfil their intended role if they are effective.

Protected area effectiveness can be assessed through multiple, complementary approaches, for instance, by evaluating whether they cover the diversity of species and ecosystems and the most important sites, or by assessing their management adequacy in terms of staff or resources (Pressey et al., 2015; UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020). Here, we focus on effectiveness in terms of biodiversity outcomes: the extent to which the establishment of protected areas makes a difference to the trends and thus ultimately to the condition of the species and ecosystems within their boundaries.

Evaluating outcomes is not straightforward, as it requires contrasting current state with a counterfactual, i.e., an alternative scenario of what would have happened if the protected area had not existed (Pressey et al., 2015). Simply contrasting any protected and unprotected sites would not be an adequate counterfactual analysis, because it would conflate implementation effects (the difference protected areas have made) with location biases (differences between protected and unprotected sites prior to protected areas implementation; Joppa and Pfaff (2009), Pressey et al. (2015)). Such location biases are inevitable because protected areas tend to be designated in regions of little economic interest (i.e. greater remoteness, higher altitudes, and lower agricultural suitability; Joppa and Pfaff (2009), Venter et al. (2018)), which are less likely to have suffered from human pressure both before and after protection. These differences can be statistically controlled for in counterfactual analyses of protected area effectiveness (Andam et al., 2008; Cazalis et al., 2019; Gray et al., 2016), but this requires large datasets on the spatial distribution of the biodiversity features of interest across many protected and unprotected sites.

Nowhere are effective protected areas more essential than in tropical regions, which host a disproportionately large share of the world's biodiversity (Barlow et al., 2018) and face rapid habitat loss (Barlow et al., 2018) and degradation (Barlow et al., 2016; Lewis et al., 2015), both major threats to biodiversity (Barlow et al., 2016; Newbold et al., 2013; Peres et al., 2006). Yet, evaluating protected area effectiveness in these regions is particularly challenging, given that the detailed biodiversity datasets required for counterfactual analyses are typically unavailable (Chandler et al., 2017). Among the few analyses investigating biodiversity outcomes of tropical protected areas, most focused on protected area effects on land-cover, finding that they mitigate

both forest loss and forest degradation (Andam et al., 2008; Anderson and Mammides, 2019; Geldmann et al., 2019; Nelson and Chomitz, 2009). While such analyses are possible using *ex situ* remote sensing data, investigating effectiveness in terms of species outcomes requires data collected *in situ*. Two global meta-analyses reviewed local-scale studies that had contrasted protected versus unprotected sites in terms of species diversity (Coetzee et al., 2014; Gray et al., 2016). Both uncovered positive effects at the global scale, but – worryingly – weaker or mixed results in tropical regions, contrasting with reported positive effects of protected areas at reducing forest loss and degradation.

In this study we investigate the effectiveness of protected areas in eight tropical forest biodiversity hotspots across three continents (Fig.1), which are the epicentres of the ongoing biodiversity crisis and therefore regions where effective conservation efforts are the most urgent (Mittermeier et al., 2004; Barlow et al., 2018; Laurance et al., 2012). For this purpose, we take advantage of eBird (Sullivan et al., 2009, 2014), the world’s largest citizen science programme that provides fine-scale occurrence data of bird species, and we quantify protected areas outcomes for bird species diversity using a counterfactual analysis that controls for location biases. For each hotspot, we apply a set of three distinct but interrelated statistical analyses to investigate the effectiveness of protected areas at retaining bird diversity, and to shed light on the underlying mechanisms (Fig. 2). First (analysis I), we show that protected areas do not retain more species than unprotected counterfactuals, but that they do retain more species of greater conservation concern, namely: specialists (here, forest-dependent species), species with narrow ranges (i.e.,

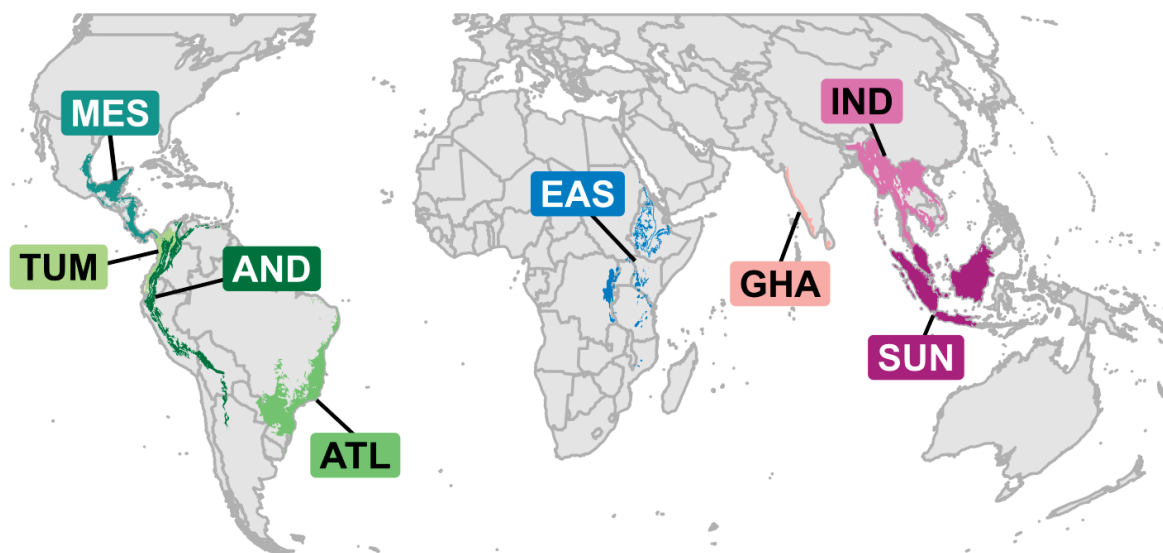


Figure 1 – Regions covered by the present study (i.e., intersection between eight biodiversity hotspots and the “tropical and subtropical moist broadleaf forests” biome). Acronyms as in Fig. 3 and Fig. 4: ATL (Atlantic Forest, N=6,760 checklists), AND (Tropical Andes, N=17,758), TUM (Tumbes-Chocó-Magdalena, N=1,188), MES (Mesoamerica, N=32,784), EAS (Eastern Afrotropical, N=1,097), GHA (Western Ghats and Sri Lanka, N=2,646), IND (Indo-Burma, N=2,996), SUN (Sundaland, N=1,548). More details in Supplementary Figure 1.

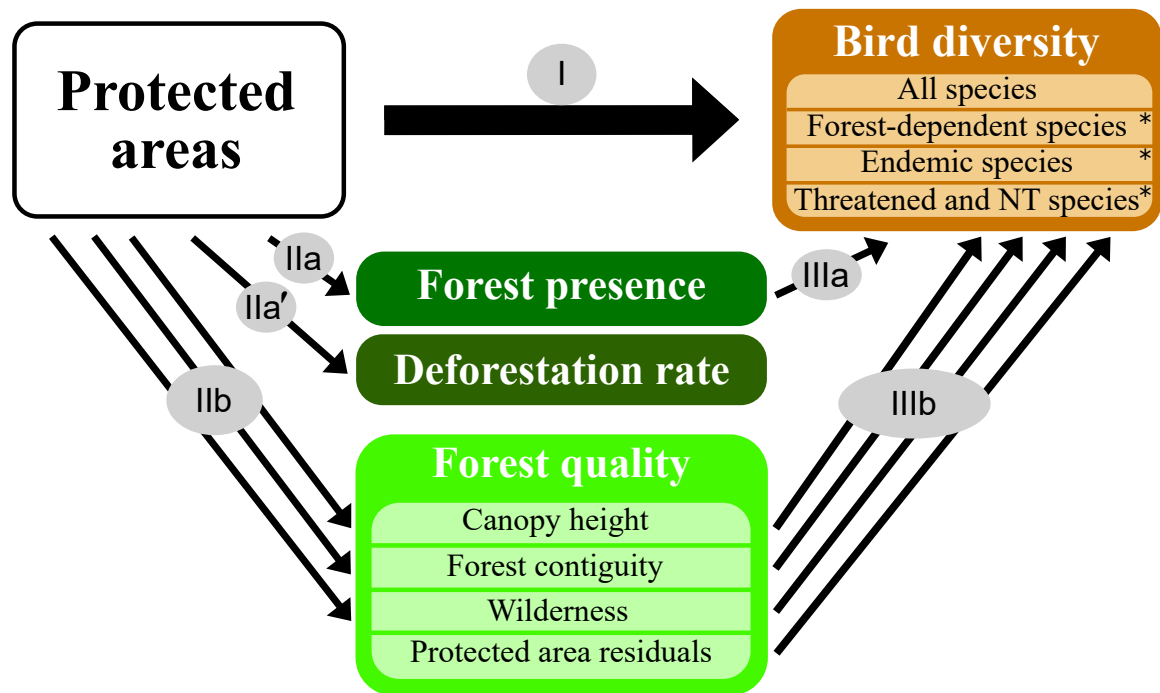


Figure 2 – Framework of the analyses performed to investigate the effectiveness of protected areas at retaining bird diversity. Analysis I: effect of protected areas on bird diversity measured through four indices of bird species richness (all species, forest-dependent species, endemic species, threatened and Near Threatened species). The asterisk indicates species of conservation concern. Analysis II: effects of protected areas on forest presence (IIa), local deforestation rates (IIa’), and on three measures of forest quality (canopy height, forest contiguity, and wilderness; IIb). Analysis III: effects of forest presence (IIIa), and of each of the three measures of forest quality and of the residual effect of protected areas (IIIb) on bird diversity.

endemic to the hotspot), and species classified as threatened (Critically Endangered, Endangered, or Vulnerable) or Near Threatened in the IUCN Red List (BirdLife International, 2017). We consider two potential mechanisms through which protected areas can potentially affect bird diversity: by retaining forest presence (i.e., mitigating forest loss), and by maintaining forest quality (i.e., mitigating forest degradation). We test these mechanisms in two complementary analyses (Fig. 2). One (analysis II) shows that protected areas have a positive effect on forest presence (IIa), by mitigating local deforestation rates (2000-2019; IIa’), but also on forest quality (IIb; measured by canopy height, forest contiguity - the opposite of fragmentation -, and wilderness - the opposite of the human footprint index (Venter et al., 2016a)-). The other (analysis III) shows the positive effects of either forest presence (IIIa) or forest quality (IIIb) on bird species of conservation concern.

2. Methods summary

2.1 Study areas: biodiversity hotspots

We focused on eight biodiversity hotspots (Mittermeier et al., 2004) those with at least 25% of their extent within the “Tropical and subtropical moist broadleaf forests” biome (Olson et al., 2001) and for which we obtained at least 1,000 checklists from eBird (after applying the

data selection procedure described below): Atlantic Forest, Tropical Andes, Tumbes-Chocó-Magdalena, and Mesoamerica (Americas); Eastern Afromontane (Africa); Western Ghats and Sri Lanka, Indo-Burma and Sundaland (Asia). Within each hotspot, we analysed only areas overlapping the “Tropical and subtropical moist broadleaf forests” biome (Olson et al., 2001) (Fig. 1, Supplementary Figures 1,4,5), assumed to have been originally forested (see Supplementary Methods 4D).

2.2 Data selection: eBird checklists

We obtained bird sightings from the eBird citizen science database (Sullivan et al., 2014). The reporting system is based on checklists, whereby the observer provides: list of birds detected; GPS location; sampling effort (whether or not all detected species are reported; sampling duration; sampling protocol, e.g., stationary point, travel, banding; distance travelled in case of travelling protocol); starting time of the sampling event; number of observers.

We used the eBird dataset released in December 2018 (eBird, 2018), focusing on records from 2005 to 2018, as data collected prior to 2005 were too scarce for analysis. We filtered this dataset to obtain high-quality checklists comparable in protocol and effort: we selected complete checklists only (i.e., in which observers explicitly declare having reported all bird species detected and identified); following either the ‘stationary points’ or the ‘travelling counts’ protocol; with durations of continuous observation of 0.5-10 hrs; with observers travelling distances during the checklist < 5 km; only from experienced observers (≥ 10 checklists; ≥ 30 species per checklist on average; ≥ 100 different species in total); and removing potential duplicates (checklists made on the same day at the same place). We applied some taxonomical transformation to eBird data in order to fit with BirdLife International taxonomy (Supplementary Methods 1F).

After data filtering (more details in Supplementary Methods 1), we obtained the final dataset used in the analyses, consisting of 66,777 checklists, covering 5,467 species, from 6,838 observers, in eight hotspots (Supplementary Figures 4-5; Supplementary Table 2).

2.3 Site characteristics

Our analyses included two types of sites: checklist sites, corresponding to the coordinates of each eBird checklist analysed (used in analyses I and III); and background sites, corresponding to the centre points of a regular grid of 2x2 km covering the whole area of each hotspot evenly (used in analysis II). We characterised each site according to six characteristics – calculated in a 1-km radius buffer around its coordinates – two binary and four continuous: protected (if coordinates fall within a protected area (UNEP-WCMC and IUCN, 2018); Supplementary Figure 6) versus non-protected; forest (if > 60% of the 1-km buffer around the point is forested (ESA, 2015)) versus non-forest (< 10% forested; sites with intermediate forest cover were removed from analyses); altitude (National Geophysical Data Center, 1999); agricultural suitability (Zabel et al., 2014); remoteness (Weiss et al., 2018), and the proportion of forest loss between 2000 and 2019 (Hansen et al., 2013). In addition, we classified each forest site according to three continuous variables: canopy height (Simard et al., 2011); forest contiguity (proportion of forest cover (ESA, 2015), 0.6 to 1); and wilderness level (opposite of human footprint (Venter et al., 2016a)).

Finally, checklist sites were also characterised according to four measures of local bird diversity: overall species richness (total number of species detected in the checklist); richness in forest-dependent species (high or medium dependency on forest habitats (BirdLife International, 2017)); richness in endemic species (at least 90% of their global distribution within a hotspot (BirdLife International and HBW, 2017)); and richness in species of concern (classified as Near Threatened or threatened, i.e., Vulnerable, Endangered, or Critically Endangered (BirdLife International, 2017); more details in Supplementary Methods 2).

2.4 Index of observer expertise

Heterogeneity in observers' birding skills, behaviours, and equipment increases data variability and potentially introduces biases to the analyses (Dickinson et al., 2010; Johnston et al., 2018). Heterogeneity is particularly high in citizen science datasets like eBird, where volunteers range from those only familiar with a few common local birds to experienced observers capable of detecting rare and cryptic species. As stated above, we only included checklists from relatively experienced observers. To account for the remaining variability in observer expertise, we calculated an observer expertise score (used as an explanatory variable in the statistical analyses), adapted from Kelling et al. (2015) and from Johnston et al. (2018), and calculated separately for each continent. It estimates the variation in the number of species that observers are predicted to detect in similar conditions. To do so, we first ran a mixed General Additive Model (function *gamm* from 'mgcv' R package (Wood, 2011)) modelling species richness of checklists against potential confounding variables that are expected to affect either the number of species detected (sampling *protocol*; *n.observers* number of observers; *duration* of sampling; *time* of the day) or the true species richness (*lat* latitude; *lon* longitude; and *Julian day*), adding *observer* as a random effect:

$$gamm(\text{richness} \sim \text{protocol} + n.\text{observers} + s(\text{duration}) + s(\text{time}) + te(\text{lon}, \text{lat}, \text{day}) + \text{random} = list(\text{observer} \sim 1))$$

The notation *s()* indicates that the variable was used as a smoothed term; *te()* indicates that the variables have been used as interacting smooth terms, allowing here species richness to vary spatially during the year.

After fitting this model to each continental data subset, we used it to predict the logarithm of species richness that each observer would report for a fictive stationary point with all variables fixed to their median values. This resulted in an observer expertise score that we then assigned to all checklists; assigning the observer score of the observer with the highest expertise score in cases of multiple observers. This index ranged from 2.2 to 4.3 in Africa, from 2.3 to 4.4 in the Americas, and from 2.8 to 4.5 in Asia (more details in Supplementary Methods 3).

2.5 Statistical analyses of protected area effectiveness

We investigated protected area effectiveness at retaining bird diversity through a set of three connected statistical analyses (Fig. 2), undertaken separately for each hotspot, using GAM models (Wood, 2011). The first analysis (I) directly estimated the effects of protection on bird diversity while the two others (II and III) investigated the underlying mechanisms to explain the results of the first analysis.

Analysis I quantifies the effect of protected areas on bird diversity through models contrasting bird diversity of checklist sites between protected versus unprotected sites, while controlling for protected area location biases (and other potential confounding factors):

$$I: \text{Bird_Diversity} \sim \text{Protection} + \text{location_biases} + \text{control}$$

Analysis II quantifies the effectiveness of protected areas at mitigating forest loss and forest degradation, through models controlling for location biases and spatial autocorrelation. To measure the effects of protection on forest loss (IIa), we built logistic models contrasting protected versus unprotected background sites in their probability of being forested with land cover data:

$$IIa: \text{Forest_presence} \sim \text{Protection} + \text{location_biases} + \text{te}(\text{lon}, \text{lat})$$

We have also run an analysis IIa' comparing forest loss rates (log transformed to fit normal distribution) between protected and unprotected sites:

$$IIa': \log(0.001 + \text{Forest_loss}) \sim \text{Protection} + \text{location_biases} + \text{te}(\text{lon}, \text{lat})$$

To measure the effects of protected areas on forest degradation (IIb), we built Gaussian models contrasting protected versus unprotected background forested sites in terms of forest quality (canopy height, forest contiguity, or wilderness):

$$IIb: \text{Forest_quality} \sim \text{Protection} + \text{location_biases} + \text{te}(\text{lon}, \text{lat})$$

Analysis III quantifies the effects of forest presence (IIIa) or of forest quality (IIIb) on bird diversity, while controlling for potential confounding factors. In IIIa, we built models contrasting bird diversity in forest versus non-forest checklist sites:

$$IIIa: \text{Bird_Diversity} \sim \text{Forest_presence} + \text{control}$$

In IIIb, we modelled local bird diversity of forested sites against the three forest quality variables, as well as protected status in order to capture other aspects of forest quality that could be increased within protected areas (e.g. enforcement of hunting regulations; what we call protected area residuals):

$$IIIb: \text{Bird_Diversity} \sim \text{scale}(\text{canopy}) + \text{scale}(\text{contiguity}) + \text{scale}(\text{wilderness}) + \text{Protection} + \text{control}$$

In analyses I and III, the response variable *Bird_Diversity* is one of the four metrics of local bird diversity. We assumed Gaussian distribution for the overall richness, and a negative binomial distribution for the richness in forest-dependent species, endemic species and threatened and Near Threatened.

In analysis II, the response variable is either the binary *Forest_presence* (site forested or not) or each of three measures of *Forest_quality* (canopy height, forest contiguity, or wilderness).

The term *location_bias* in analyses I and II corresponds to $s(\text{altitude}) + s(\text{remoteness}) + s(\text{agricultural_suitability})$, supplemented by a control for spatial autocorrelation in analysis II with the term $+ \text{te}(\text{lon}, \text{lat})$. It controls for potential biases in protected area location in relation to altitude, remoteness and agricultural suitability (Joppa and Pfaff, 2009; Venter et al., 2018) (Supplementary Figures 7-9).

In analyses I and III, we controlled for other potential confounding factors that could affect the

bird diversity reported in a checklist (Supplementary Figures 10-17). In particular, we controlled for: heterogeneity in sampling effort (sampling *duration*; observer *expertise*; number of observers: *n.observers*); temporal effects (*year* to account for possible trends; *day* to account for season); spatial heterogeneity (*lat* latitude, *lon* longitude). *lon*, *lat* and *day* were used as interacting smooth terms, enabling bird diversity variables to vary spatially across seasons (see Supplementary Methods 2 and Supplementary Figures 10-17). The term *control* was thus:

$$s(duration, k = 4) + s(expertise, k = 4) + s(n.observers, k = 4) + s(year, k = 4) + te(day, lat, lon)$$

When the response variable was richness in forest-dependent species, in endemic species or in threatened and Near Threatened species, we also controlled for overall species richness, thus using as *control* term:

$$\log(overall_richness) + s(duration, k = 4) + s(expertise, k = 4) + s(n.observers, k = 4) + s(year, k = 4) + te(day, lat, lon)$$

In analysis I, altitude is already controlled for under the *location_bias* term; in analysis III, the control term also includes a term controlling for it: $s(altitude, k=6)$.

3. Results and discussion

3.1 Protected areas mitigate the replacement of species of concern

We found no consistent evidence across hotspots of an effect of protected areas on overall richness in bird species (analysis I). Indeed, we obtained non-significant results for five out of the eight hotspots tested, significant negative effects for two, and a significant positive effect for a single one (Fig. 3A). Given that species richness is an intuitive and widely used measure of biodiversity (Hillebrand et al., 2018), these results may appear worrying, by suggesting that protected areas do not prevent local biodiversity loss. In fact, they agree with a wealth of previous evidence that overall species richness is not a suitable indicator of local biodiversity impact, as species that go locally extinct due to ecosystem alteration can be replaced by others – often of lower conservation concern – with no or little impact on overall species richness (Dornelas et al., 2014; Hillebrand et al., 2018). Accordingly, we also found that neither forest presence (Fig. 4A; Supplementary Figure 3A; analysis IIIa) nor forest quality (Fig. 5A-C; Supplementary Figure 3B-D; analysis IIIb) had a consistent positive effect on overall species richness, indicating that this diversity measure is rather insensitive to habitat loss and degradation, at least at the temporal and spatial scales considered in this study. Species richness is also known to temporarily increase at intermediate levels of disturbance (Roxburgh et al., 2004), perhaps explaining the few observed negative effects of protection (Fig. 3A), forest presence (Fig. 4A), and forest quality (Fig. 5) on overall species richness.

Whereas we found no effect of protected areas on overall species richness, our results indicate that protected areas are effective at retaining the three types of species of conservation concern that were analysed: forest-dependent (i.e., specialists), endemics to each hotspot (i.e., narrow-ranged), and threatened or Near Threatened (i.e., at greater risk of extinction). Indeed, controlling for overall richness, we find for each of these three groups significant positive effects of protected

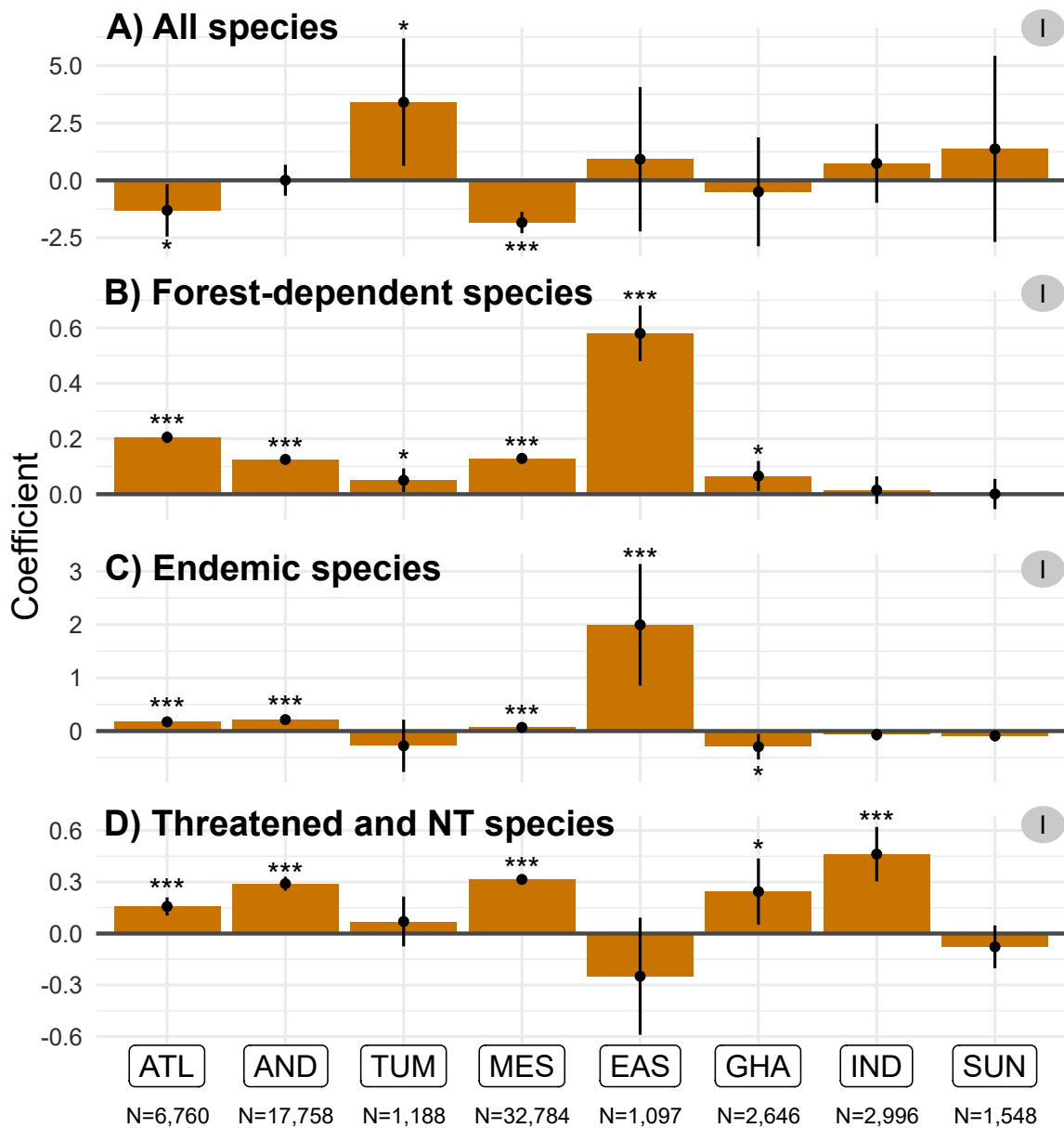


Figure 3 – Effect of protected areas on bird diversity per hotspot, for four bird diversity indices. A) overall species richness; B) forest-dependent species richness; C) endemic species richness; D) richness in threatened and Near Threatened species. Coefficients correspond to the estimates of GAM models; significance is given by the P-value ($*** < 0.001 < ** < 0.01 < * < 0.05$, see details in Supplementary Table 3) and the 95% confidence interval around GAM coefficients (vertical error bars). Hotspots: ATL (Atlantic Forest), AND (Tropical Andes), TUM (Tumbes-Chocó-Magdalena), MES (Mesoamerica), EAS (Eastern Afromontane), GHA (Western Ghats and Sri Lanka), IND (Indo-Burma), SUN (Sundaland). Number of checklists per hotspot is specified below hotspots names; more detailed results in Supplementary Table 1.

areas across hotspots (Fig. 3B-D; analysis I), particularly for forest-dependent species (in 6 out of 8 hotspots; with protected sites on average 17.8% richer in forest-dependent species than comparable unprotected sites; Fig. 3B), but also for endemic species (4/8; 77.6%; Fig. 3C) and

threatened and Near Threatened species (5/8; 19.0%; Fig. 3D; Supplementary Table 1). The consistency in these results may be derived from the partial overlap between the species classified in these three classes of conservation concern (Supplementary Figure 2). Overall, our results indicate that protected areas are effective at avoiding the replacement of species of conservation concern (specialists, with small ranges, and at higher risk of extinction) by more widespread and generalist species.

Our results corroborate studies in temperate regions that found that protected areas do not protect all species and thus do not always affect species richness (Cazalis et al., 2019; Hiley et al., 2016). However, they contrast with what was known in tropical regions from two previous global-scale studies of protected area effectiveness, based on the meta-analysis of local-scale studies contrasting protected *versus* unprotected sites. One of these studies found higher species richness and abundances within protected areas in Africa and Asia but not in South America (Coetzee et al., 2014); the other found higher overall richness within protected areas, but no significant effects on the richness in rare and endemic species, including in the tropics (Gray et al., 2016). Nonetheless, the present study provides a stronger test of protected area effectiveness in tropical forests by focusing specifically on these biomes, using more comparable data (as emerging from a single, coherent dataset), and by exploring the underlying mechanisms of habitat loss and degradation. We have controlled for confounding variables in order to separate the implementation effects of protected areas from potential location biases (see Supplementary Methods 4D), and have also found that older protected areas tend to be more effective (in terms of conserving bird diversity; analysis I), consistently with a cumulative implementation effect of protected areas (Supplementary Methods 4E, Supplementary Figure 18).

3.2 Protected areas retain species of concern by mitigating forest loss

Our results suggest that protected area effectiveness at retaining species of concern is mainly driven by their effectiveness at mitigating forest loss. First, we found significant positive effects of protection on forest presence across all hotspots analysed, with a protected site having on average a 17.8% higher probability of being forested than a non-protected counterfactual (Fig. 4A; analysis IIa; Supplementary Table 1). Second, we confirmed the temporal effect of protected areas on forests, showing across all hotspots that deforestation rates within protected areas were lower (on average 46.7% so) than in non-protected counterfactuals (Fig. 4B; analysis IIa'; Supplementary Table 1). These results confirm and extend previous works showing positive effects of protected areas at reducing rates of tropical deforestation (Andam et al., 2008; Eklund et al., 2016; Nelson and Chomitz, 2009). Third, we found that forested sites have higher richness in forest-dependent bird species than comparable non-forested sites (across 8/8 hotspots; on average 74.9% more species), as well as in endemic species (7/8; 250.0%) and in threatened and Near Threatened species (6/8; 122.1%; analysis IIIa; Fig.4A; Supplementary Table 1; Supplementary Figure 3A), in accordance with the well-known devastating impact of deforestation on biodiversity (Barlow et al., 2018, 2016; Peres et al., 2006). Particularly in line with our results, Rutt et al. (2019), have highlighted the replacement of forest-dependent bird species by generalist species following experimental deforestation in the Amazon.

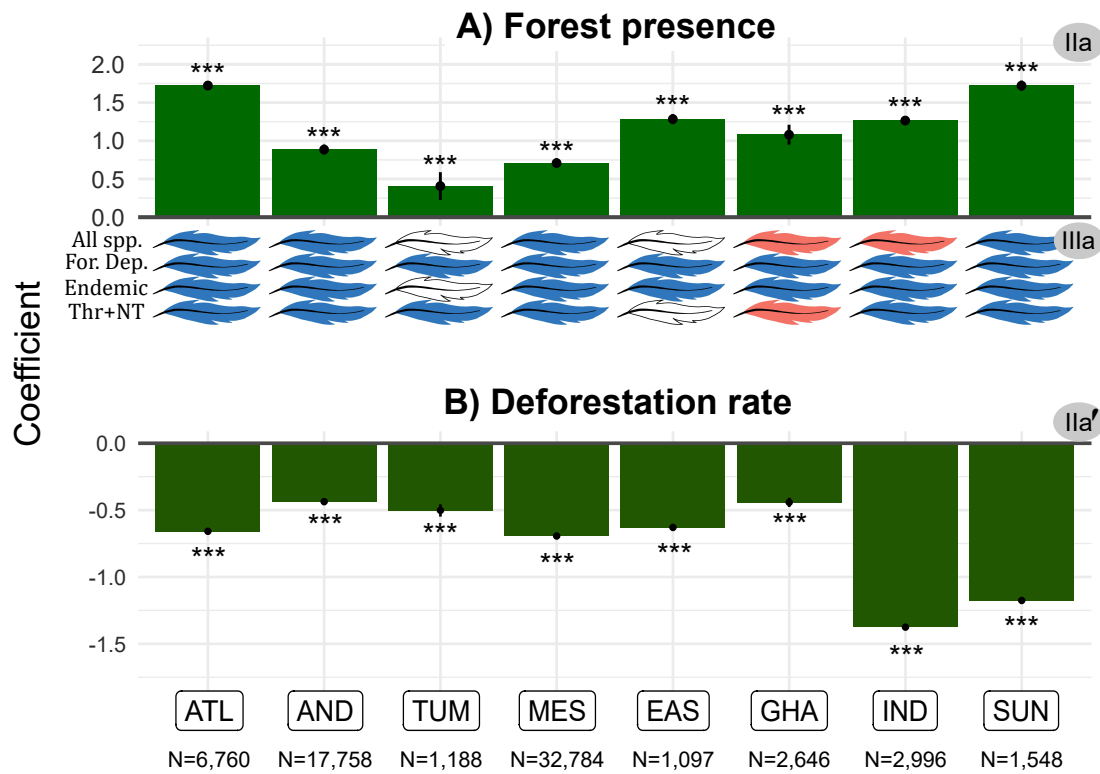


Figure 4 – Effects of protected areas on forest cover, and effects of forest cover on bird diversity, per hotspot. Bars: effects of protected areas on forest presence (A; analysis IIa) or on deforestation rates between 2000 and 2019 (B; analysis IIa’); coefficients correspond to the estimates of GAM models; significance given by P-value ($*** < 0.001 < ** < 0.01 < * < 0.05$), and 95% confidence interval around GAM coefficients (vertical error bars). Feathers: colour represents the effect sign (blue: positive; red: negative; white: non-significant [P-value > 0.05]) of forest presence on each of the bird diversity variables (All spp., overall species richness; For. Dep., richness in forest-dependent species; Endemic, richness in endemic species; Thr+NT, richness in threatened and Near Threatened species). Hotspots: ATL (Atlantic Forest), AND (Tropical Andes), TUM (Tumbes-Chocó-Magdalena), MES (Mesoamerica), EAS (Eastern Afromontane), GHA (Western Ghats and Sri Lanka), IND (Indo-Burma), SUN (Sundaland). Number of checklists per hotspot is specified below hotspots names; more detailed results in Supplementary Table 1 and Supplementary Figure 3.

3.3 Protected areas retain species of concern by mitigating forest degradation

Our results further indicate that the added value of protected areas towards the conservation of species of concern also comes from their mitigation of forest degradation. Firstly, we found a generally positive effect of protection on forest quality (analysis IIb), as measured through each of three variables: canopy height (6/8 hotspots; on average 4.8% higher in protected than in counterfactual forested non-protected sites; Fig. 5A), forest contiguity (8/8; 2.6% higher; Fig. 5B), and wilderness (8/8; 5.7% higher; Fig. 5C; Supplementary Table 1). The last is the reciprocal result of two recent studies showing lower levels of human pressure within protected areas when compared with appropriate counterfactuals in tropical forests (Anderson and Mammides, 2019; Geldmann et al., 2019).

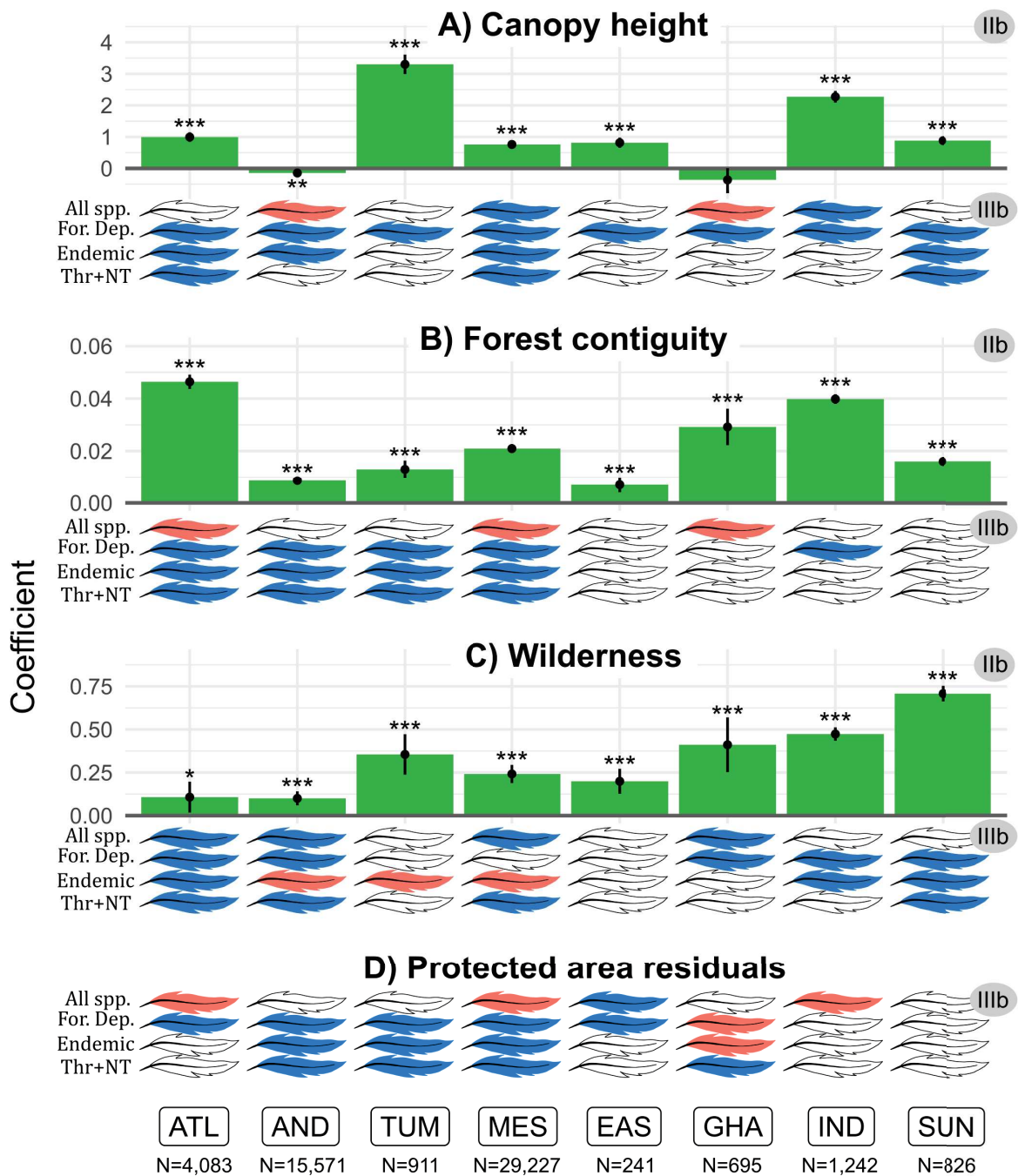


Figure 5 – Effects of protected areas on forest quality, and effects of forest quality on bird diversity, per hotspot. Bars: effects of protected areas on forest quality (A, canopy height; B, forest contiguity; C, wilderness; D, protected area residuals; analysis IIb); coefficients correspond to the estimates of GAM models; significance given by P-value (** * < 0.001 < ** < 0.01 < * < 0.05), and 95% confidence interval around GAM coefficients (vertical error bars). Feathers: colour represents the effect sign (blue: positive; red: negative; white: non-significant [P-value > 0.05]) of each habitat quality variable on each of the bird diversity variables (All spp., overall species richness; For. Dep., richness in forest-dependent species; Endemic, richness in endemic species; Thr+NT, richness in threatened and Near Threatened species). Hotspots: ATL (Atlantic Forest), AND (Tropical Andes), TUM (Tumbes-Chocó-Magdalena), MES (Mesoamerica), EAS (Eastern Afromontane), GHA (Western Ghats and Sri Lanka), IND (Indo-Burma), SUN (Sundaland). Number of checklists per hotspot is specified below hotspots names (only forest checklists in this analysis); more detailed results in Supplementary Table 1 and Supplementary Figure 3.

Secondly, our results suggest that each of these three variables of habitat quality increases richness in species of concern. Indeed, we show a positive effect of canopy height (in 8/8 hotspots for richness in forest-dependent species; 4/8 for endemic species; 3/8 for threatened and Near Threatened species; Fig. 5A; analysis IIIb; Supplementary Figure 3B), of forest contiguity (in 5/8 hotspots for forest-dependent; 4/8 for endemic and for threatened and Near Threatened species; Fig. 5B; analysis IIIb; Supplementary Figure 3C) and of wilderness (in 5/8 for forest-dependent species; 3/8 for endemics [but also 3/8 negative]; 4/8 for threatened and Near Threatened species; Fig. 5C; analysis IIIb; Supplementary Figure 3D). Finally, even after controlling for canopy height, contiguity, and wilderness, we found that among forested protected areas there are generally positive residual effects of protection itself on forest-dependent species (positive in 5/8 hotspots; but 1/8 negative), on endemics (3/8 positive; but 1/8 negative) and on threatened and Near Threatened species (4/8 positive) (Fig. 5D; Supplementary Figure 3E). This indicates that the positive effect of protection in mitigating forest degradation goes beyond the three habitat quality variables we have considered, perhaps reflecting reductions of other pressures such as hunting, selective logging, or invasive species (Bruner et al., 2001; Giakoumi and Pey, 2017).

3.4 Stronger evidence for the effectiveness of South American protected areas

We found substantial variability across hotspots in the effects of protected areas on the diversity of species of concern. Indeed, the most consistent picture emerges for three of the American hotspots – Atlantic Forest (ATL), Tropical Andes (AND) and Mesoamerica (MES) – for which we found consistently significant positive effects of protection on the three groups of species of concern (Fig. 3), with both forest presence (Fig. 4) and forest quality (Fig. 5) playing seemingly important roles. Results were more mixed for the other hotspots. We found significant effects of protection on the diversity of forest-dependent species for the Tumbes-Chocó-Magdalena hotspot (TUM), of forest-dependent and endemic species for the Eastern Afromontane hotspot (EAS), of forest-dependent species and threatened and Near Threatened – as well as a negative effect on endemic species – for the Western Ghats and Sri Lanka (GHA), of species of concern for Indo-Burma (IND), and no significant effects on species of conservation concern for Sundaland (SUN). This may reflect variation in the effectiveness of protected area implementation across the world, or simply differences in statistical power. Indeed, the three American hotspots with the strongest signal of effectiveness are those with the most data (6,760-32,784 checklists, contrasted with 1,097-2,996 for the other hotspots; Supplementary Figure 1; see Supplementary Discussion for further discussion on heterogeneity in the results and Supplementary Table 3) and for which data are the most homogeneously distributed with hotspots (Supplementary Figures 4-5).

3.5 Conclusions

We provide evidence for the effectiveness of protected areas as biodiversity conservation tools across eight global biodiversity hotspots, covering some of the Planet's most diverse and threatened terrestrial ecosystems (Mittermeier et al., 2004). We used a counterfactual analysis that controls for location biases in the establishment of protected areas. Although these controls are necessarily imperfect (see Supplementary Methods 4D), we aimed to isolate as much as

possible the effects of implementation itself, i.e., the added value of protection. We found that this value does not lie in preventing declines in overall local species richness, but in avoiding the replacement of species that are most in need of conservation efforts: the forest specialists that are most at risk from forest loss or degradation; the endemic species that make each hotspot globally irreplaceable; and threatened or Near Threatened that are at higher risk of global extinction.

Our results contribute to the body of evidence supporting the effectiveness of protected areas at avoiding forest loss (Andam et al., 2008; Nelson and Chomitz, 2009), focusing here on tropical forests of biodiversity hotspots. Furthermore, they indicate that this is the main mechanism through which protection has a positive effect on retaining bird species of concern. In addition, we provide evidence that it is not the only mechanism, with protection also having a significant effect on bird diversity by mitigating forest degradation, as measured through canopy height, fragmentation and wilderness levels. Finally, we found evidence for a residual effect of protection (once controlling for the effects on forest presence and quality) that may reflect management measures of other pressures such as hunting, small-scale logging, or invasive species.

In this study, we found that protected areas are effective in the sense that they perform better than comparable unprotected sites. We have, however, not demonstrated that they are sufficiently effective to halt habitat loss and degradation (which previous studies found to be ongoing and sometimes increasing within protected areas; Anderson and Mammides (2019), Geldmann et al. (2019), Nelson and Chomitz (2009)) nor that they halt population declines (which are still ongoing within many protected areas; Beaudrot et al. (2016), Craigie et al. (2010), Hallmann et al. (2017)). Furthermore, our analysis does not address whether protected areas are sufficient in terms of their extent or representativeness (while previous studies attest that they are not; Butchart et al. (2015), Watson et al. (2014)). Nonetheless, our results indicate that protected areas are already making a measurable difference in terms of biodiversity conservation in several regions of the world where the conservation stakes are the highest. In this year of 2020 when Aichi Targets are due to be reached (SCBD, 2010), yet some governments are announcing protected areas degazettement and downsizing (Kroner et al., 2019), our results support the key role of protected areas as global biodiversity conservation tools. We therefore join calls for the strategic expansion of the global protected areas estate and increased investment to ensure that they are effectively managed (Barnes et al., 2018; Maxwell et al., 2020; Visconti et al., 2019).

4. Acknowledgements

We are grateful to the numerous observers who contributed records to eBird, and to the eBird team at Cornell Lab of Ornithology for creating and managing this database. J. Kelly was funded by the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme under the Marie Skłodowska-Curie grant agreement No 766417. This communication reflects only the authors' view and the Research Executive Agency of the European Union is not responsible for any use that may be made of the information it contains. K. Princé was funded by the French National Research Agency under the grant agreement No ANR-17-CE04-0012.

Supplementary materials

Supplementary Methods

1. Data selection: eBird checklists

A. Spatial filtering

We focused on global biodiversity hotspots (Mittermeier et al., 2004) which overlapped by more than 25% of their extent the “Tropical and subtropical moist broadleaf forests” biome (boundaries from Olson et al. (2001)). We obtained 16 hotspots: Atlantic Forest, Tropical Andes, Tumbes-Chocó-Magdalena, Caribbean Islands, Mesoamerica, Guinean Forests of West Africa, Eastern Afromontane, Coastal Forests of Eastern Africa, Madagascar, Western Ghats and Sri Lanka, Indo-Burma, Sundaland, Philippines, East Melanesian Islands, and New Caledonia.

Of these, we ultimately analysed only eight hotspots for which we obtained more than 1,000 eBird checklists (after following the data filtering procedure detailed below). We first downloaded the eBird checklists for the respective countries per hotspot (eBird codes between brackets):

- **Atlantic Forest:** Argentina [AR], Brazil [BR], Paraguay [PY].
- **Tropical Andes:** Argentina [AR], Bolivia [BO], Colombia [CO], Ec-uador [EC], Peru [PE], Venezuela [VE].
- **Tumbes-Chocó-Magdalena:** Colombia [CO], Ecuador [EC], Panama [PA], Peru [PE].
- **Mesoamerica:** Belize [BZ], Costa Rica [CR], Guatemala [GT], Hon-duras [HN], Mexico [MX], Nicaragua [NI], Panama [PA], El Salvador [SV].
- **Eastern Afromontane:** Burundi [BI], Democratic Republic of Congo [CD], Eritrea [ER], Ethiopia [ET], Kenya [KE], Mozambique [MZ], Rwanda [RW], Sudan [SD], South Sudan [SS], Tanzania [TZ], Uganda [UG].
- **Western Ghats and Sri Lanka:** India [IN], Sri Lanka [LK].
- **Indo-Burma:** Bangladesh [BD], Hong Kong [HK], India [IN], Cam-bodia [KH], Laos [LA], Myanmar [MM], Malaysia [MY], Thailand [TH], Vietnam [VN], Chi-na [CN].
- **Sundaland:** Brunei [BN], Indonesia [ID], Malaysia [MY], Thailand [TW].

We then filtered the checklists to include only those overlapping both the hotspot and the “Tropical and subtropical moist broadleaf forests” biome.

In the Indo-Burma hotspot, we excluded records from China [CN] (19% of the hotspot, 2% of checklists) because no protected area data were available for this country in the publicly available version of the World Database on Protected Areas (UNEP-WCMC and IUCN, 2018).

B. Filtering by sampling protocol

In order to be able to treat this dataset as presence/absence, we focused on checklists for which observers stated that they reported every species detected (Sullivan et al., 2009). Accordingly, we also removed checklists unlikely to capture all species because using particular protocols (e.g. banding) or targeting specific groups (e.g. waders, nocturnal). We therefore used only checklists for which the protocol reported was either ‘stationary points’ or ‘travelling counts’. In stationary points, observers remain at the checklist location, and report both the starting time and the duration of the sampling. In travelling counts, moving observers report the checklist location (usually the mid-point of their itinerary), starting time, duration of the sampling and distance travelled. We excluded travelling counts with a travel distance > 5km, as they may not represent the local bird composition around the reported GPS location. To further increase comparability, we excluded sampling events that were very short (< 30 minutes) or very long (> 10 hours).

We also included some data classified in the eBird dataset under the protocol category ‘historical counts’, which consist of sampling events for which birding was the primary focus but for which the observer was not able to fill all fields required for reporting stationary points or travel counts (e.g. starting time, duration, distance). We used historical counts if duration was known and ranged from 30 minutes to 10 hours, and if distance was known and shorter than 5 km.

C. Observation filtering

We excluded observations that were disapproved by the eBird review process, corresponding to exotic, feral or escaped individuals. Established introduced species were kept in the dataset.

Using the *auk_rollup* function from the above-mentioned R package ‘auk’ (Strimas-Mackey et al., 2017), we brought all observations of subspecies to the species level.

D. Filtering checklists based on observer experience

To aim for complete checklists, we filtered observations to retain only those submitted by relatively experienced observers. In order to identify these, we analysed checklists per observer across each of the three continents, defined according to the following list of countries (eBird codes between brackets):

- **Americas:** Antigua and Barbuda [AG], Anguilla [AI], Argentina [AR], Bolivia [BO], Brazil [BR], Bahamas [BS], Belize [BZ], Chile [CL], Colombia [CO], Costa Rica [CR], Cuba [CU], Dominica [DM], Dominican Republic [DO], Ecuador [EC], Falkland Islands [FK], Grenada [GD], French Guyana [GF], Guadeloupe [GP], Guatemala [GT], Guyana [GY], Honduras [HN], Haiti [HT], Jamaica [JM], Saint Kitts and Nevis [KN], Cayman Islands [KY], Saint Lucia [LC], Martinique [MQ], Montserrat [MS], Mexico [MX], Nicaragua [NI], Panama [PA], Peru [PE], Puerto Rico [PR], Paraguay [PY], Suriname [SR], El Salvador [SV], Turks and Caicos Islands [TC], Uruguay [UY], Saint Vincent and the Grenadines [VC], Venezuela [VE], British Virgin Islands [VG], Virgin Islands [VI].
- **Asia:** Bangladesh [BD], Brunei [BN], Bhutan [BT], China [CN], Hong Kong [HK], Indonesia [ID], India [IN], Cambodia [KH], Laos [LA], Sri Lanka [LK], Myanmar [MM], Malaysia [MY],

Nepal [NP], Papua New Guinea [PG], Philippines [PH], Pakistan [PK], Thailand [TH], Taiwan [TW], Vietnam [VN].

- **Africa:** Angola [AO], Burkina Faso [BF], Burundi [BI], Benin [BJ], Botswana [BW], Democratic Republic of Congo [CD], Central African Republic [CF], Congo [CG], Cote d'Ivoire [CI], Cameroon [CM], Djibouti [DJ], Algeria [DZ], Egypt [EG], Western Sahara [EH], Eritrea [ER], Ethiopia [ET], Gabon [GA], Ghana [GH], Gambia [GM], Guinea [GN], Equatorial Guinea [GQ], Guinea-Bissau [GW], Kenya [KE], Liberia [LR], Lesotho [LS], Libya [LY], Morocco [MA], Madagascar [MG], Mali [ML], Mauritania [MR], Malawi [MW], Mozambique [MZ], Namibia [NA], Niger [NE], Nigeria [NG], Rwanda [RW], Sudan [SD], Sierra Leone [SL], Senegal [SN], Somalia [SO], South Sudan [SS], Sao Tomé and Príncipe [ST], Swaziland [SZ], Chad [TD], Togo [TG], Tunisia [TN], Tanzania [TZ], Uganda [UG], South Africa [ZA], Zambia [ZM], Zimbabwe [ZW].

Within each given continent, we defined as 'experienced observers' those who had submitted ≥ 10 checklists to eBird, with ≥ 30 species per checklist on average, and covering ≥ 100 different species in total. We only retained the checklists by the observers who were classified as 'experienced' in the corresponding continent.

E. Removing duplicates

Multiple observations of the same birds can happen either because several observers travelled together or because they came independently to the same site on the same day, both situations creating pseudo-replication.

When submitting checklists, observers can specify if they were observing with others. For checklists in this situation, we removed duplication by merging checklists, using the *auk unique* function implemented in the R package 'auk' (a package specifically created to process eBird data (Strimas-Mackey et al., 2017)) and keeping the number of observers as covariates for all analyses.

In addition, we filtered for other possible duplicates by independent observers: whenever two checklists with equal dates were reported with less than 2 km between them, we randomly selected one of them.

F. Taxonomic standardisation

The taxonomic classification used in eBird follows the Clements taxonomy (Clements et al., 2018). In order to be able to cross the bird observation dataset with the species' trait data (section 2 below) we have converted it to the taxonomy used by BirdLife International and HBW (BirdLife International and HBW, 2017). For this, we used an unpublished table, kindly provided by the Cornell Lab of Ornithology, which summarises relationships between the two taxonomies, by applying the following rules:

- In the case of a simple difference in name, we applied the BirdLife name to the eBird records (295 species).
- Whenever a single species in the BirdLife list was treated as multiple species in eBird, we lumped the eBird records (92 species).

- Whenever multiple species in the BirdLife list were treated as a single species in eBird, we split the eBird records based on the BirdLife distribution maps for the corresponding species (358 species). Any records outside the BirdLife distribution maps were assigned to the species whose distribution was the closest. In the extreme rare case of overlap between distributions of these species (12 over the 5,467 species for a total of ~ 1,500 observations), observations falling within the distribution overlap were all assigned to a single of the two species (randomly selected between both).

The lists of species in each case are detailed in the Supplementary Data 1.

G. Final dataset analysed

After the above steps, plus the removal of sites of intermediate forest cover (see section 2A below), we obtained a total of 66,777 checklists, covering 5,467 species, from 6,838 observers, in eight hotspots. The list of species per hotspot is available in Supplementary Data 2. This was the final dataset used in the analyses. For further details, and a breakdown per hotspot, see Supplementary Table 2 and Supplementary Figures 4-5.

2. Site characteristics

Our analyses include two types of sites: checklist sites, corresponding to the coordinates of each eBird checklist analysed (used in analyses I and III, see below); and background sites, corresponding to the centre points of a regular grid of 2*2 km covering evenly the whole area of each hotspot (used in analysis II).

We characterised each site according to six variables: two binary (protected vs. non-protected; forest vs. non-forest) and four continuous (altitude; agricultural suitability; remoteness; proportion of forest loss between 2000 and 2019). For forest sites, we characterised them according to three additional continuous variables (canopy height; forest contiguity; and wilderness level).

Checklist sites were also characterised according to four measures of local bird diversity (richness of all species, of forest-dependent species, of endemic species, and of threatened and Near Threatened species).

A. Protection (binary)

A site was considered 'protected' if its coordinates overlapped a protected area, as mapped in the World Database on Protected Areas (UNEP-WCMC and IUCN, 2018). As is the standard protocol in global analysis of protected area coverage (UNEP-WCMC and IUCN, 2019), we excluded: "Man and Biosphere" reserves; protected areas without associated polygons; protected areas that did not have as status "designated", "inscribed" or "established".

We would have obtained similar results if we had instead derived the protection status from the proportion of area under protection within a 1-km buffer around the site, as the vast majority of buffers are protected by either 0 or 100% (Supplementary Figure 6).

B. Forest habitat (binary)

To derive whether a site was forested or not, we used the 2015 version of Climate Change Initiative Land Cover layer, with a resolution of 300m (ESA, 2015). We considered as forests all categories

described as strict Tree Cover (i.e. codes 50-90, 160 and 170), and as non-forest all others (but excluding from the analyses water bodies, code 210).

For each site, we first calculated the percentage of pixels overlapping the 1-km buffer that were forest. We then classified as 'forest' the sites with > 60% forest, and as 'non-forests' those with < 10% forest. We thus obtained two types of localities very contrasting in their forest cover, removing from the analyses all sites with intermediate (10 to 60%) cover.

C. Altitude (continuous)

Altitude data were obtained from the GLOBE Digital Elevation Model (National Geophysical Data Center, 1999), which has a 0.008 degree resolution (~ 930m at latitude 0). We calculated the altitude per site as the median of the values intersecting a 1-km buffer around the site.

D. Agricultural suitability (continuous)

We used a global raster of resolution ~ 1-km mapping a value of agricultural suitability (Zabel et al., 2014). Their model estimates for each cell the suitability of each of the 16 most important food and energy crops in the world (based on climatic conditions, soil and topography) and assigns to the cell the value of the crop with the highest suitability. It has no unit and is included in a 0 - 100 interval. We obtained a value of agricultural suitability per site as the median of the values intersecting a 1-km buffer around the site.

E. Remoteness (continuous)

Remoteness was derived from the global accessibility map of resolution ~ 1-km, which estimates the travel time needed for a human to reach the nearest city with $\geq 1,500$ inhabitants (Weiss et al., 2018). We calculated a remoteness value per site as the median of the values intersecting a 1-km buffer around the site.

F. Canopy height (continuous; forest sites only)

We used a global raster of canopy height at resolution ≥ 1 -km, limited to maximum canopy heights of 40m, derived from spaceborne light detection and ranging (lidar) data (Simard et al., 2011). We calculated the canopy height value for all forest sites as the median of the values intersecting a 1-km buffer around the site.

G. Forest contiguity (continuous; forest sites only)

Using the above-mentioned forest layer (used to classify sites as forest or not), we assigned to each forest site the proportion of forest cover (0.6 to 1) as an index of forest contiguity.

H. Wilderness level (continuous; forest sites only)

We used the 2009 global terrestrial human footprint map (Venter et al., 2016a), with a resolution ~ 1-km, obtained by combining spatial information on human pressures including human infrastructures, agricultural land use and population density. For each forest site, we obtained a wilderness value as the opposite of the median human footprint ($-1 * \text{human footprint}$) across pixels intersecting the 1-km buffer around the site.

I. Deforestation rates (continuous; all sites)

We used a global map of forest loss between 2000 and 2019 based on Landsat imagery, which has a resolution of $\sim 30m$ (Hansen and DeFries, 2007). For each background buffer (regardless of the Non-forest/Intermediate/Forest classification), we calculated the proportion of pixels that experienced forest loss between 2000 and 2019.

J. Overall species richness

For each checklist site, we calculated the total number of species detected in the checklist.

K. Richness in forest-dependent species

For each checklist site, we calculated the total number of species classified as ‘forest-dependent’. These are species classified as either highly- or medium-dependent in a pre-existing classification by BirdLife International (2017) that includes five categories:

- **Highly-dependent:** Forest specialists; characteristic of the interior of undisturbed forest; may persist in secondary forest and forest patches if their particular ecological requirements are met, but where they do occur away from the interior, they are usually less common; rarely seen in non-forest habitats; breeding is almost invariably within forest.
- **Medium-dependent:** Forest generalists; may occur in undisturbed forest but also regularly found in forest strips, edges and gaps; likely to be commoner in such situations and in secondary forest than in the interior of intact forest; breeding is typically within forest.
- **Low-dependent:** Often recorded in forest, but not dependent on it; almost always more common in non-forest habitats, where most likely to breed.
- **Non-forest species:** Does not normally occur in forest.
- **Unknown (none in the dataset):** Occurs or probably occurs in forest, but dependency on it is unknown, but could be high.

L. Richness in endemic species

For each checklist site, we calculated the total number of species that are classified as ‘endemic’ to the corresponding hotspot. This includes all species with at least 90% of its global distribution (BirdLife International and HBW, 2017) contained within the boundary of the hotspot (considering the whole area of the hotspot, not only the part included in the “Tropical and subtropical moist broadleaf forests” biome).

M. Richness in threatened and Near Threatened species

For each checklist site, we calculated the total number of species classified as being either threatened (Vulnerable, Endangered, or Critically Endangered) or Near Threatened in the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List of Threatened Species (BirdLife International, 2017).

3. Index of observer expertise

For each observer in our analysis, we derived an expertise score using an index adapted from Kelling et al. (2015) and from Johnston et al. (2018). Calculated separately for each continent, the index estimates the variation in the number of species that observers are predicted to detect in similar conditions.

We first ran a mixed General Additive Model (function *gamm* from ‘mgcv’ R package (Wood, 2011)) modelling the species richness of checklists against several sampling variables that are expected to affect species richness, adding observer (i.e., observer individual identifying number) as a random effect:

```
gamm(richness ~ protocol + n.observers + s(duration) + s(time) + te(lon,lat,day) +
random = list(observer ~ 1))
```

To control for differences in checklist sampling effort, we included both *duration* (of sampling, in minutes) and *time* (starting hour of sampling) as smooth terms, allowing non-linear correlations. We included *lon* (longitude, in decimal degrees), *lat* (latitude, in decimal degrees) and *day* (Julian date, from 1 to 365/366) as a smoothed three-way interaction, thus allowing richness to vary across space and season of the year. We opted for a GAM (following Kelling et al. (2015)) rather than a Generalised Linear Model (as Johnston et al. (2018)) because the former allows for non-linear effects. For fitting issues, we only included a random effect on intercept, rather than also on the slope between duration and richness, as in Kelling et al. (2015).

Following Johnston et al. (2018), we fitted this model to a nearly complete dataset per continent (defined as in section 1D), i.e., before the filtering steps detailed in sections 1 and 2A. The only filtering rules applied were to exclude: observations prior to 2005; disapproved observations; checklists that did not report all species observed (because the model is based on richness). We also removed checklists that did not report one of the covariates (about 15% of observations), given that the GAMM cannot accommodate empty records.

We assumed that species richness followed a Poisson distribution, as in Kelling et al. (2015) and Johnston et al. (2018), because the dataset includes many checklists with low richness, making the distribution closer to a Poisson than a Gaussian distribution.

Having fitted the model to the data, we then used it to predict the species richness that each observer would report for a fictive stationary point with all variables fixed to their median values. The observer expertise score, measured as the logarithm of this predicted species richness, ranged from 2.2 to 4.3 in Africa, from 2.3 to 4.4 in the Americas, and from 2.8 to 4.5 in Asia. We then assigned to each checklist used in our analysis the expertise score of the observer. In case of multiple observers, we assigned the score of the observer with the highest expertise score. This score was then used as an explanatory variable in the statistical analyses below.

4. Statistical analyses of protected area effectiveness

We investigated protected area effectiveness at retaining bird diversity through a set of three connected statistical analyses (Fig. 2). These analyses were undertaken separately for each hotspot to allow for variations across hotspots in the relations between bird diversity and covariates (e.g., altitude, remoteness, protection), and because sampling effort is too heterogeneous between hotspots. We used General Additive Models (GAMs) for all analyses, which are similar to Generalised Linear Models, but accommodate nonlinear relationships between response and explanatory variables (Wood, 2011; Zuur et al., 2009).

We implemented these models using the ‘mgcv’ R package (Wood, 2011), running an independent model for each hotspot and for each response variable.

In analyses I and III, we assumed a negative binomial distribution for all models, except for those where overall species richness was the response variable. For the later, the distribution obtained after the filtering of checklists was closer to a Gaussian distribution, so we assumed that instead. In analysis II, we assumed a Binomial distribution for forest presence and Gaussian distributions for the three variables of forest quality.

A. Analysis I: effect of protected areas on bird diversity

Analysis I quantifies the effect of protected areas on the bird diversity reported in checklists, controlling for site location biases and other potential confounding factors. The model has the following structure:

$$\text{Bird_Diversity} \sim \text{Protection} + \text{location_biases} + \text{control}$$

where:

- *Bird_Diversity* corresponds to one of the four bird diversity indices: overall richness; richness in forest-dependent species; richness in endemics; richness in threatened and Near Threatened species;
- *Protection* corresponds to the binary variable indicating whether the site is protected (1) or not (0);
- *location_biases* corresponds to a term controlling for eventual spatial biases on the location of protected areas, formalised as: $s(\text{altitude}) + s(\text{remoteness}) + s(\text{agricultural_suitability})$, corresponding to the use of these three variables in independent smoothed terms (allowing non-linear relationships) without limiting the curves complexity (Supplementary Figure 8);
- *control* corresponds to a term accounting for heterogeneity in sampling effort and potential spatiotemporal variation in bird diversity metrics. In models using the overall species richness as response variable, this was formalised as: $s(\text{duration}, k = 4) + s(\text{expertise}, k = 4) + s(\text{year}, k = 4) + te(\text{day}, \text{lat}, \text{lon})$. For all other models, we also controlled for overall species richness, so it became: $\log(\text{overall_richness}) + s(\text{duration}, k = 4) + s(\text{expertise}, k = 4) + s(\text{n.observers}, k = 4) + s(\text{year}, k = 4) + te(\text{lat}, \text{lon}, \text{day})$. Where:

- $s(duration, k = 4)$ is the sampling duration in minutes, used here as an independent smoothed term with the degree of the smoothing function fixed to 4, in order to limit the curve complexity (Supplementary Figures 10-17). Results were robust to changes in the degree of smoothing function;
- $s(expertise, k = 4)$ is the observer expertise score for the checklist, used here as an independent smoothed term with the degree of the smoothing function fixed to 4, in order to limit the curve complexity (Supplementary Figures 10-17);
- $s(n.observers, k = 4)$ is the number of observers present during the sampling
- $s(year, k = 4)$ is the year of observation, included to account for potential temporal trends in the region, used here as an independent smoothed term with the degree of the smoothing function fixed to 4, in order to limit the curve complexity (Supplementary Figures 10-17);
- $te(lat, lon, day)$ are the site's decimal coordinates and the Julian date of the observation (from 1 to 365/366), used as a three-way interaction smoothed-term, allowing bird diversity indices to vary spatially during the year (e.g. a species can occur in a region more often during the winter while occurring more often in another region during the summer), thus enabling to account for migration patterns (Supplementary Figures 10-17);
- $log(overall_richness)$ is the logarithm of the overall species richness. It was used in all models with richness in forest-dependent species, endemic species, and threatened and Near Threatened species as response variable (log-scaled because we assumed Negative Binomial distributions for these three variables). Therefore, these models test the effect of protection or habitat on the richness in forest-dependent species, endemic species or threatened and Near Threatened species, for a given overall species richness (Supplementary Figures 10-17).

B. Analysis II: effect of protected areas on forest quantity and quality

Analysis II quantifies the effect of protected areas at mitigating forest loss (analysis IIa and IIa') or forest degradation (analysis IIb), controlling for site location biases. Model were built from all background sites (excluding Intermediate forests) within each hotspot. The model structure for analysis IIa is:

$$Forest_presence \sim Protection + location_biases + te(lon, lat)$$

where:

- *Forest_presence* corresponds to the binary variable indicating whether the site is forested (1) or not (0);
- *Protection* corresponds to the binary variable indicating whether the site is protected (1) or not (0);
- *location_biases* corresponds to a term controlling for the possibility of location biases in protected areas (as above) (Supplementary Figure 9);

- $te(lon, lat)$ corresponds to a two-way interaction smoothed term, used here to control for spatial autocorrelation in habitat variables.

The model used for analysis IIa' was identical in its explanatory variables but had as response variable the proportion of forest lost between 2000 and 2019. Models were built from all background sites (including Intermediate forests) with the following structure:

$$\log(Deforestation_rates + 0.001) \sim Protection + location_biases + te(lon, lat)$$

where:

- $Deforestation_rates$ corresponds to the proportion of forest lost between 2000 and 2019. This proportion was log-transformed [$\log(Deforestation_rates + 0.001)$] so that it fit with a Gaussian distribution;
- $Protection$ corresponds to the binary variable indicating whether the site is protected (1) or not (0);
- $location_biases$ corresponds to a term controlling for the possibility of location biases in protected areas (as above) (Supplementary Figure 9);
- $te(lon, lat)$ corresponds to a two-way interaction smoothed term, used here to control for spatial autocorrelation in habitat variables.

The models for analysis IIb were restricted to forest sites and have the following structure:

$$Forest_quality \sim Protection + location_biases + te(lon, lat)$$

where:

- $Forest_quality$ corresponds to one of the three continuous variable used for forest quality: canopy height, forest contiguity, and wilderness;
- $Protection$ corresponds to the binary variable indicating whether the site is protected (1) or not (0);
- $location_biases$ corresponds to a term controlling for the possibility of location biases in protected areas (as above) (Supplementary Figure 9);
- $te(lon, lat)$ corresponds to a two-way interaction smoothed term, used here to control for spatial autocorrelation in habitat variables.

C. Analysis III: effect of forest presence and quality on bird diversity

Analysis III quantifies the effects of forest presence (IIIa) and forest quality (IIIb) on the bird diversity reported in checklists. The model structure for analysis IIIa is:

$$Bird_Diversity \sim Forest_presence + control$$

where:

- $Bird_Diversity$ corresponds to one of the four bird diversity indices: overall richness; richness in forest-dependent species; richness in endemics; richness in threatened and Near Threatened species;

- *control* corresponds to a term accounting for heterogeneity in sampling effort and potential spatiotemporal variation in bird diversity metrics. It corresponds to the term used in analysis I, but supplemented with $s(\textit{altitude}, k = 6)$, the altitude in meters, used here as an independent smoothed term with the degree of the smoothing function fixed to 4, in order to limit the curve complexity;

The models for analysis IIIb were restricted to forest sites and have the following structure:

$Bird_Diversity \sim scale(\textit{canopy}) + scale(\textit{contiguity}) + scale(\textit{wilderness}) + Protection + control$

where:

- *Bird_Diversity* corresponds to one of the four bird diversity indices: overall richness; richness in forest-dependent species; richness in endemics; richness in threatened and Near Threatened species;
- *canopy*, *contiguity*, and *wilderness* respectively the canopy height, forest contiguity, and wilderness of checklist sites;
- *scale()* indicates that the variable has been scaled (by subtracting the mean and dividing by the standard deviation), so that their effect size are comparable;
- *Protection* corresponds to the binary variable indicating whether the site is protected (1) or not (0);
- *control* corresponds to a term accounting for heterogeneity in sampling effort and potential spatiotemporal variation in bird diversity metrics. It corresponds to the term used in analysis I, but supplemented with $s(\textit{altitude}, k = 6)$, the altitude in meters, used here as an independent smoothed term with the degree of the smoothing function fixed to 4, in order to limit the curve complexity;

D. Potential effects of differences in habitat between protected and non-protected sites

In analyses I and IIa, we contrasted protected versus unprotected sites in order to investigate the effects of protection on either bird diversity or on the presence and quality of forest. For this to be a perfect counterfactual analysis, the contrasts ought to have controlled for any confounding effects that make protected sites distinct on average from unprotected ones, in ways besides protection. We considered three types of biases: intrinsic differences in habitat type (e.g. protected sites more likely to be in areas that are naturally forested); differences in deforestation pressure (e.g., if protected areas tend to be in locations with lower likelihood of deforestation, either prior to protection or subsequently); and differences in bird diversity (e.g., if protected areas tend to be located in sites of higher bird diversity). We attempted to reduce these biases by controlling for factors affecting both the initial habitat and subsequent pressures.

Controlling for intrinsic differences in habitat

Observed differences in forest cover and bird community composition when contrasting protected

versus unprotected sites analysis I and IIa (Figs. 3, 4, 5) could reflect a bias in the location of protected areas towards regions that are naturally forested.

To reduce this bias, we focused analyses within the “Tropical and subtropical moist broadleaf forests” biome, which “contains the maximum extent of the world’s tropical and subtropical moist broadleaf forests” (Nelson and Chomitz, 2009). In other words, we tried to ensure that both protected and non-protected areas were naturally forested.

Nonetheless, it is unlikely that this biome would have been 100% forested, as assumed in the analysis. To investigate limits to this assumption, we analysed other maps of historical habitat cover for our study area. A global map of potential vegetation (Ramankutty and Foley (Ramankutty and Foley, 1999); raster at a resolution of 5”, ~ 9km at the Equator), representing the “vegetation that would most likely exist now in the absence of human activities”, predicts that for five out of eight hotspots the area we considered in these analyses would have been originally covered by forests by >80%: Mesoamerica 87%; Tumbes-Chocó-Magdalena 92%; Western Ghats and Sri Lanka 83%; Indo-Burma 90%; Sundaland 96% (considering as forest in the Ramankutty and Foley map: “Tropical Evergreen Woodland”, “Tropical Deciduous Woodland”, “Temperate Evergreen Woodland”, “Temperate Deciduous Woodland”, “Mixed Woodland”). For three other hotspots, it estimates lower proportions of original forest: Atlantic Forest 69%, Tropical Andes 67%, Eastern Afromontane 30%. Ramankutty and Foley (1999)’s method is however likely to underestimate original forest cover by discounting old forest conversion. For the Atlantic Forest, we also analysed a different map of predicted original vegetation produced by the Brazil Institute of Geography and Statistics, according to which our study area was 90% originally covered forest (IBGE - EMBRAPA, 2001). We were unable to find another reconstruction of original habitat for the whole of the Eastern Afromontane region, but a study focusing on the Eastern Arc Mountain (south-east part of the hotspot) mapped the original forest using paleoecological data and found that it was mostly covered by forest (Hall et al., 2009). In the Tropical Andes, much of the disagreement with Ramankutty and Foley (1999) corresponds to high altitude grasslands (*páramo*) that were indeed probably not forested (but we also control for altitude, see below). In summary, then, we have high confidence that our study areas were largely (even if not completely) dominated by forest. The differences that remain should be controlled for by our control for altitude in all models, or by our control for spatial autocorrelation.

Controlling for differences in the likelihood of forest loss and degradation

Even if sites had similar intrinsic habitats, there may still be differences in habitats between protected and unprotected sites caused by factors other than protection status. In particular, protected areas may be located in regions with lower human pressure (e.g., areas of higher altitude, with less agriculture interest). This in turn may result in differences at the time of creation (protected areas tend to be in the remaining patches of reasonably intact habitat) as well as a progressive separation between protected and unprotected sites, as the latter are more exposed to human pressures. We accounted for this possible bias by controlling in our models (analyses I and IIa) for altitude, agricultural suitability, and remoteness, variables often used in analyses measuring protected area effects on habitat loss (Andam et al., 2008; Cuenca et al., 2016;

Geldmann et al., 2019).

Controlling for potential differences in bird distributions

Differences in species richness (overall as well as for particular subgroups of birds) may reflect intrinsic differences in protected versus unprotected sites in their bird composition, for example if protected areas tend to focus on regions that naturally have high bird diversity. We consider this location bias unlikely, as numerous studies have highlighted that protected area location is not usually driven by species distribution but by protection costs (Venter et al., 2018; Baldi et al., 2017; Pollock et al., 2017). Indeed, these studies found that protected areas have not been demarcated to include sites with higher rates of endemism or threatened species, but areas of low agricultural suitability or potential for other human exploitation, independent from species diversity, which is controlled for in our analyses.

Furthermore, the relatively small scale of our study (using hotspots as units) reduces the variability of bird diversity indices. In addition, some of the covariates used to control for differences in habitat and deforestation likelihood can also control for variations in bird diversity indices (e.g., altitude and agricultural suitability – which includes climatic and topographic sites conditions – may correlate with endemism rate or species richness; remoteness may correlate with richness in threatened and Near Threatened species). Finally, local variations in species diversity that would not be covered by these expected relations are controlled for thanks to the spatial autocorrelation term that enables bird diversity indices to vary spatially and with seasons, independently from protection (see Supplementary Figures 10-17).

In summary, we expect intrinsic habitat differences between protected and non-protected sites to have been relatively minor in this study, and that both pre-existing differences in habitat or bird diversity and differences in surrounding pressure have been adequately controlled for in the statistical models.

E. Potential effect of protected area age on effectiveness

If protected area effects on biodiversity are due to implementation effects rather than location biases, it is expected that they increase with time. Effectiveness should therefore be higher in older protected areas. The World Database on Protected Areas includes a date for each protected area (status year; *status_yr*) which can be used to test this hypothesis. Two caveats are however important to note: status year does not necessarily correspond to the year that given territory was first protected, but to the year of establishment of the current PA (page 40 in UNEP-WCMC (2019): “*if a Game Reserve designated in 1990 changed status to National Park in 2005, the status year for the National Park designation will be 2005 and the earlier Game Reserve will no longer be in the WDPA*”), which may mask a potential increase in effectiveness with protected area age. Second, whereas earlier protected areas were more frequently established to protect scenic landscapes or particular resources (e.g. game), recent decisions on protected area location are more likely to have incorporated better data on the distribution of, and threats to, biodiversity, including a stronger focus on threatened species (even because much of those data are themselves quite

recent), and so protected areas are not necessarily expected to have had less impact over time.

We extracted for each protected site the status year of the protected area (we kept the lowest if several protected areas overlapped) and used linear models to study the effect of status year on the residuals of models from analyses I (i.e., the remaining difference in bird diversity indices that is not explained by protection, duration, expertise, latitude, longitude, remoteness, altitude, agricultural suitability).

This was modelled (for 8 hotspots * 4 bird indices) as: $residuals_M1 \sim status_year$ (8)

We then extracted linear coefficient and P-values, which are represented in Supplementary Figure 18.

A positive significant effect of age on residuals when the result of analysis I was positive (green bars pointing up, N = 6) suggests that old protected areas have higher residuals than young protected areas and then that they pulled the positive effect of analysis I more than young protected areas. A negative significant effect of age on residuals when the result of analysis I was negative (brown bars pointing down, N = 3) suggests that old protected areas have lower residuals than young protected areas and then that they pulled the negative effect of analysis I more than young protected areas. In both cases, this indicates that older protected areas performed better than younger ones, and thus a cumulative effect of protection over time. However most results are non-significant (either the effect of protected areas was non-significant in analysis 1 or the effect of status year on residuals was non-significant; N = 22) and one result was contrary to our expectation (N = 1, for threatened and Near Threatened species in IND).

Supplementary Results

Table S1 – Effect of protected areas on each of the response variables considered in analyses I, II and IIIa, measured as percentage of difference. For analysis I, this was obtained by first predicting the response variable in a protected [$Resp_{In}$] and in an unprotected site [$Resp_{Out}$], while fixing all other variables to their median value. We then calculated the percentage of increase due to protection [$100 * (Resp_{In} - Resp_{Out}) / abs(Resp_{Out})$], which estimates how richer an average site can be if protected rather than unprotected. We did the same for analysis IIIa, predicting the response variables in two unprotected sites, one forested [$Resp_{In}$] and one not forested [$Resp_{Out}$], with all variables fixed to their median values. For analysis II, we focused on background sites that are currently protected. We then predicted from our models response variables (probability of forest presence; each of the three habitat quality variables) for each site, first setting them as protected [$Resp_{PA}$], and second setting them as unprotected [$Resp_{unPA}$]. We then calculated the ratio percentage of increase due to protection [$100 * (Resp_{PA} - Resp_{unPA}) / abs(Resp_{unPA})$] which estimates how much habitat loss or degradation would have happened had these sites not been protected. Column “MEAN” shows the average effect across the eight hotspots.

ANALYSIS	RESPONSE VARIABLE	ATL	AND	TUM	MES	EAS	GHA	IND	SUN	Mean
		(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
I	Overall Richness	-3.2	0.0	11.4	-5.1	2.4	-1.3	2.0	3.4	1.7
I	Forest-dependent	22.8	13.4	5.1	13.8	78.7	6.8	1.5	0.1	17.8
I	Endemic	18.9	24.0	-24.2	7.1	635.4	-25.5	-6.4	-8.6	77.6
I	Threatened and Near Threatened	17.1	33.7	7.3	37.1	-22.0	27.7	58.9	-7.5	19.0
IIa	Forest presence	51.6	3.6	1.7	4.2	32.9	18.1	20.2	10.1	17.8
IIa'	Deforestation rates	-46.2	-31.9	-36.3	-48.9	-42.1	-29.7	-72.3	-66.2	-46.7
IIb	Canopy height	5.1	-0.5	15.0	3.1	3.8	-1.5	10.5	2.8	4.8
IIb	Forest contiguity	5.4	0.9	1.4	2.2	0.8	3.5	4.6	1.7	2.6
IIb	Wilderness	1.3	2.2	6.4	4.5	3.0	4.0	9.0	14.9	5.7
IIIa	Overall Richness	13.0	13.1	-1.8	17.3	-6.5	-14.2	-7.2	8.2	2.7
IIIa	Forest-dependent	97.3	126.0	35.9	53.0	153.8	43.2	53.8	36.1	74.9
IIIa	Endemic	266.9	109.2	18.2	30.5	1160.1	252.7	44.4	118.0	250.0
IIIa	Threatened and Near Threatened	246.7	152.0	101.8	227.1	-17.3	-19.6	63.0	223.1	122.1

Table S2 – Summary statistics per hotspot. Number of eBird checklists, observations, species and observers, after data selection (i.e., as used in the analyses). Average values for each of the four bird diversity indices considered: overall richness, richness in forest-dependent species, richness in endemics, and richness in threatened and Near Threatened species.

Hotspot name	Hotspot code	Number of checklists	Number of observations	Number of species	Number of observers	Richness (median \pm se)	Richness in forest-dependent species (median \pm se)	Richness in endemic species (median \pm se)	Richness in threatened and NT species (median \pm se)
Atlantic Forest	ATL	6,760	286,547	940	928	38 \pm 26	19 \pm 21	1 \pm 4	1 \pm 3
Tropical Andes	AND	17,758	683,213	2,229	2,244	34 \pm 24	22 \pm 19	4 \pm 9	1 \pm 2
Tumbes-Chocó-Magdalena	TUM	1,188	44,382	914	509	34 \pm 21	16 \pm 17	0 \pm 0	1 \pm 1
Mesoamerica	MES	32,784	1,363,889	1,185	3503	38 \pm 24	24 \pm 18	6 \pm 6	1 \pm 1
Eastern Afromontane	EAS	1,097	52,364	986	263	46 \pm 25	11 \pm 9	0 \pm 0	0 \pm 1
Western Ghats and Sri Lanka	GHA	2,646	99,567	487	556	37 \pm 19	15 \pm 11	0 \pm 2	0 \pm 1
Indo-Burma	IND	2,996	102,558	1,031	418	34 \pm 17	10 \pm 12	1 \pm 2	0 \pm 2
Sundaland	SUN	1,548	54,534	706	170	33 \pm 19	15 \pm 16	2 \pm 11	1 \pm 5

Table S3 – Statistical power of each test made in analyses I, as the number of checklists used in each test (N), the P-value of the test (P), and the R-squared of the test (R²).

Hotspot name	Hotspot code	Nb of checklists	Overall richness		Forest-dependent		Endemic		Thr. and Near Thr.	
			P	R ² (%)	P	R ² (%)	P	R ² (%)	P	R ² (%)
Atlantic Forest	ATL	6,760	0.025	44.8	8.0.10 ⁻⁸¹	85.4	1.4.10 ⁻¹²	73.5	4.7.10 ⁻⁹	69.2
Tropical Andes	AND	17,758	0.984	50.5	3.9.10 ⁻¹¹¹	89.2	1.1.10 ⁻⁵³	69.4	1.9.10 ⁻⁴⁴	46.7
Tumbes-Chocó-Magdalena	TUM	1,188	0.016	41.1	0.022	91.6	0.268	30.4	0.344	49.9
Mesoamerica	MES	32,784	9.8.10 ⁻¹⁵	46.3	0	88.7	3.3.10 ⁻⁴³	80.2	7.8.10 ⁻¹²⁵	39.8
Eastern Afromontane	EAS	1,097	0.566	70.8	6.6.10 ⁻³⁰	77.8	6.1.10 ⁻⁴	65.0	0.153	45.4
Western Ghats and Sri Lanka	GHA	2,646	0.680	42.6	0.018	79.4	0.016	74.8	0.0131	39.0
Indo-Burma	IND	2,996	0.398	47.2	0.558	80.5	0.225	70.9	1.1.10 ⁻⁸	70.0
Sundaland	SUN	1,548	0.507	41.9	0.978	92.8	0.086	89.4	0.223	89.9

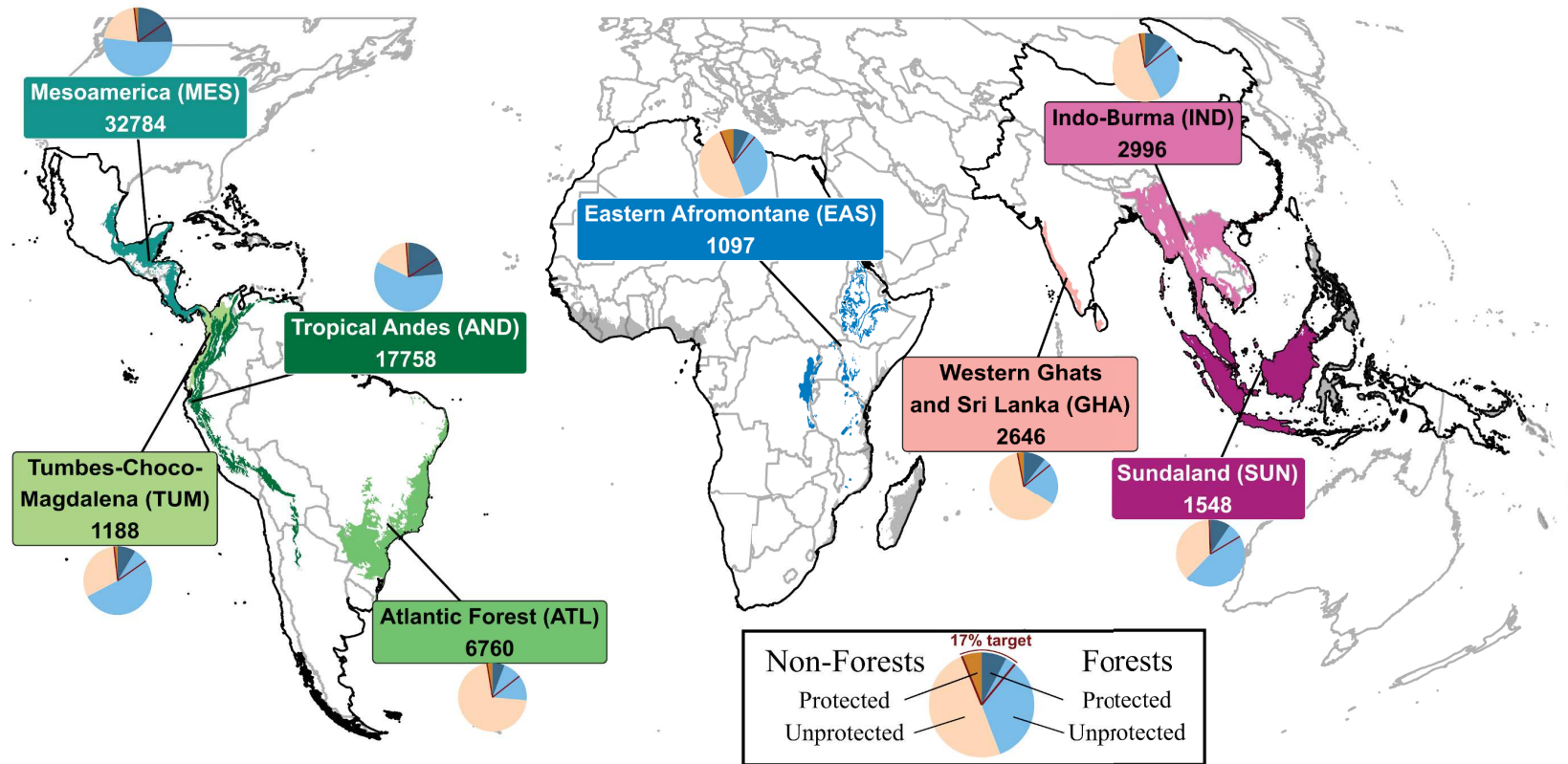


Figure S1 – Regions covered by the present study, with number of checklists and levels of protection for each hotspot. Coloured regions correspond to the area analysed within each of the eight hotspots, i.e., the intersection between the hotspot boundary and the "Tropical and subtropical moist broadleaf forests" biome. For these, boxes indicate the hotspot name, acronym, and number of checklists analysed. Pie plots represent the proportion of forest/non-forest and protected/non-protected background sites in each hotspot. Red lines in pie plots show the 17% protection target: when the red line falls within light blue, protection of the study region is < 17%. Gray regions in the map correspond to other forest hotspots considered for analysis but with less than 1000 eBird checklists. The black lines in the map indicate the limits of each continent used to calculate observer experience and expertise.

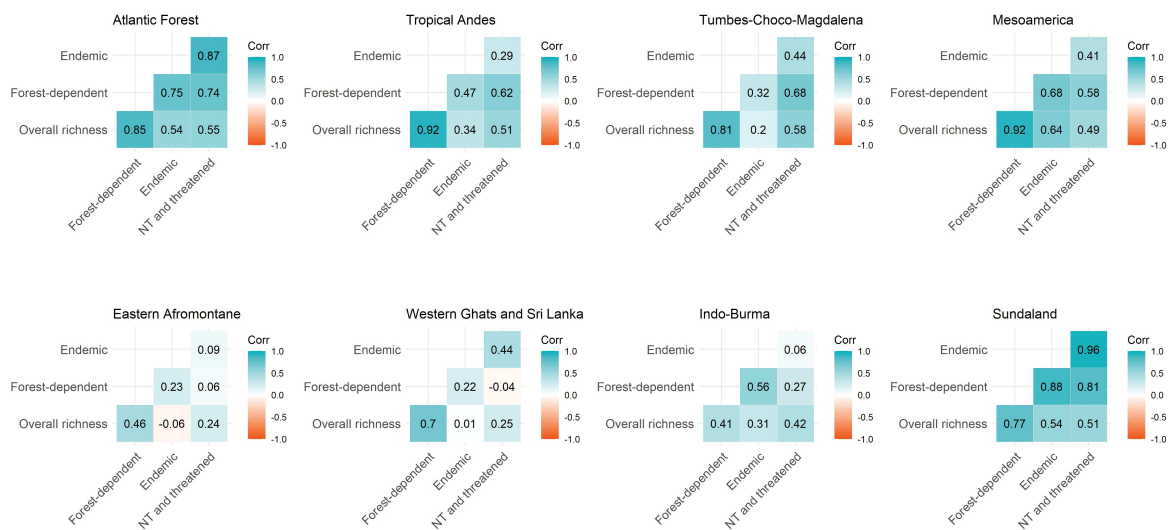


Figure S2 – Correlation between bird diversity indices (overall richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species) across hotspots. These correlations, when high, could explain the results consistency across bird diversity indices. However, they do not compromise the results as we are not looking for a causal relation between bird diversity indices and protected area effects (e.g., are species effectively conserved by protected areas **because** they are endemic species) but we are interested in species of conservation concern in their own rights (e.g., are endemic species effectively conserved by protected areas).

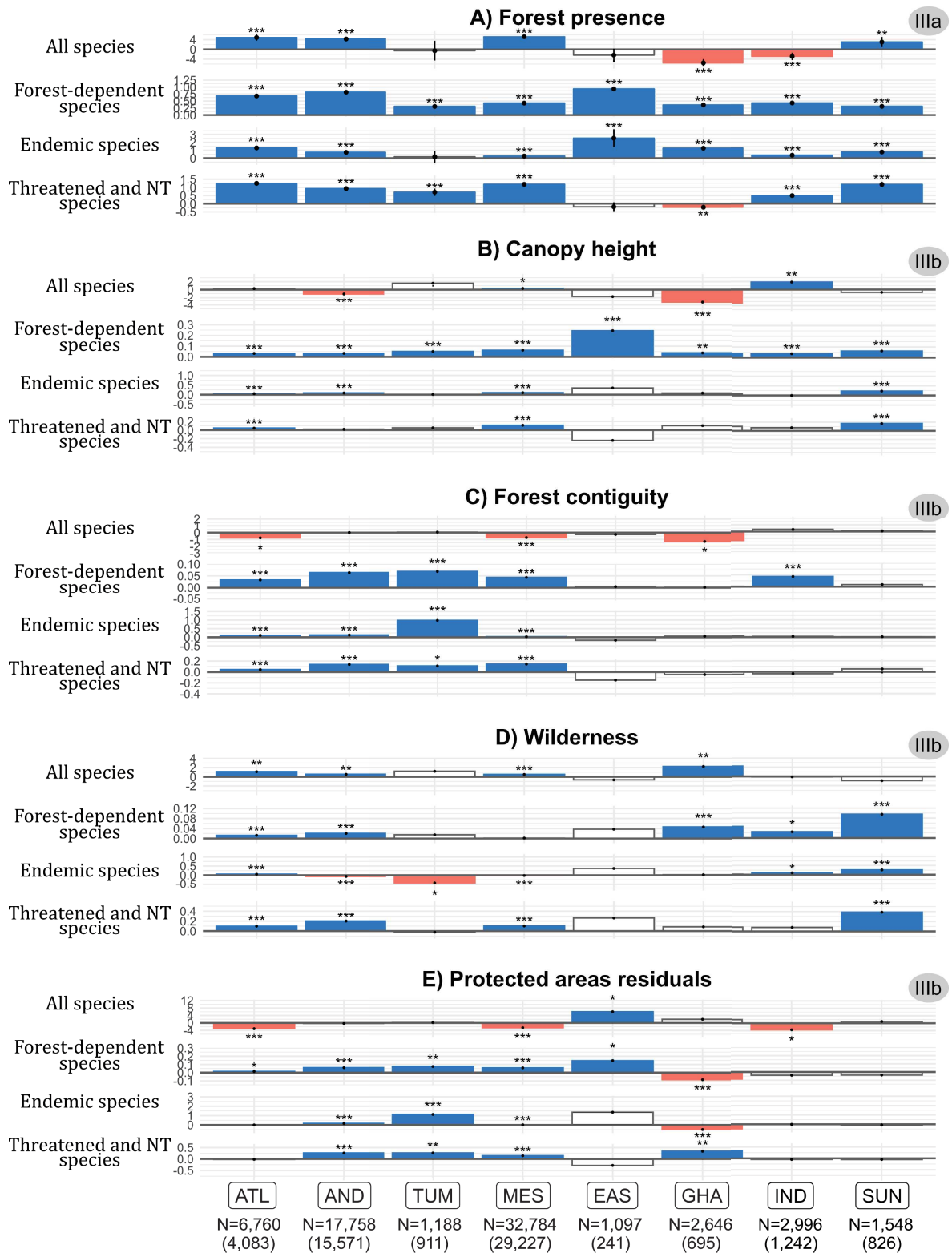


Figure S3 – Effects of forest presence and forest quality on bird diversity per hotspot. Analysis IIIa (A) shows the effect of forest presence on bird diversity. Analysis IIIb shows the effect of forest quality (B, Canopy height; C, Forest contiguity; D, Wilderness; E, Protected areas residuals) on bird diversity. Bird diversity is measured through four indices of richness in: all species, forest-dependent species, endemic species, threatened and Near Threatened species. Coefficients correspond to the estimates of GAM models; significance given by P-value ($*** < 0.001 < ** < 0.01 < * < 0.05$), and 95% confidence interval around GAM coefficients (vertical error bars). Number checklists used per hotspots are given below hotspots names: number of checklists used in analysis IIIa (i.e., forest and non-forest checklists) first, and number of checklists used in analysis IIIb (i.e., only forest checklists) in brackets.

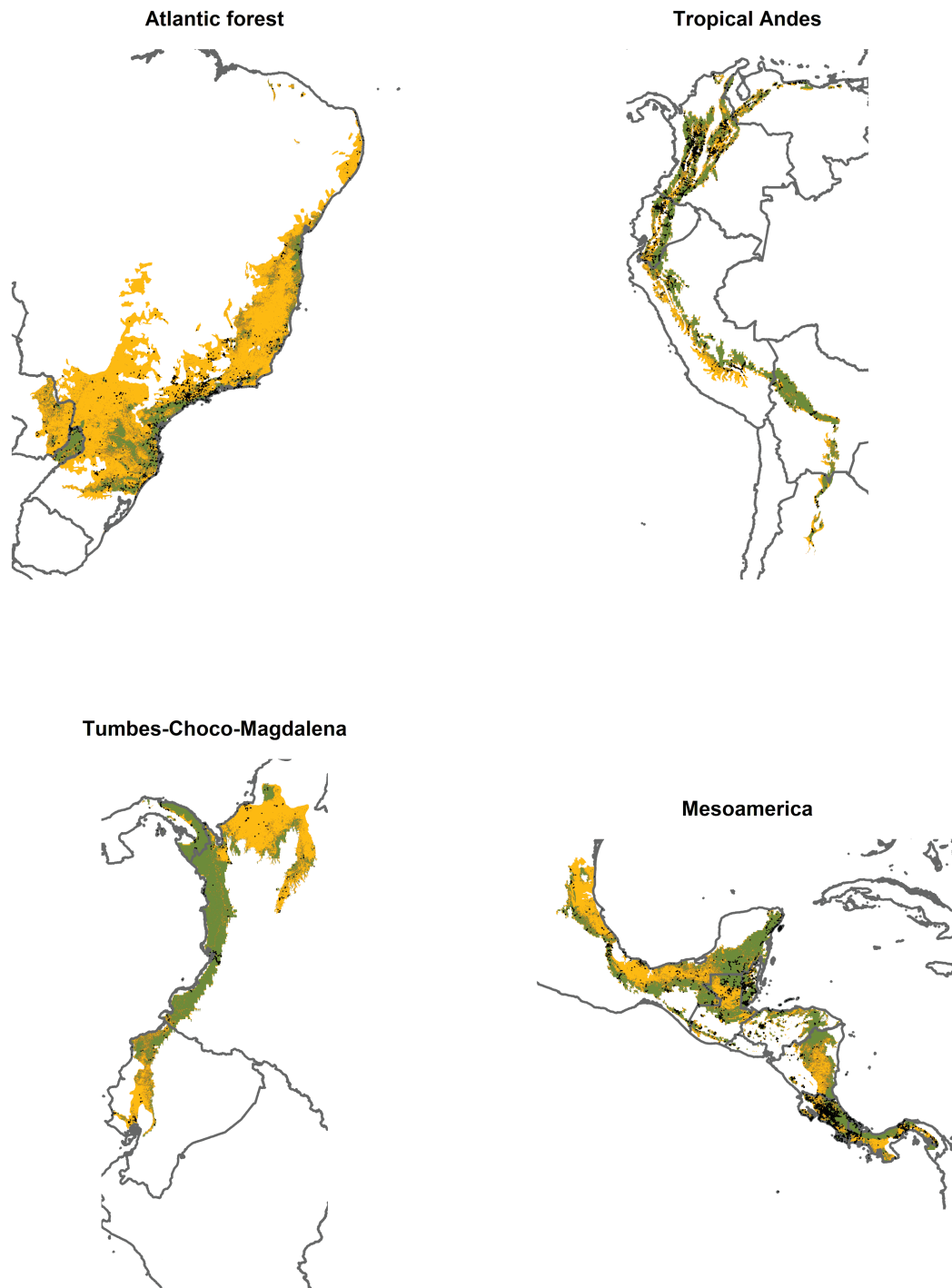


Figure S4 – Extent and sampling effort within each of the hotspots in the Americas. Each map indicates the full extent of the area analysed (i.e., the intersection between the hotspot and the "Tropical and subtropical moist broadleaf forests" biome). Green represents forest, orange other habitats. Black dots represent the locations of the checklists used in the analyses.

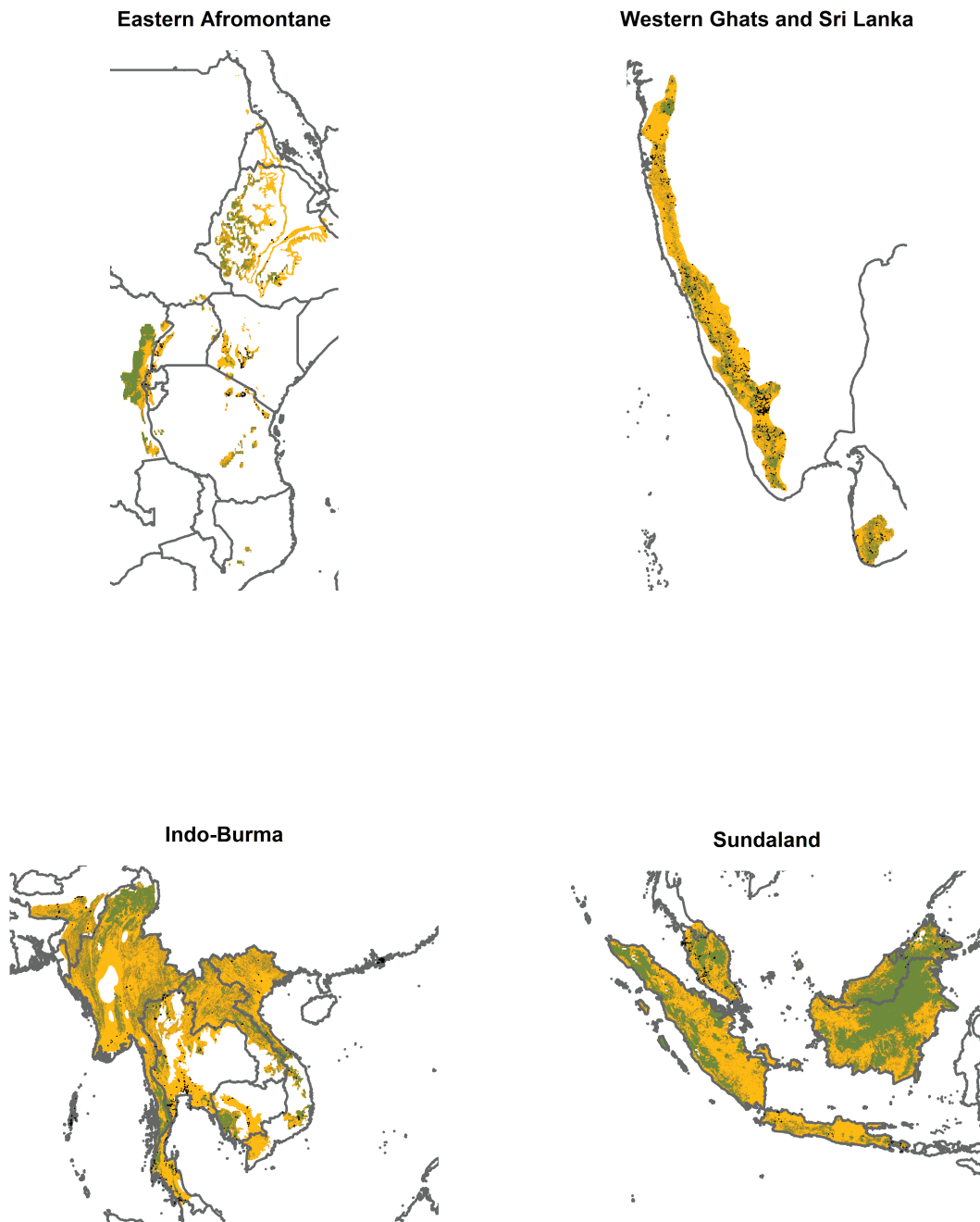


Figure S5 – Extent and sampling effort within each of the hotspots in Africa and Asia. Each map indicates the full extent of the area analysed (i.e., the intersection between the hotspot and the "Tropical and subtropical moist broadleaf forests" biome). Green represents forest, orange other habitats. Black dots represent the locations of the checklists used in the analyses.

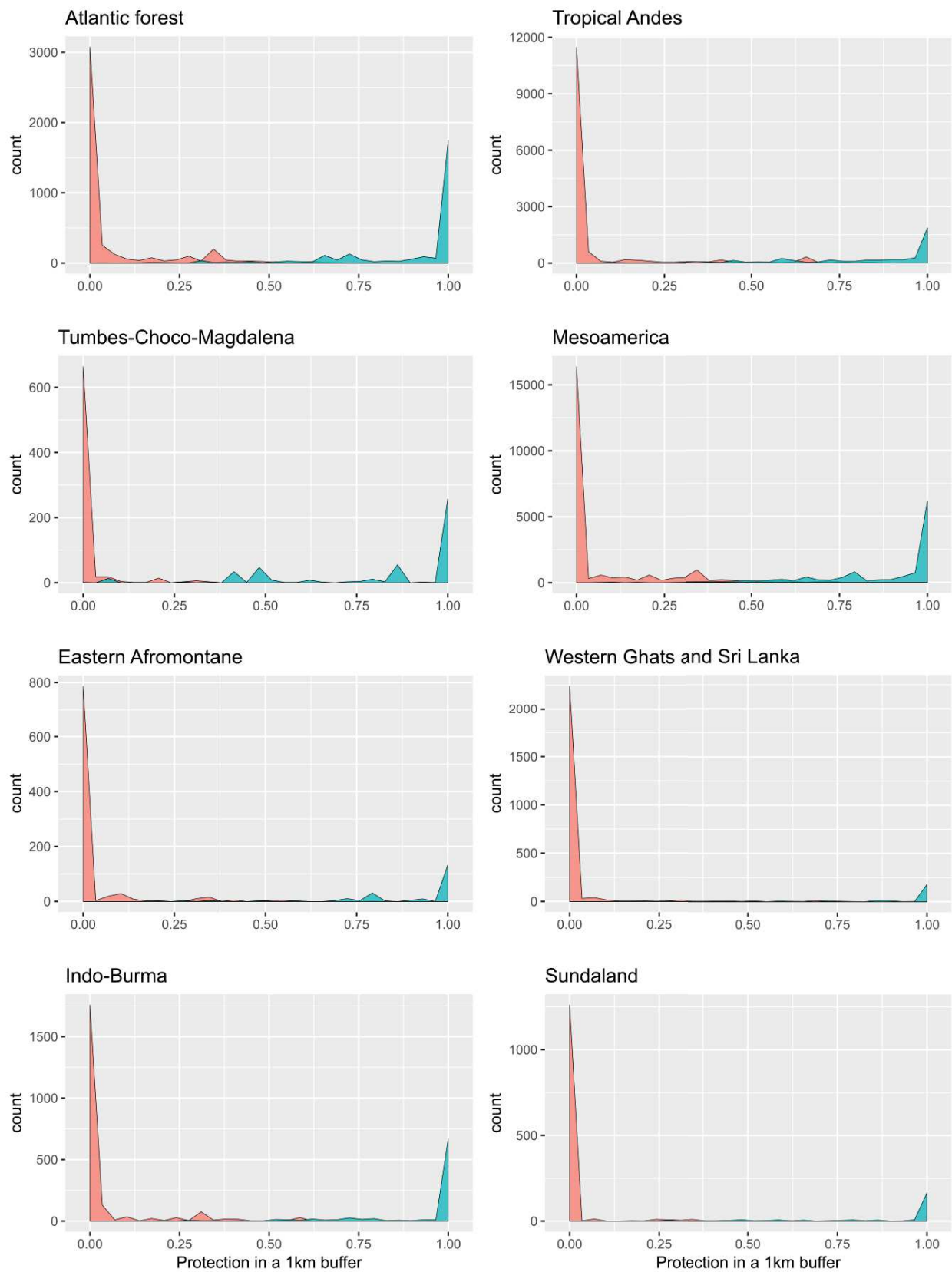


Figure S6 – Comparison between a binary classification of protection based on the protection status of the site coordinates (red for unprotected, blue for protected sites) as used in the analyses, and a continuous classification by measuring the proportion of area protected within a 1km buffer around each site.

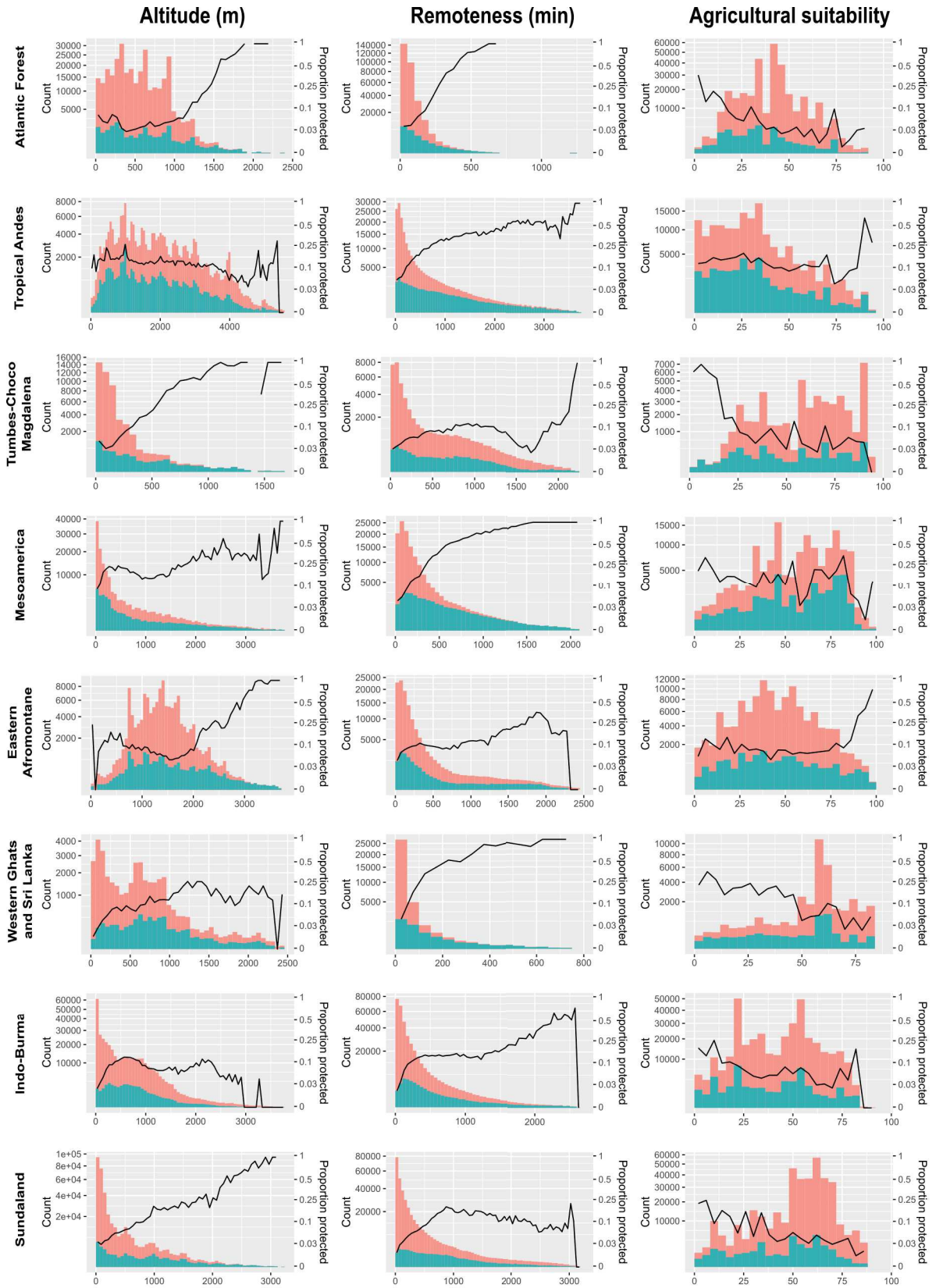


Figure S7 – Distribution of three variables used to control for location bias (altitude, remoteness, and agricultural suitability) for protected and unprotected sites (respectively blue and red bars) and proportion of sites protected for each bar (black lines), per hotspot. y-scales are transformed through square root function.

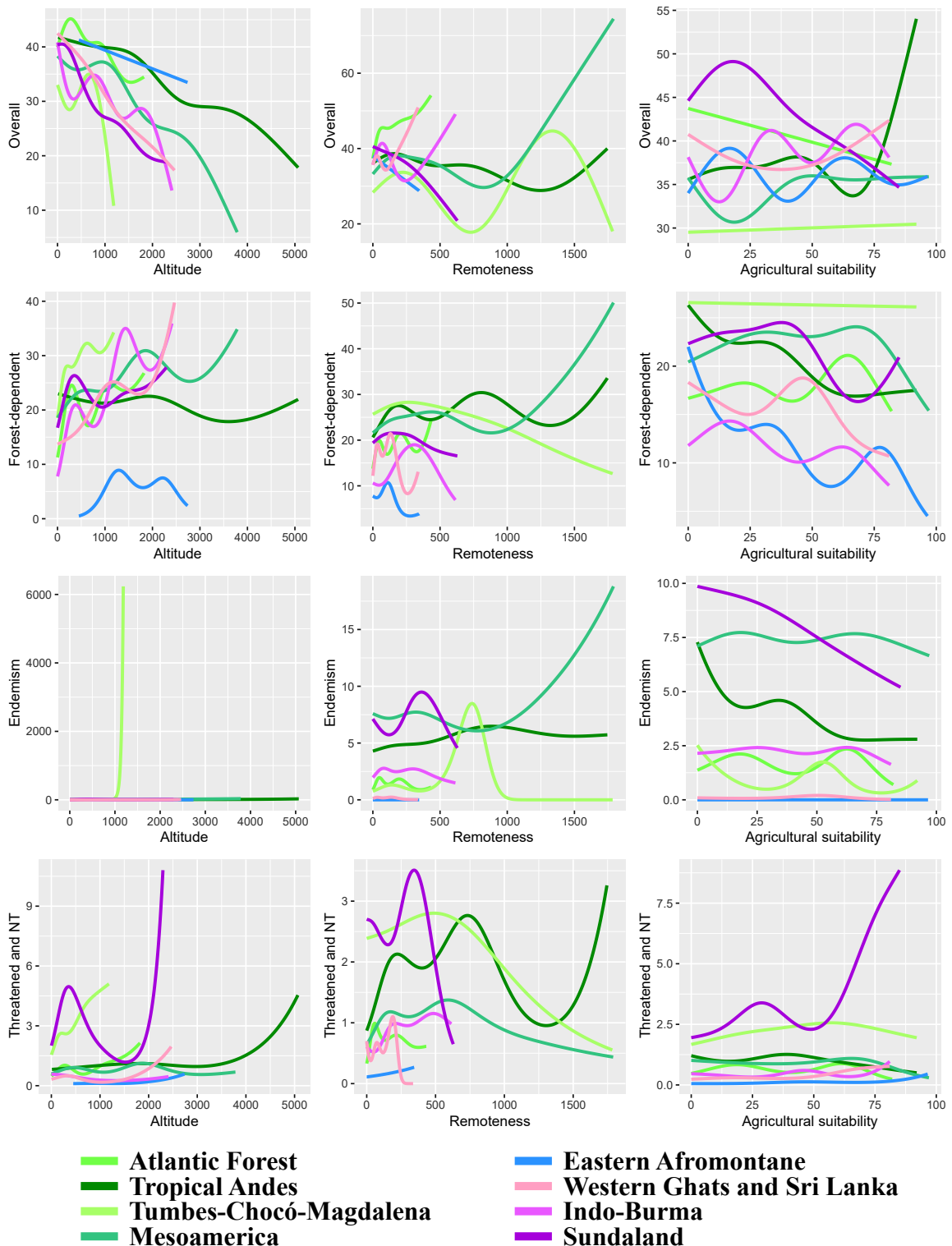


Figure S8 – Effects of each of the variables used to control for location bias in analysis I (altitude, remoteness and agricultural suitability) on each of the indices of bird diversity (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for each hotspot. Effects were predicted fixing all other variables to their median values and the protection variable to “unprotected”.

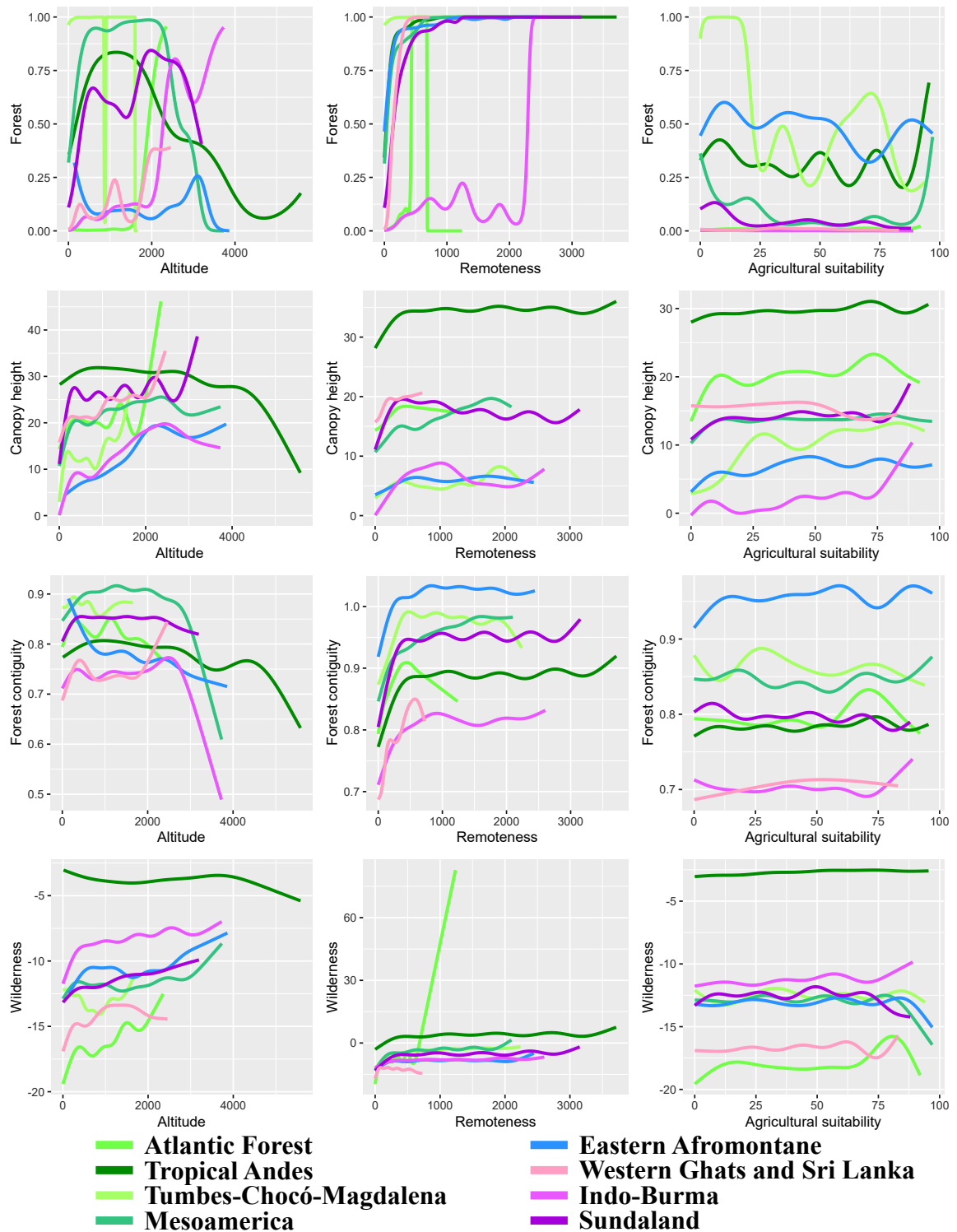


Figure S9 – Effects of each of the variables used to control for location bias in analysis II (altitude, remoteness and agricultural suitability) on forest presence and on each of the indices of forest quality (canopy height, forest contiguity, wilderness), for each hotspot. Effects were predicted fixing all other variables to their median values and the protection variable to “unprotected”.

Atlantic Forest

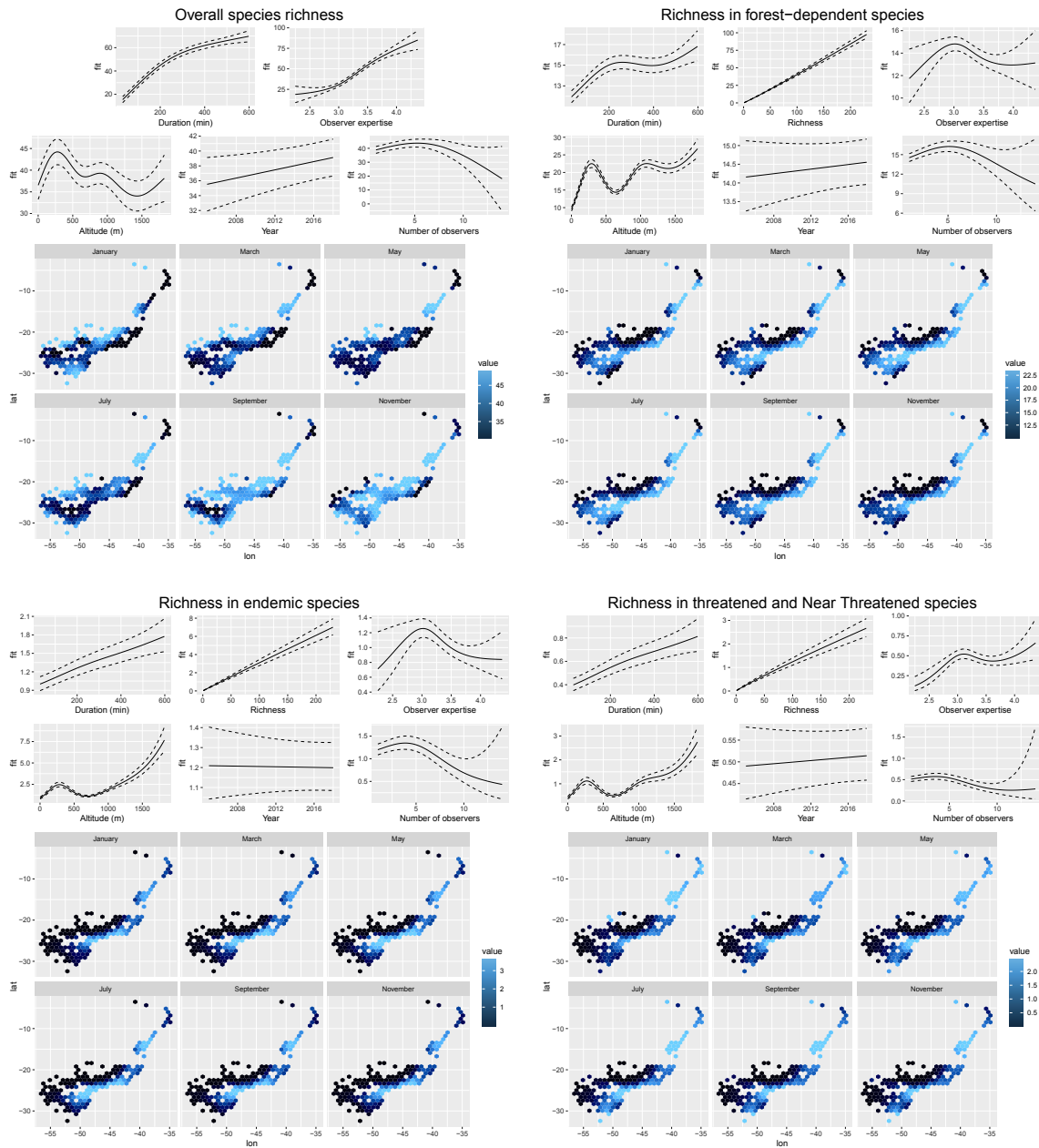


Figure S10– Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for the Atlantic Forest hotspot. We predicted bird indices (i.e., y values are always number of species) fixing all other variables to their median values. Maps represent spatial variation and seasonality for each diversity index. They correspond to a predict of each bird diversity index obtained by making longitude and latitude vary across the hotspot and fixing other variables to their median values, for 6 dates (mid-January [day 15], mid-March [day 74], mid-May [day 135], mid-July [day 196], mid-September [day 258], mid-November [day 319]), smoothed on a hexagonal grid by the ggplot function *stat_summary_hex* with default settings.

Tropical Andes

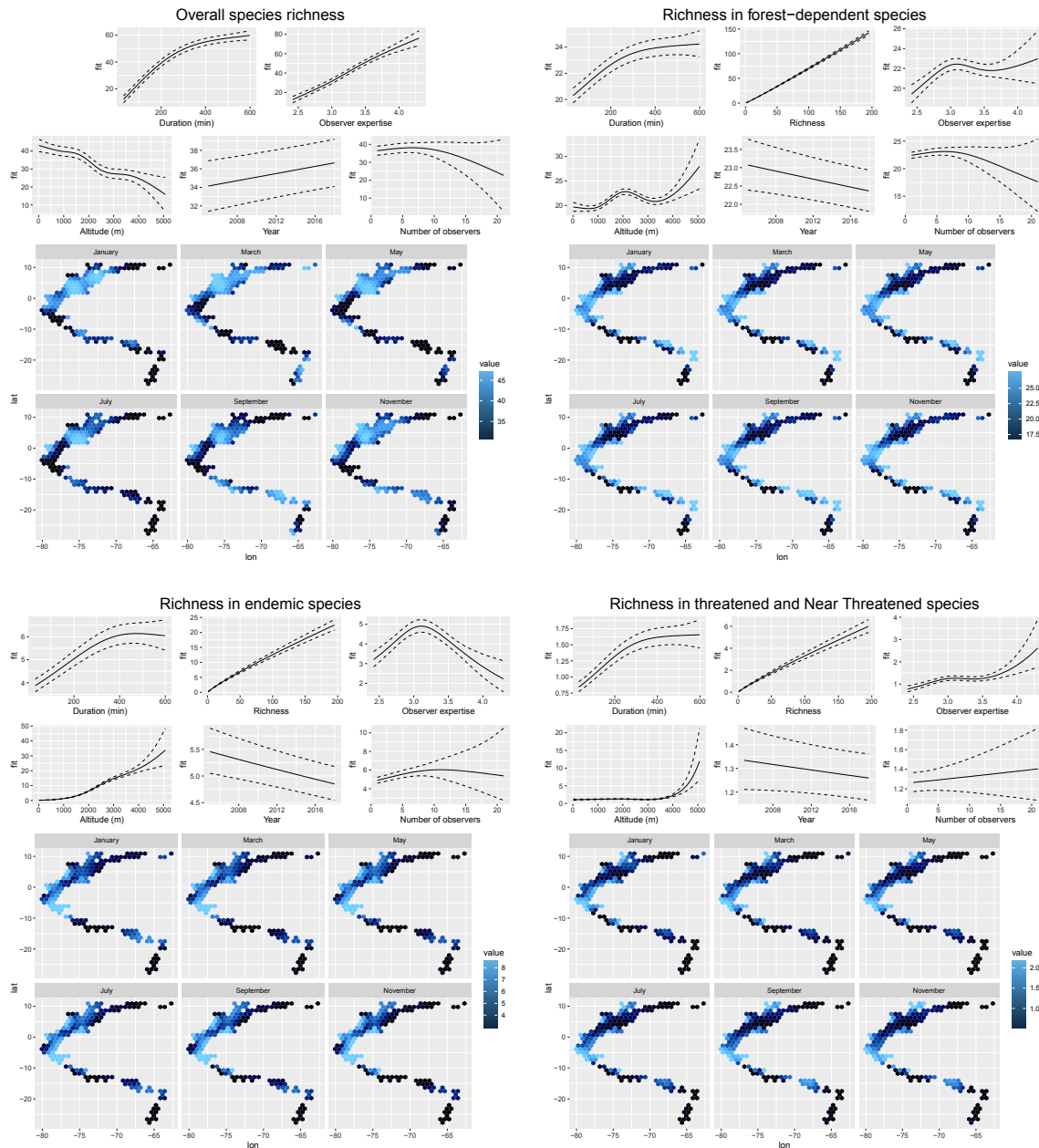


Figure S11 – Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for the Tropical Andes hotspot. We predicted bird indices (i.e., y values are always number of species) fixing all other variables to their median values. Maps represent spatial variation and seasonality for each diversity index. They correspond to a predict of each bird diversity index obtained by making longitude and latitude vary across the hotspot and fixing other variables to their median values, for 6 dates (mid-January [day 15], mid-March [day 74], mid-May [day 135], mid-July [day 196], mid-September [day 258], mid-November [day 319]), smoothed on a hexagonal grid by the ggplot function *stat_summary_hex* with default settings.

Tumbes-Choco-Magdalena

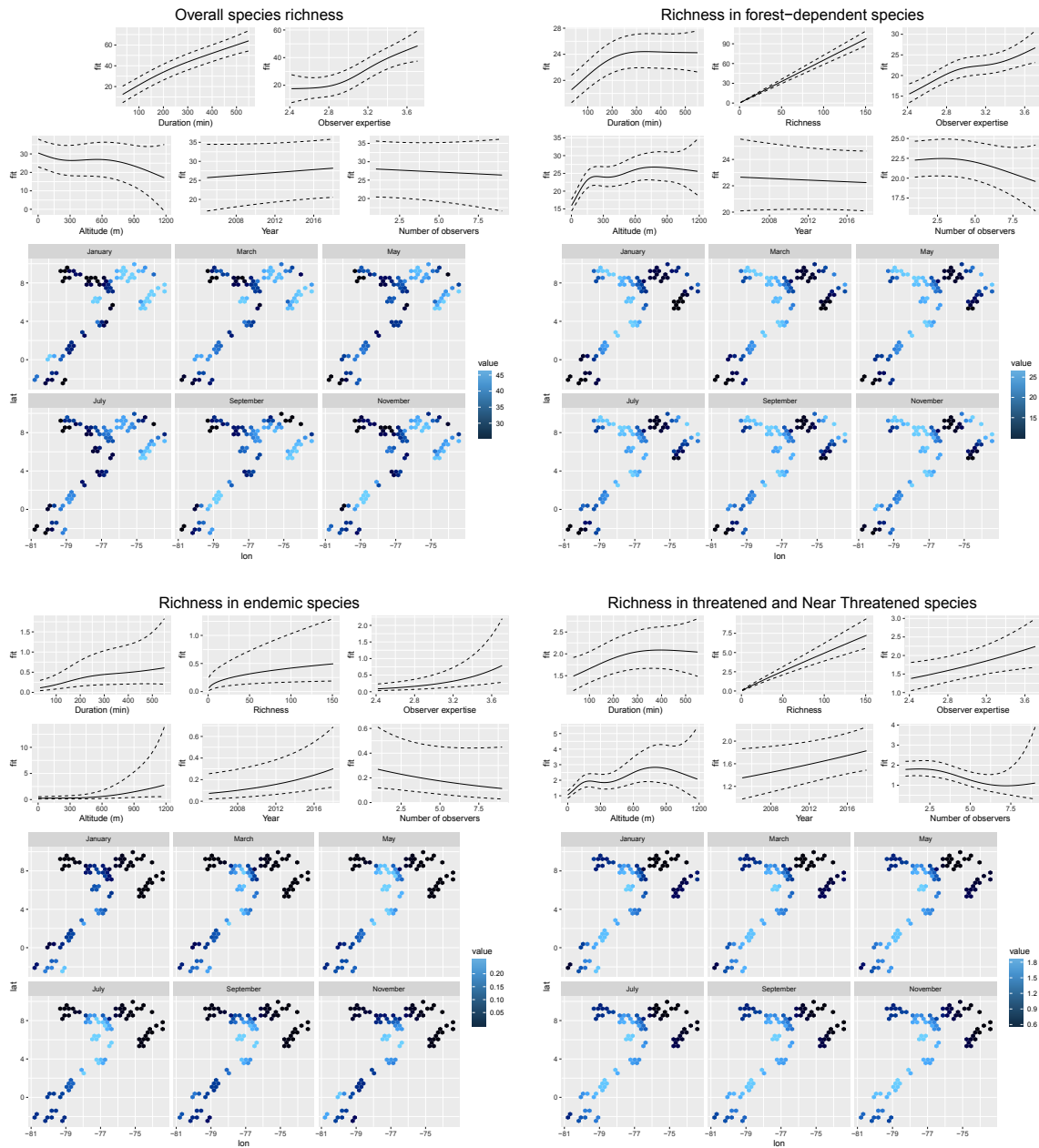


Figure S12– Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for the Tumbes-Choco-Magdalena hotspot. We predicted bird indices (i.e., y values are always number of species) fixing all other variables to their median values. Maps represent spatial variation and seasonality for each diversity index. They correspond to a predict of each bird diversity index obtained by making longitude and latitude vary across the hotspot and fixing other variables to their median values, for 6 dates (mid-January [day 15], mid-March [day 74], mid-May [day 135], mid-July [day 196], mid-September [day 258], mid-November [day 319]), smoothed on a hexagonal grid by the ggplot function *stat_summary_hex* with default settings.

Mesoamerica

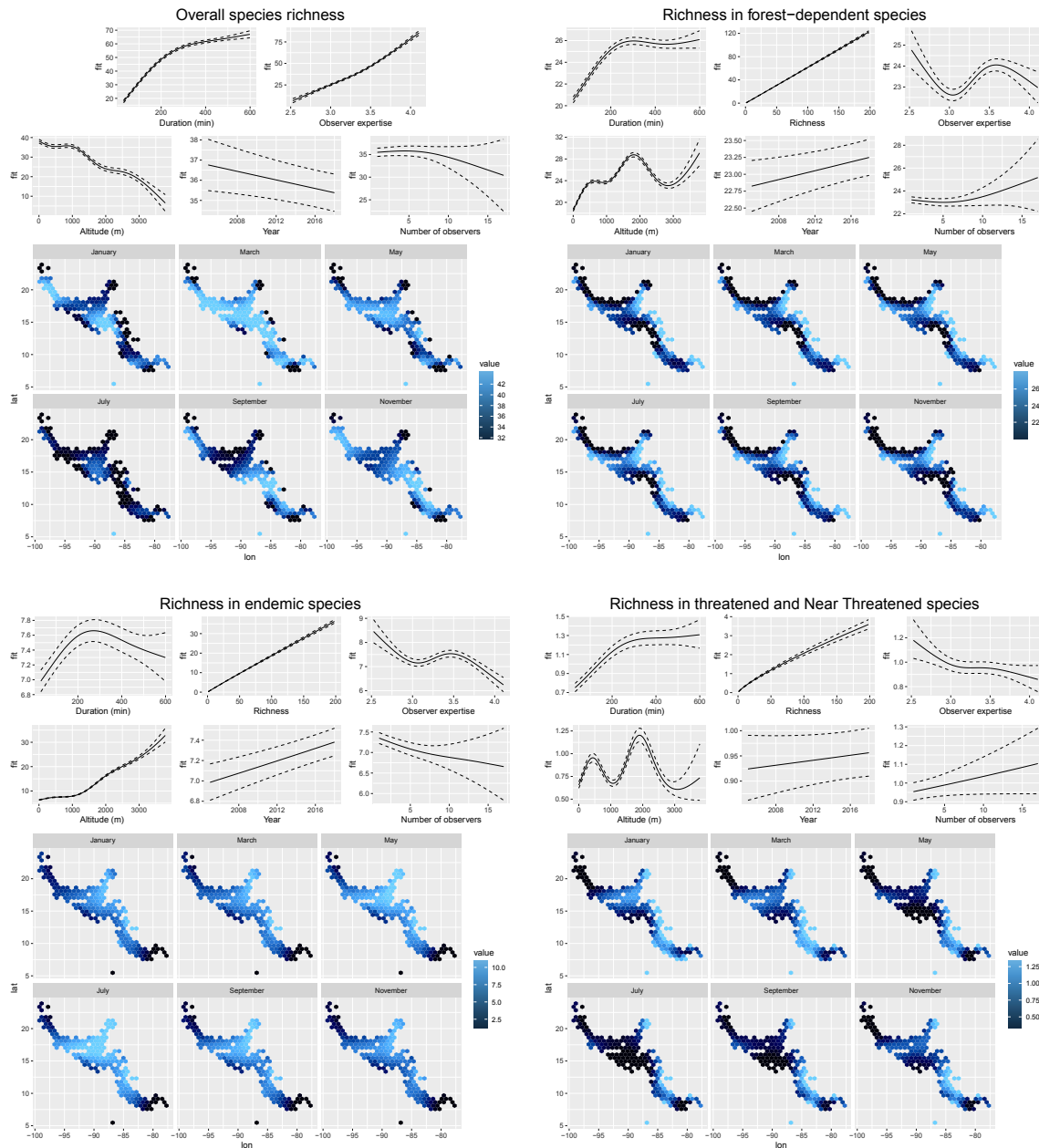


Figure S13 – Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for the Mesoamerica hotspot. We predicted bird indices (i.e., y values are always number of species) fixing all other variables to their median values. Maps represent spatial variation and seasonality for each diversity index. They correspond to a predict of each bird diversity index obtained by making longitude and latitude vary across the hotspot and fixing other variables to their median values, for 6 dates (mid-January [day 15], mid-March [day 74], mid-May [day 135], mid-July [day 196], mid-September [day 258], mid-November [day 319]), smoothed on a hexagonal grid by the ggplot function `stat_summary_hex` with default settings.

Eastern Afromontane

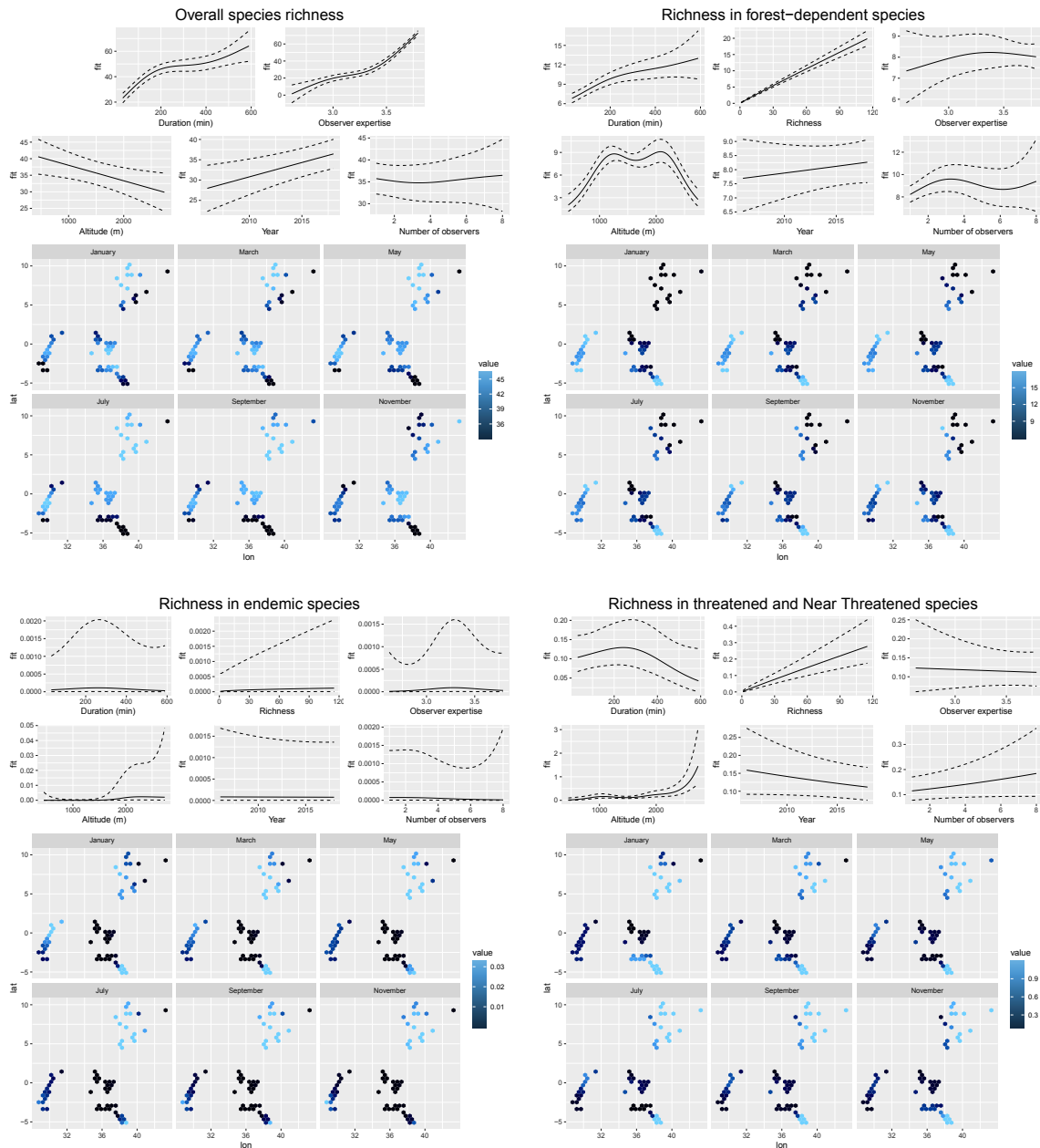


Figure S14 – Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for the Eastern Afromontane hotspot. We predicted bird indices (i.e., y values are always number of species) fixing all other variables to their median values. Maps represent spatial variation and seasonality for each diversity index. They correspond to a predict of each bird diversity index obtained by making longitude and latitude vary across the hotspot and fixing other variables to their median values, for 6 dates (mid-January [day 15], mid-March [day 74], mid-May [day 135], mid-July [day 196], mid-September [day 258], mid-November [day 319]), smoothed on a hexagonal grid by the ggplot function *stat_summary_hex* with default settings.

Western Ghats and Sri Lanka

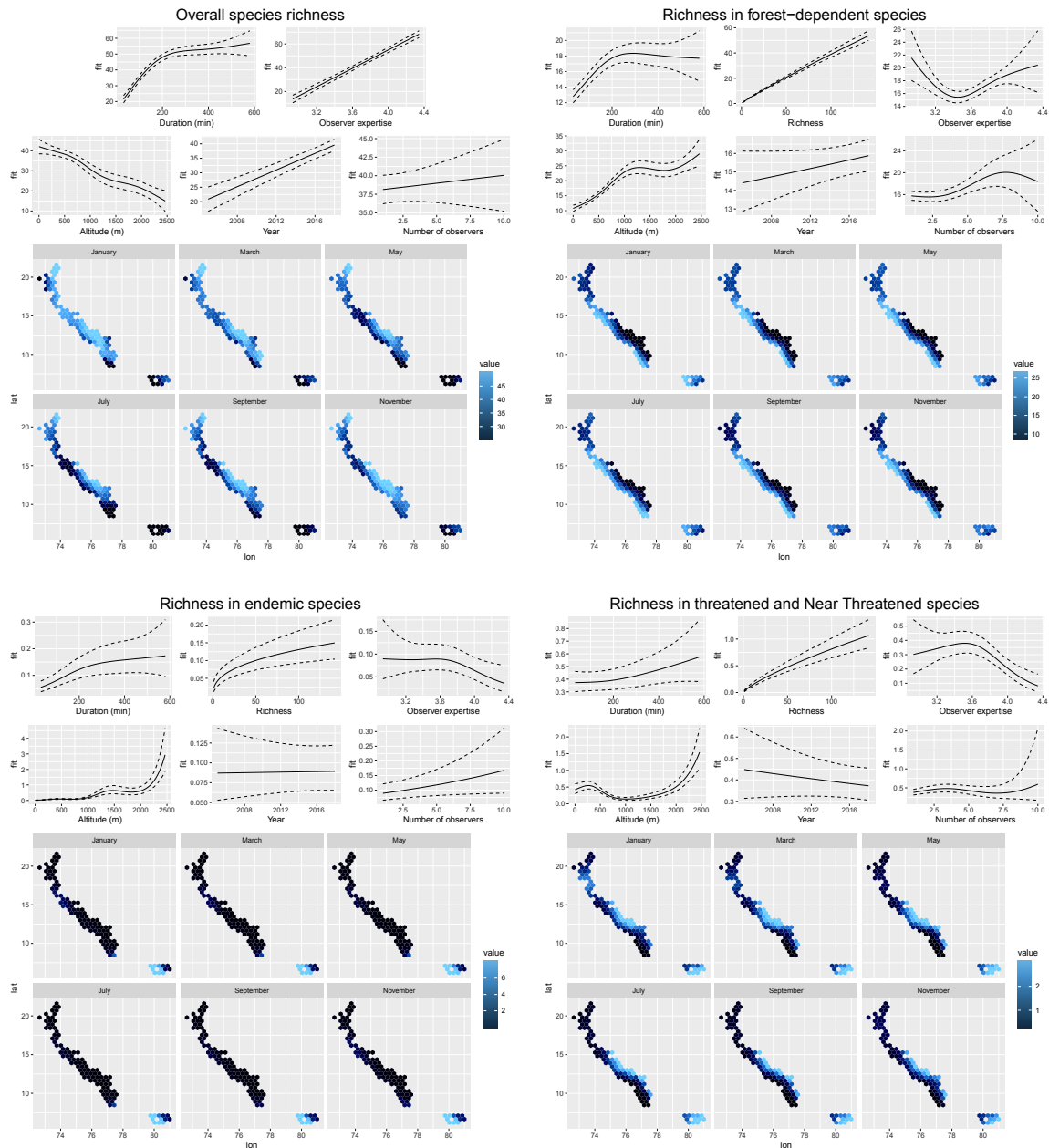


Figure S15 – Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for the Western Ghats and Sri Lanka hotspot. We predicted bird indices (i.e., y values are always number of species) fixing all other variables to their median values. Maps represent spatial variation and seasonality for each diversity index. They correspond to a predict of each bird diversity index obtained by making longitude and latitude vary across the hotspot and fixing other variables to their median values, for 6 dates (mid-January [day 15], mid-March [day 74], mid-May [day 135], mid-July [day 196], mid-September [day 258], mid-November [day 319]), smoothed on a hexagonal grid by the ggplot function *stat_summary_hex* with default settings.

Indo-Burma

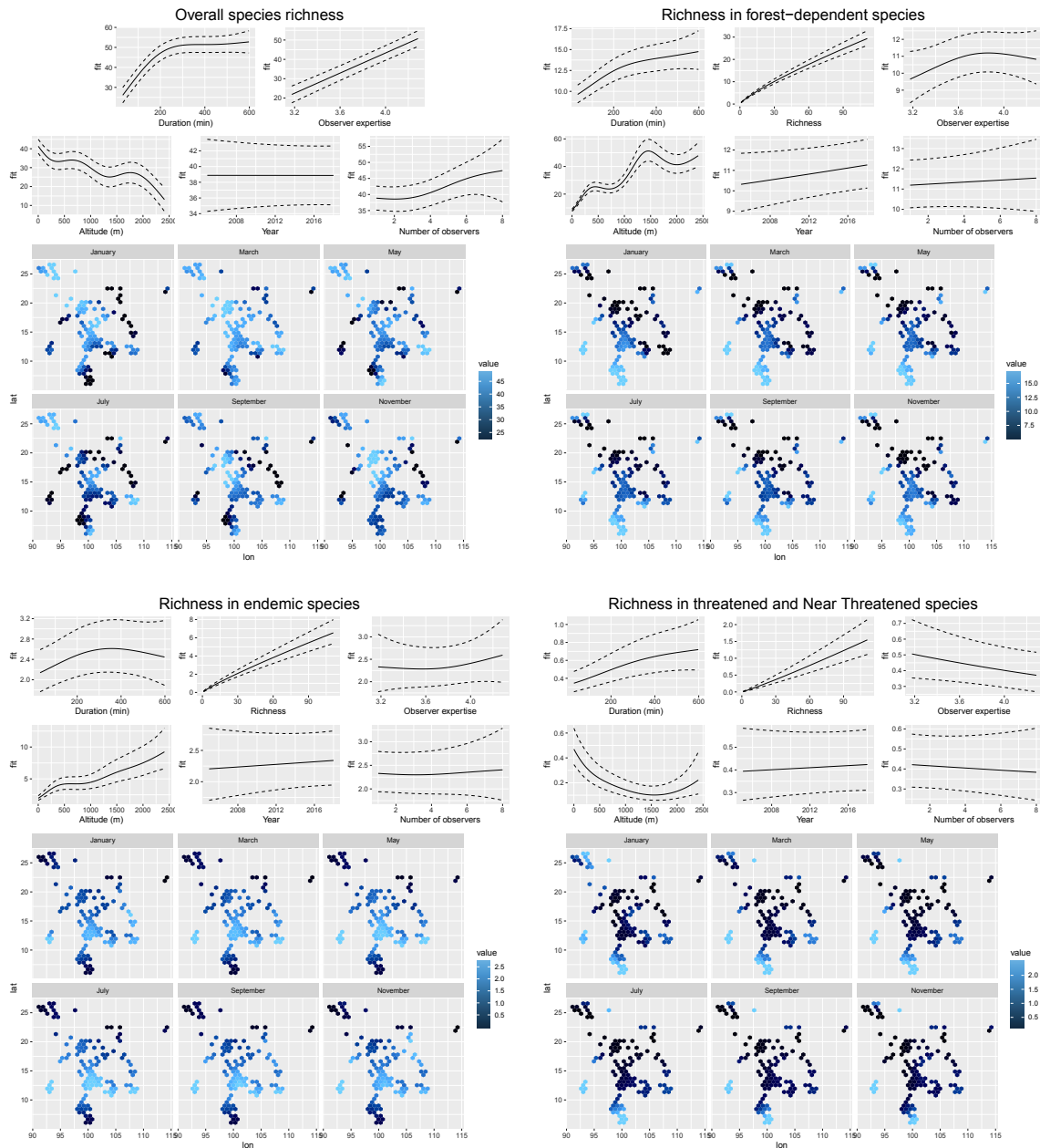


Figure S16– Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for the Indo-Burma hotspot. We predicted bird indices (i.e., y values are always number of species) fixing all other variables to their median values. Maps represent spatial variation and seasonality for each diversity index. They correspond to a predict of each bird diversity index obtained by making longitude and latitude vary across the hotspot and fixing other variables to their median values, for 6 dates (mid-January [day 15], mid-March [day 74], mid-May [day 135], mid-July [day 196], mid-September [day 258], mid-November [day 319]), smoothed on a hexagonal grid by the ggplot function *stat_summary_hex* with default settings.

Sundaland

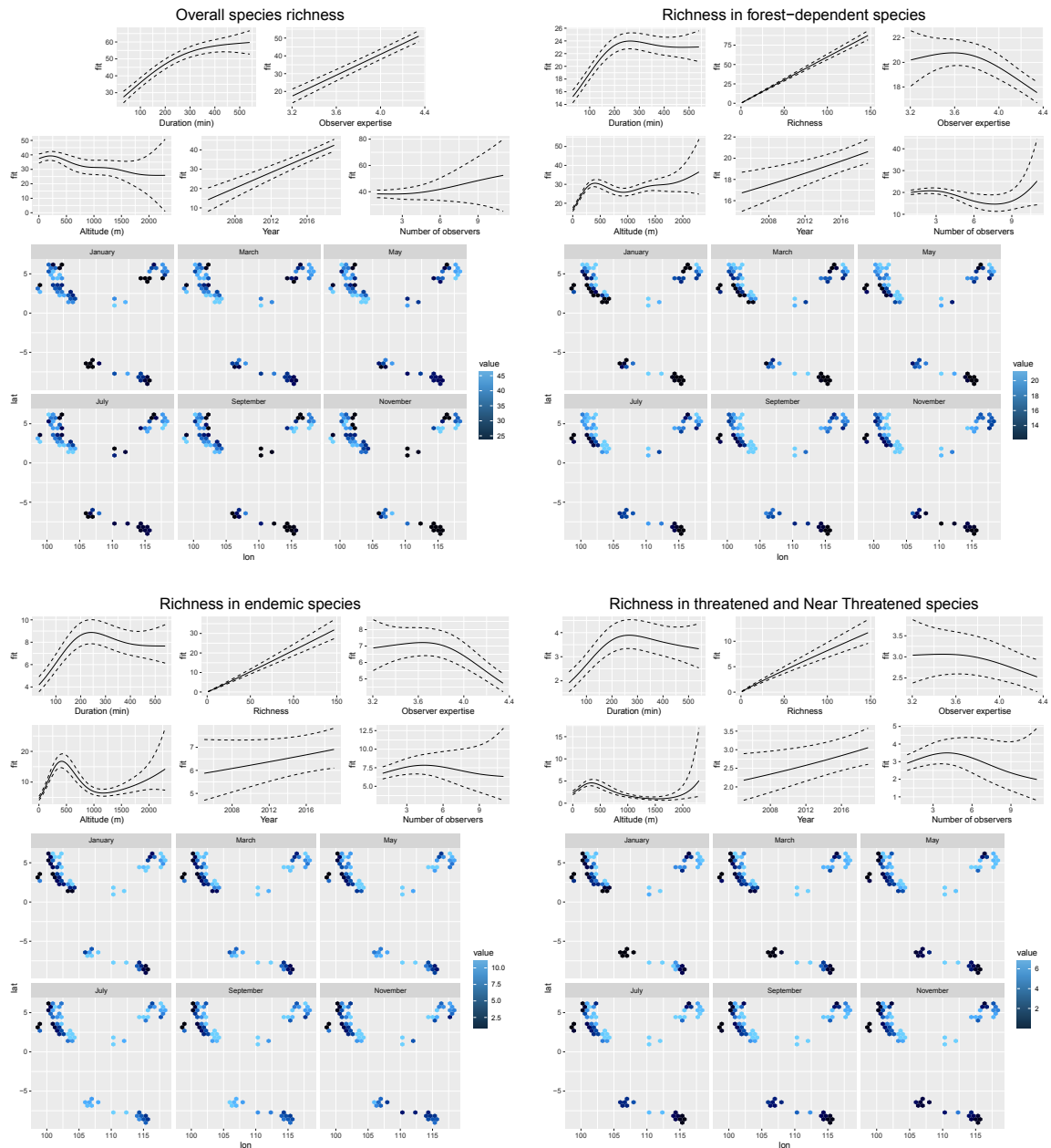


Figure S17 – Effects of each of the covariates used as controls in analysis III on each of the four bird diversity indices (overall species richness, richness in forest-dependent species, richness in endemic species, and richness in threatened and Near Threatened species), for the Sundaland hotspot. We predicted bird indices (i.e., y values are always number of species) fixing all other variables to their median values. Maps represent spatial variation and seasonality for each diversity index. They correspond to a predict of each bird diversity index obtained by making longitude and latitude vary across the hotspot and fixing other variables to their median values, for 6 dates (mid-January [day 15], mid-March [day 74], mid-May [day 135], mid-July [day 196], mid-September [day 258], mid-November [day 319]), smoothed on a hexagonal grid by the ggplot function *stat_summary_hex* with default settings.

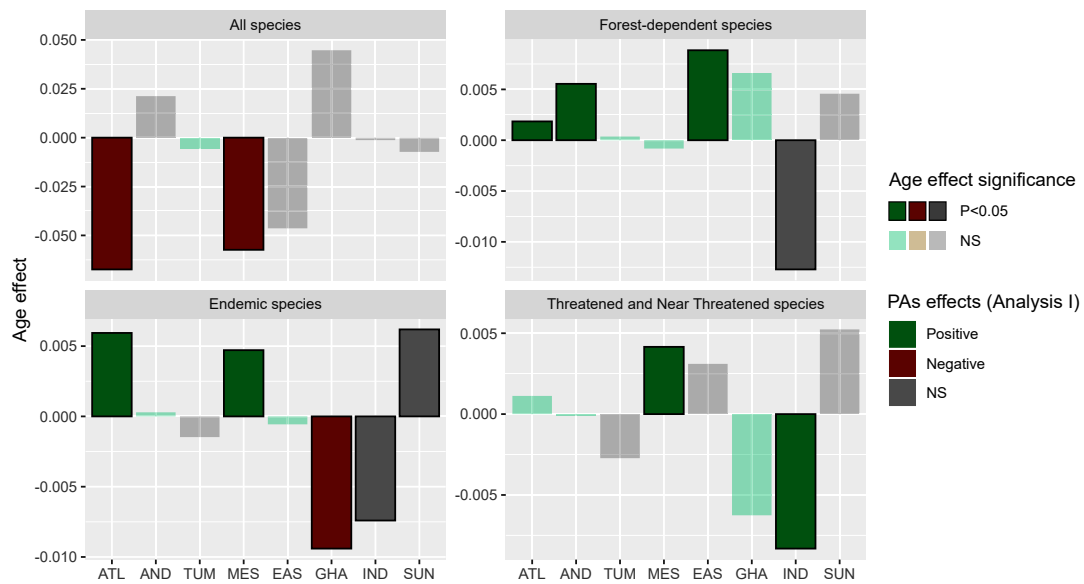
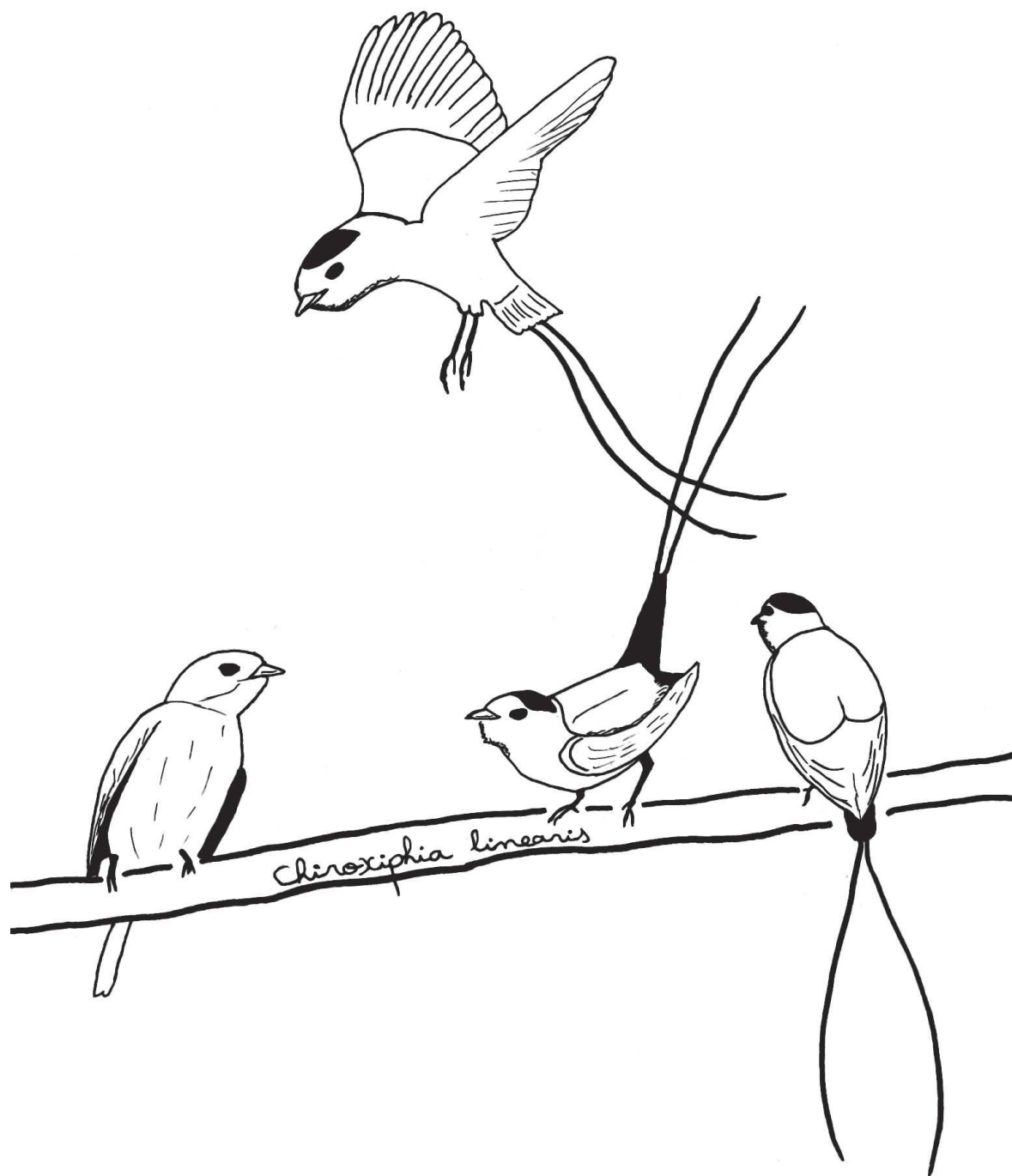


Figure S18 – Effect of protected areas’ age (i.e., 2020 - year of creation or last change in status of protected areas) on residuals of models in analysis I. Bar colours recall results of Analysis I (testing for the effects of protected areas on bird diversity). Dark shades indicate statistical significance for the effect of protected areas age. A positive significant effect of age on residuals when the result of analysis I was positive (green bars pointing up, N=6) suggests that old protected areas have higher residuals than young protected areas and then that they pulled the positive effect of analysis I more than young protected areas. A negative significant effect of age on residuals when the result of analysis I was negative (brown bars pointing down, N=3) suggests that old protected areas have lower residuals than young protected areas and then that they pulled the negative effect of analysis I more than young protected areas. In both cases, this indicates that older protected areas performed better than younger ones, and thus a cumulative effect of protection over time. However most results are non-significant (either the effect of protected areas was non-significant in analysis 1 or the effect of status year on residuals was non-significant; N=22) and one result was contrary to our expectation (N=1, for threatened and Near Threatened species in IND).

Supplementary Discussion

When comparing across hotspots, we found some heterogeneity in our results, potentially induced by three factors. First, failure to comply with our simplifying hypothesis that our study regions (i.e., extent of biodiversity hotspots included in the “Tropical and subtropical moist broadleaf forests” biome) were originally covered by homogeneous forest could explain some differences in bird responses. For instance, responses of bird diversity indices in Western Ghats and Sri Lanka were often low, sometimes the opposite of others. This could be due to the natural habitat heterogeneity of this region, such as the presence of natural grasslands above the shola forests and large variations in rainfall patterns (Mittermeier et al., 2004); this may also be the case in the Tropical Andes, which include high natural grasslands such as Páramo (see Supplementary Methods 4D for further information on this assumption), and perhaps Eastern Afromontane. This corroborates with the high proportion of species with null dependency on forests in Western Ghats and Sri Lanka, as well as Eastern Afromontane (respectively 33% and 38% of species detected, against an average of 18% for other hotspots). Second, differences in protection regimes could explain some of the variation found between hotspots. Indeed, the location of protected areas in the Atlantic Forest is not highly biased towards remote and high areas (reactive approach (Brooks et al., 2006), Supplementary Figure 7), which could explain the high effectiveness measured. Conversely, protected areas in Sundaland are highly biased towards remote and high zones that are less likely to suffer from human pressure in the short-term (pro-active approach (Brooks et al., 2006), Supplementary Figure 7), which could explain the low effect we measured while controlling for location biases. Finally, sampling effort greatly differed between hotspots (ranging from 1,097 checklists analysed in Eastern Afromontane to 32,784 in Mesoamerica; see Supplementary Table 3), which could affect the statistical power of tests. This could explain why hotspots in the Americas showed clearer results than those from Asia and Africa. The consistency of results we got across continents in analyses II and III (disentangling the mechanisms of protected area effects on bird diversity) give high credit to this assumption.



Chapitre 3

**Les aires protégées sont trop rares et dégradées
pour protéger les espèces les plus sensibles**

Dans le chapitre 2, nous nous sommes intéressés aux espèces à fort enjeu de conservation en désignant les espèces spécialistes des milieux forestiers, les espèces endémiques et les espèces menacées. En réalité, de nombreuses espèces, notamment parmi les spécialistes et les endémiques, ne sont pas à fort enjeu de conservation dans la mesure où elles peuvent très bien s'accommoder de la pression humaine. C'est par exemple le cas du colibri rubis-émeraude, *Clytolaema rubricauda*, espèce endémique de la Forêt Atlantique au Brésil et spécialiste des milieux forestiers mais que l'on retrouve dans de nombreux sites anthropisés tels que des parcs urbains, plantations, etc. Une mesure plus pertinente pour désigner les espèces qui ont besoin d'une protection forte (c'est-à-dire d'avoir accès à des aires protégées dont l'habitat est intact, sans pression humaine) serait une mesure de sensibilité des espèces aux pressions humaines.

Tirant profit de l'indice d'empreinte écologique (*Human Footprint*), nous utilisons dans le chapitre 3 une méthode novatrice pour calculer la sensibilité à la pression humaine des espèces d'oiseaux d'Amérique. Cette mesure nous permet de cartographier la répartition des espèces sensibles aux pressions humaines et d'étudier l'adéquation entre cette sensibilité et les efforts de protection actuels.

Protected areas in the Americas inadequate and insufficient to protect the most sensitive bird species

Victor Cazalis^{1, *}, Megan D. Barnes^{2,3}, Alison Johnston^{4,5}, James E.M. Watson^{6,7}, Cagan H. Şekercioglu^{8,9}, Oscar Venter¹⁰, and Ana S.L. Rodrigues¹

Authors affiliation:

¹ *CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France*

² *Department of Natural Resources and Environmental Management, College of Tropical Resources and Agriculture, University of Hawaii Manoa, Honolulu, HI 96822, USA*

³ *Biodiversity and Conservation Science, Department of Biodiversity, Conservation and Attractions, Keiran McNamara Conservation Science Centre, 17 Dick Perry Avenue, Kensington WA 6151, Australia*

⁴ *Department of Zoology, University of Cambridge, The David Attenborough Building, Pembroke Street, Cambridge, CB2 3QZ, UK*

⁵ *Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, 159 Sapsucker Woods Road, Ithaca, NY, 14850, USA*

⁶ *Centre for Biodiversity and Conservation Science, School of Earth and Environmental Sciences, University of Queensland, St Lucia, Queensland 4072, Australia*

⁷ *Wildlife Conservation Society, Global Conservation Program, Bronx, New York 10460, USA.*

⁸ *University of Utah, School of Biological Sciences, 257 South 1400 East, Salt Lake City, UT 84112, USA*

⁹ *Koç University, Department of Molecular Biology and Genetics, Rumelifeneri, Sarıyer, İstanbul, Turkey*

¹⁰ *Ecosystem Science and Management, University of Northern British Columbia, Prince George, Canada*

* Corresponding author: victor.cazalis@laposte.net

Cite as: Cazalis, V., Barnes, M.D., Johnston, A., Watson, J.E.M., Şekercioglu, C.H., Venter, O., Rodrigues, A.S.L. (In prep). Protected areas in the Americas inadequate and insufficient to protect the most sensitive bird species.

Abstract

Hopes to halt biodiversity declines mainly rely on protected areas, which aim at buffering natural habitats from human pressure. While protected area coverage has significantly expanded in the past decades, reaching today 15.0% of the land surface, there is increasing concern that many of these protected areas are not able to conserve species effectively due to the intense human pressure of their habitats. However, species vary widely in their sensitivity to human pressure, and thus their need for intact habitats. Understanding the spatial distribution of this sensitivity is crucial in order to understand where strict protection that maintains the long-term intactness of habitats is the most needed. Here we use 60 million of observations from the eBird citizen science platform to estimate the sensitivity to human pressure of every bird species breeding in the Americas. To do so, we model the response of abundance to human footprint for 2,550 bird species with sufficient field data to obtain a sensitivity measure, and then predict the sensitivity of the other 1,874 species from their traits. We find that whereas every one of the 325 Americas' ecoregions hosts high-sensitivity species, they are largely concentrated in tropical ecoregions. We then compare the spatial distribution of high-sensitivity species across ecoregions with the distribution of intact protected areas, finding no correlation between them. As a result, many ecoregions, especially in the Andes and in Central America, host a large proportion of high-sensitivity species but low extent of intact protected habitats. Hence, many high-sensitivity species have no intact protected habitats within their distribution. Finally, we show that protected area intactness is decreasing particularly quickly in ecoregions with many high-sensitivity species. Our results suggest that different regions require different conservation strategies, with areas with high concentration of high-sensitivity species requiring stricter forms of protection, whereas others can more easily accommodate multiple uses. Current major mismatches between protected area intactness and species sensitivity to human pressure jeopardize the capacity of protected areas to retain species over the long-term in many ecoregions. In these, it is urgent to increase the protection levels and ensure the adequate management of remaining intact patches, alongside the habitat restoration efforts where needed.

Key words: Bird sensitivity; Protected area; Intactness; Habitat quality; eBird

1. Introduction

Hopes to halt the ongoing decline of biodiversity largely rely on protected areas (Watson et al., 2014), which aim at buffering habitats within their boundaries from human pressure, by restricting or controlling human activities (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020). A growing number of studies report that protected areas are effective in doing so, as they mitigate habitat loss and degradation - particularly in forest ecosystems (Andam et al., 2008; Spracklen et al., 2015; Anderson and Mammides, 2019; Geldmann et al., 2019; Cazalis et al., 2020) and retain species, particularly specialists, endemic and threatened species (Cazalis et al., 2020; Gray et al., 2016; Coetsee et al., 2014; Hiley et al., 2016). Protected areas have thus been and remain central to international conservation strategies, especially those around the Convention on Biological Diversity (SCBD, 2010, 2020). Already covering 15.0% of the global land surface, there has been a consistent political wish to expand their coverage further, including through Aichi Target 11 to expand this value to 17% by 2020 (SCBD, 2010) and likely even more ambitious targets beyond this date (SCBD, 2020). However, protected areas vary substantially in both their intended management (as legally defined) and their implementation, and not all can thus be presumed to effectively protect all species within their boundaries (Rodrigues and Cazalis, 2020). For this reason, concerns have been raised by previous authors regarding the risks of a focus on simple protected area expansion, without guarantee of a concomitant quality, which can have the perverse outcome of encouraging fast expansion into areas of little value to biodiversity, or with little on-the-ground implementation efforts (Barnes et al., 2018; Visconti et al., 2019).

One important way in which protected areas vary is in the intactness of their habitats. Indeed, because of differences in protected areas original habitats, in their management intentions and in their effectiveness at mitigating human pressure, protected areas vary from highly pristine habitats (e.g., primary tropical forest or intact deserts) to strongly modified landscapes (e.g., largely covered by agricultural habitats or dwellings). Indeed, a recent study found that 32.8% of global protected land was under intense pressure, fully covering 57% of protected areas, with only 10% of protected areas not including any intense pressure land (Jones et al., 2018). Not only are intact protected areas not predominant, they are also getting scarcer as human pressure keeps increasing. Indeed, human footprint index within protected areas has increased by 6% between 1993 and 2009 (compared to 9% across all land surface; (Venter et al., 2016b)), with for instance the conversion of 280,000 km^2 (1.5%) of protected land from low to intense human pressure (Jones et al., 2018).

But even though it is generally assumed that the lower the human pressure (i.e., the higher the intactness) of a site, the higher its biodiversity value (Di Marco et al., 2019; Watson et al., 2018; Gibson et al., 2011), it does not necessarily follow that all protected areas need to be pristine. Indeed, whereas many species are highly sensitive to human pressure (Barlow et al., 2016; Gibson et al., 2011), many others can tolerate some levels of, or even benefit from, anthropogenic land use change (Guetté et al., 2017; McKinney, 2006). At the broader landscape scale, and given the need to also accommodate human activities, it may be argued that in some cases the best conservation strategy is not necessarily to focus on separating highly intact protected areas while

concentrating human pressure elsewhere (a land sparing strategy), but to allow lower levels of human pressure across larger areas, including across multiple use protected areas (a land sharing strategy; (Green et al., 2005; Phalan et al., 2011; Williams et al., 2017). The best strategy will depend on how species react to human pressure (Green et al., 2005). If their persistence is strongly affected by even low levels of pressure, then their conservation requires protecting sufficient expanses of intact habitats, and thus a concentration of human activities elsewhere. Conversely, if species can tolerate low or even intermediate levels of human pressure, not only they may not need pristine protected areas, but also they may benefit from having larger expanses of partially modified habitat combining both conservation and economic goals (e.g., agro forestry ecosystems, or extensive agriculture). The few studies quantifying species responses to increasing human pressure (gradients of agriculture or urban intensification) in the context of the land sparing/land sharing debate found that many species are strongly impacted by even low levels of human pressure, providing support for the need to set aside intact protected areas (Phalan et al., 2011; Williams et al., 2017; Collas et al., 2017).

Nonetheless, it seems plausible that the best conservation strategy will not be the same everywhere. Indeed, species sensitivity is likely to vary across systems and across regions, either as a result of ecological and evolutionary processes (e.g., leading to higher levels of habitat specialization in some regions, or a fortuitous pre-adaptation of species to anthropogenic land uses in others), or because historical extinction filters associated with ancient and long-lasting human pressure have already deprived some regions from their sensitive species (Balmford, 1996; Turvey and Fritz, 2011; Rodrigues et al., 2018). This prediction is coherent with the observation that the distribution of threatened species is highly structured in space (IUCN, 2020), and not simply driven by the distribution of human pressure. Understanding the spatial variation in the sensitivity of species to human pressure is thus key to understand the extent to which different regions are more or less dependent on the establishment of intact protected areas for the conservation of their biodiversity. And understanding the extent to which regions concentrating sensitive species are well covered by intact protected areas is key to assessing the adequacy of ongoing protection efforts.

Here, we investigate large-scale spatial variation in the needs for strict protected areas based on the sensitivity of bird species to human pressure, and contrast it with the intactness levels of the existing protected areas, in order to highlight regions where strict intact protected areas are most urgently needed. Taking advantage of the millions of field records collated through the eBird citizen science platform, we focused on the American continents as a study region. We first measured the sensitivity of 2,550 breeding species by modelling how their abundance responds to increasing levels of human footprint, and then inferred the sensitivity of the remaining 1,874 species from their traits. Again using human footprint, we evaluated the intensity of protection across the study area, defined as the coverage of intact protected habitats (i.e., within protected areas and with human footprint < 4). Using ecoregions as spatial unit, we contrasted spatial patterns in species sensitivity with protection intensity, in order to identify regions with a critical mismatch between the two. In addition, we identified species that are highly sensitive to human

pressure but have very little coverage by intact protected habitats and thus need immediate conservation efforts. Finally, we analysed these results in the light of recent trends in human footprint to understand if the mismatches between species sensitivity and species coverage by intact protected areas are improving or worsening.

2. Methods

2.1 Study area

We focused on the American continents given their large concentration of bird observations and wide ecological variation (major latitudinal gradients, representing all major biomes). We analysed data across the Americas, delimited by the 325 terrestrial ecoregions from Olson et al. (2001) that are located in these continents and are covered by human footprint maps (see Figure 2).

2.2 Bird data

2.2.1 Species distribution and abundance data

We used bird data from eBird (Sullivan et al., 2014), a unique online platform gathering millions of bird observations across the globe, which consists in opportunistic and unstructured data collection. However, as observers report their observations in checklists, providing information on their sampling effort, eBird data can be transformed into a dataset enabling estimates of indices of relative abundance (Sullivan et al., 2009). We used the dataset released in October 2019 (eBird, 2019).

2.2.1.1 Building a standard abundance dataset

We filtered the dataset following guidelines provided by the eBird team (Sullivan et al., 2009; Strimas-Mackey et al., 2020), very similarly to the data filtering process described in Cazalis et al. (2020). We restricted our dataset to recent (2010-2019) observations, in order to increase synchronisation between bird records and landscape data. We kept only checklists for which observers certified having reported all species identified, thus obtaining an abundance dataset that includes non-detections. Furthermore, we filtered checklists based on sampling effort and protocol to include only comparable checklists. Specifically, we kept only checklists that reported a duration of sampling between 0.5-10 hours and less than 5 km distance travelled arising from: the 'Stationary Points' protocol (i.e., the observer did not move during sampling); the 'Travelling' protocol (i.e., the observer moved during sampling); or 'Historical counts' (if they included information on duration and distance travelled). We removed protocols targeting particular taxonomic groups (e.g., wader surveys, nocturnal protocols) or using specific methods (e.g., banding).

Pseudo-replication of records in the database may occur when several observers are birding at the same place at the same time. To eliminate these records, we first used the *auk_unique* function from the '*auk*' package (Strimas-Mackey et al., 2017), specifically designed to process eBird data. This function combines checklists that several observers reported under the same sampling event (e.g., two observers birding together and each reporting a checklist) in order to

create a single checklist for each sampling event, by combining species detected by both observers. The number of observers of checklists, which increases the detection probability, will be controlled for in further analyses. Second, because even observers who are not birding together can create pseudo-replication if they overlap in space and time, whenever several checklists were less than 5 km apart on the same day we randomly and sequentially selected one checklist.

We excluded from the dataset disapproved observations (which correspond to exotic, escaped or feral individuals), as well as domestic species, but we kept in the dataset established invasive species. Using the *auk_rollup* function from the 'auk' package, we removed subspecies details, enabling us to have all observations at the species level. We also excluded marine species, defined as species with 'sea' or 'coastal' as primary habitat (cf. Bird species traits section).

For each eBird observation, observers can provide an abundance value but are allowed to report "X" individuals if they did not count them. This was the case for about 4% of observations, which we excluded (given that they cannot be used as abundance in models; i.e., they were treated as NA values).

2.2.1.2 Alignment with BirdLife International taxonomy

The bird taxonomies used by eBird and BirdLife International do not match perfectly. As we use BirdLife International distribution maps in the analyses, we aligned the former with the latter by: (1) replacing the species name used in eBird by the one in BirdLife International whenever names have simply changed without taxonomical change; (2) merging different eBird species (and summing their local abundance, if applicable) whenever they have been lumped in the BirdLife International taxonomy; and (3) splitting single eBird species that correspond to multiple species in the BirdLife International taxonomy, using species distribution maps (see Cazalis et al. (2020) for more details).

2.2.1.3 Accounting for observer expertise

Even when the sampling protocol is similar, eBird checklists may greatly differ because of the important heterogeneity in observers' experience, skills, behaviours, and equipment (hereafter merged under the term 'observer expertise'). To ensure a minimum level of expertise, we only considered observations made by observers who reported ≥ 50 checklists, encompassing ≥ 100 species during the study period (2010-2019). In addition, we calculated an index of individual observer expertise that we included as control variable in all subsequent analyses using eBird data. This index (closely related to the one calculated in Cazalis et al. (2020), following Kelling et al. (2015) and Johnston et al. (2018)), uses a mixed model with random effect on observers to estimate the log-scaled number of species each observer is expected to report in an average sampling event (see details in Supplementary Methods 1).

2.2.1.4 Restriction to breeding season and grounds

We filtered observations to focus on records of potential breeding individuals, by restricting records available to the breeding season and within the species' breeding grounds. We focused on the breeding season because this is when most species are the most territorial and discriminant in terms of habitat requirements (Zuckerberg et al., 2016). As breeding season varies with latitude,

and no adequate information was available per species, we inferred the broad breeding season across all species based on the temporal distribution of records coded as 'breeding' in the eBird database (e.g., between 6th April and 9th August for latitudes 50°N to 60°N; all year round for latitudes 10°S to 10°N; see Supplementary Methods 2). Within these dates, we then focused on observations made in the breeding grounds of each species, based on BirdLife International's distribution maps (BirdLife International and HBW, 2019) considering only polygons where the species is likely present (excluding Presence coded as 'Extinct' or 'Possibly Extinct') and breeding (including only Seasonality coded as 'Resident' or 'Breeding season'). We considered a species absent if it was not reported in the checklists that were made during the inferred breeding season and within the breeding range of the species.

The final dataset consisted of 59,584,398 observations, structured into 3,449,486 checklists made by 44,013 observers and representing 4,146 species.

2.2.2 Bird species traits

For each species, we obtained data on eight traits: four categorical (primary habitat, primary diet, migratory status, and taxonomical order), and four continuous (body mass, specialisation, quantitative Red List status and breeding range size in the Americas). Trait data came from two sources: the trait database BirdBase, and BirdLife International datasets.

2.2.2.1 Data from BirdBase

BirdBase is a regularly updated global database of the ecology and life history traits of the world's bird species described in Şekercioğlu et al. (2004) and in Şekercioğlu et al. (2019). We extracted from it the species' primary habitat, structured into 10 classes (after exclusion of 'coastal' and 'sea' species): Artificial, Deserts, Forests, Grasslands, Riparian, Rocky, Savannahs, Shrublands, Wetlands, Woodlands. Primary diet consisted of 8 classes (after combining 'Carnivore', 'Scavenger' and 'Vertebrate' under the 'Carnivorous' category; combining 'Plant' and 'Herbivore' under 'Herbivorous' category; and considering the 42 species with an 'unknown' diet as 'Omnivorous'): Carnivorous, Frugivorous, Granivorous, Herbivorous, Insectivorous, Nectarivorous, Omnivorous, Piscivorous. In addition, we obtained from the same dataset: migratory status (strict, partial, or sedentary); body mass; and species taxonomical order (e.g., Accipitriformes, Anseriformes). A specialisation index was calculated for each species based on the number of different habitat [HB] and diet [DB] categories suitable for each species, as in Şekercioğlu (2011): $\log [100 / (HB \times DB)]$. We inferred specialisation and mass values of species for which it was unknown (respectively 43 and 358), by using the mean specialisation and mass of the documented species in the same taxonomic family.

2.2.2.2 Data from BirdLife International

We extracted Red List status of species from BirdLife International (2019), and transformed it into a quantitative variable as: Least Concern (LC) as 1, Near Threatened (NT) as 2, Vulnerable (VU) as 3, Endangered (EN) as 4, and Critically Endangered (CR) as 5 (Butchart et al., 2007). We considered the 6 species for which the Red List status was Data Deficient as LC. We calculated each species' breeding range size (as defined above; from BirdLife International and HBW (2019)), considering

only our study area in the Americas.

2.3 Landscape data

2.3.1 Protected areas

We used spatial protected area data from the World Database on Protected Areas (UNEP-WCMC & IUCN, 2020), following the standard filtering procedure (UNEP-WCMC and IUCN, 2019) that excludes 'Man and Biosphere' reserves, protected areas with no associated polygons and those that are not yet implemented (i.e., we kept only those 'designated', 'inscribed', or 'established').

2.3.2 Human footprint

We used human footprint maps of human pressure in 2000 and in 2013, in raster format at a resolution of ~ 1 km (Williams et al., 2020). These maps are an updated and more complete version of Venter et al. (2016a) data, generated from the combination of 8 human pressure variables: built environments, population density, night-time lights, crop lands, pasture lands, accessibility via roads, railways and navigable waterways.

We assigned to each checklist a value of human footprint in 2013 by calculating the mean value of human footprint in pixels intersecting by at least 1% a buffer around the checklist coordinates (chosen by the observers, often pointing the middle of the route). We considered a buffer of 2.5 km radius, which usually covers the whole area sampled by travelling protocols.

2.3.3 Altitude

We assigned to each checklist an altitude value, calculated as the mean altitude of all pixels from the Global Land One-kilometer Base Elevation raster (National Geophysical Data Center, 1999) intersecting by at least 1% the 2.5 km buffer around the checklist coordinates.

2.3.4 Net Primary Productivity

We assigned to each checklist a value of Net Primary Productivity (NPP), calculated from NASA (2020). We first created a raster calculating for each cell the mean of NPP values from January 2014 to November 2016 (December 2016 data were not available). We then extracted for each checklist, the mean value of each pixel of this raster intersecting by at least 1% the 2.5 km buffer around the checklist coordinates.

2.4 Analyses

We analysed the data to answer four questions: (1) How sensitive are bird species to human footprint? (2) Where across the study area are species the most sensitive? (3) Is current protection intensity matched to the species' needs? (4) Are protected areas retaining intactness over time?

2.4.1 How sensitive are species to human footprint?

2.4.1.1 Direct measure

We directly quantified species sensitivity to human footprint for a subset of 2,550 species, for which we had sufficient data in our filtered dataset, according to three conditions: species with ≥ 200 records with abundance; with $< 20\%$ of their observations reported without abundance (as we removed all observations with 'X' as abundance value); and with distributions crossing a

range of human footprint conditions (i.e., we calculated the 1% and the 99% quantiles of human footprint from checklists sampled within each species distribution and excluded species for which these quantiles differed by < 25). For these 2,550 species, we ran a General Additive Model (GAM) per species modelling the link between local species abundance and human footprint per checklist (assuming a negative binomial distribution of abundance and using the *bam* function (Wood, 2011)). In order to enable a diversity of links, from linear to non-monotonous relations, we used a smoothed term on human footprint, but we constrained the degree of the smoothing function to 6 to avoid very complex functions (see examples of relations in Fig.1). In these models, we controlled for differences in sampling effort (logarithm of sampling duration, logarithm of number of observers, and observer expertise of the most experienced observer), differences in ecological conditions (altitude and net primary productivity, both assuming parabolic responses), and large-scale patterns of spatial autocorrelation (interacting smooth-term with longitude and latitude), with the following structure:

$$Abundance_{species} \sim s(human_footprint, k = 6) + \log(duration) + \log(N_observers) + expertise + altitude + altitude^2 + productivity + productivity^2 + te(longitude, latitude)$$

We then predicted the abundance of the species across a gradient of human footprint ranging from 0 to the maximum value of human footprint observed within the species' distribution, with a step of 0.05 (and fixing duration and expertise to their median values) and extracted the weighted average of this distribution. We measured species sensitivity (the variable used in the following analyses) as the difference between 50 (i.e., maximum human footprint) and this weighted average. High-sensitivity species have an abundance strongly biased towards sites with low human footprint (e.g., *Leuconotopicus borealis*, Fig.1), medium-sensitivity species have an abundance unrelated with human footprint or biased towards medium human footprint (e.g., *Icterus gularis*, Fig.1), low-sensitivity species have an abundance biased towards sites with high human footprint (e.g., *Turdus rufiventris*, Fig.1).

2.4.1.2 Inferred sensitivity for missing species

We used information on traits to generalise from the 2,550 species for which sensitivity could be measured directly to infer the sensitivity of the remaining 1,874 species that breed in the Americas (for a total of $N=4,424$ based on BirdLife International and HBW (2019) distribution maps). To do so, we first linked the measured values of species sensitivity to species traits using a linear model. We included in the model the species' primary habitat, primary diet, specialisation (log-scaled), body mass (log-scaled), quantitative Red List status, breeding range size in the Americas (log-scaled), migration status, and taxonomical order, with the following structure:

$$Sensitivity \sim Primary_Habitat + Primary_Diet + specialisation + \log(Mass) + Red_List + \log(Range) + Migration + Order$$

We then used this model to infer the sensitivity of the remaining species (see details in Supplementary Methods 3). Our measure of species sensitivity cannot be compared in absolute terms to human footprint (i.e., a sensitivity of 30 does not necessarily mean that the species is tolerant to human pressure up to a human footprint of 20). This is due to a very strong bias in sampling towards sites with high human footprint and, more importantly, a complete absence

of sampling events in sites with very low human footprint at every latitude (see Supplementary Methods 4). Accordingly, we use values of measured or inferred sensitivity only in relative terms: to investigate which species are more sensitive than others, and to contrast regions in terms of the average relative sensitivity of their bird species.

2.4.2 Where are species the most sensitive?

For each ecoregion, we extracted from the species' distribution maps BirdLife International and HBW (2019) the list of species whose breeding distribution (as defined above) overlaps at least partially the ecoregion polygon. We defined high-sensitivity species as the 25% most sensitive species across the study area and calculated for each ecoregion the proportion of high-sensitivity species in relation to the total number of breeding bird species in the ecoregion. For context, we also mapped two potential alternative measures of sensitivity per ecoregion: median sensitivity and absolute number of high-sensitivity species.

2.4.3 Is protection intensity matched to species' needs?

2.4.3.1 At the ecoregional scale

We defined the protection intensity of an ecoregion as the proportion of its total area covered by protected areas with intact habitats. This was calculated using the human footprint raster from 2013, and considering as intact those pixels with values < 4 (following Williams et al. (2020)) and as protected those pixels that were $> 10\%$ covered by protected areas. We then studied the correlation between protection intensity and the proportion of high-sensitivity species per ecoregion using the Pearson correlation coefficient and mapped the match between these variables using a bivariate colouring. For comparison, we also mapped two potential alternative measures of protection intensity per ecoregion: protected area extent (the percentage of ecoregion covered by protected areas), and protected area intactness (the average intactness of protected area pixels, defined as the inverse of human footprint).

2.4.3.2 At the species scale

For each high-sensitivity species, we quantified their coverage by intact protected areas. To do so, we created a 0/1 raster of intact protected areas, as a transformation from the 2013 human footprint raster, by assigning the value 1 to each pixel with human footprint value < 4 (i.e., intact habitat) and whose centre fell within a protected area (0 otherwise). Given a pixel size of 1 km^2 , we then calculated the area of intact protected areas per species by summing the raster values of pixels whose centre fell within the species' breeding distribution.

We then assessed whether high-sensitivity species were adequately covered by intact protected areas, by comparing their coverage by intact protected areas against a predefined representation target. For each species, this target was calculated based on a widely-used approach (e.g., Rodrigues et al. (2004a), Maxwell et al. (2020), Butchart et al. (2015)) whereby species with very small ranges ($< 1000 \text{ km}^2$) have a 100% target, those with very widespread ranges ($> 250,000 \text{ km}^2$) have a 10% target, with the target for species with ranges of intermediate size being interpolated between these two extremes. A high-sensitivity species was considered inadequately covered by intact protected areas if the coverage of protected areas falls below the representation target.

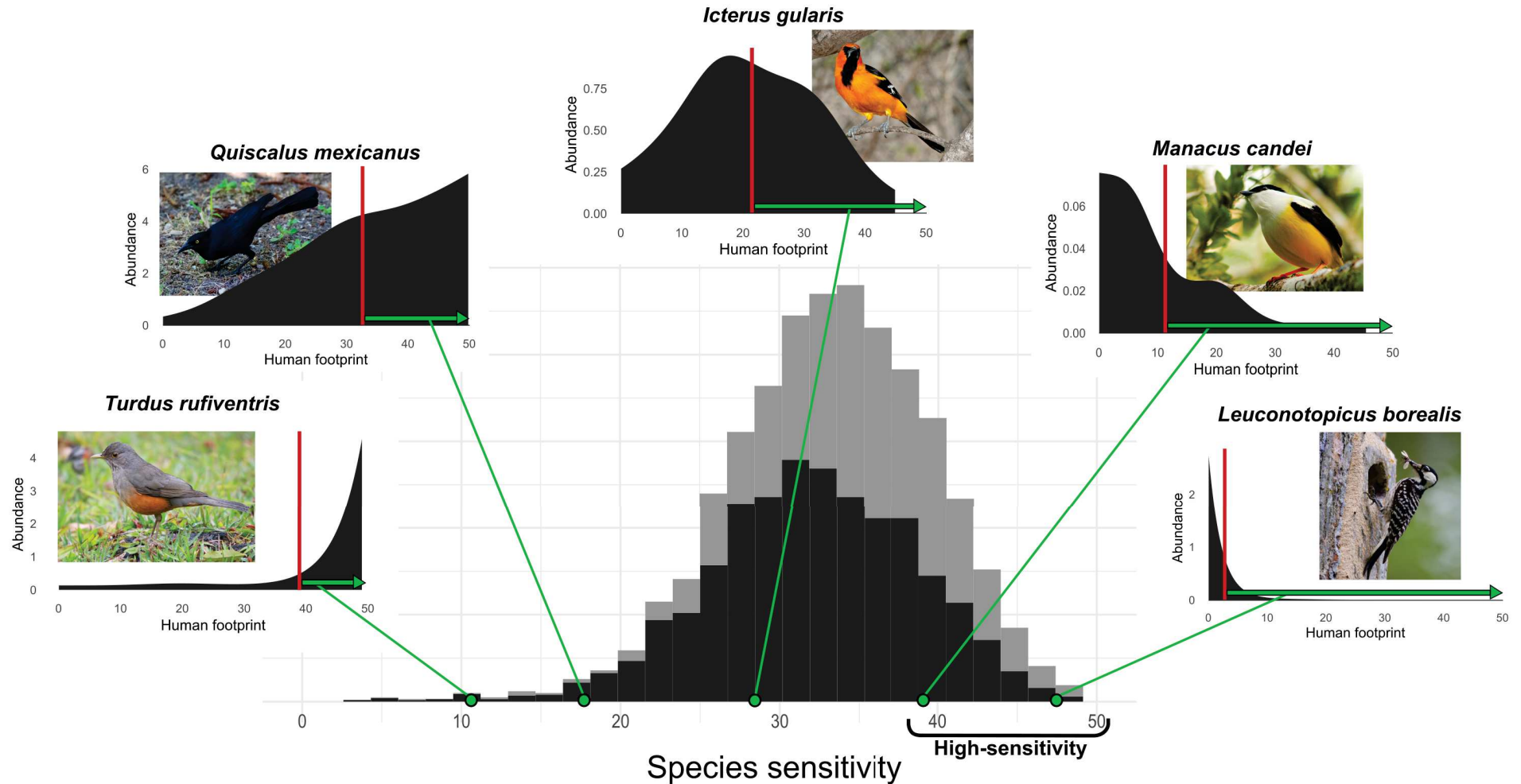


Figure 1 – Frequency distribution of sensitivity values across all 4,424 bird species that breed in the Americas, including species for which sensitivity was measured directly (dark grey, N=2,550) and those for which it was inferred from trait information (light grey, N=1,874). Insets correspond to five example species across a gradient of sensitivity, showing for each: the modelled response of abundance to human footprint; the measure of sensitivity (green horizontal arrow) obtained from the difference between 50 (i.e., the maximum value of human footprint) and the weighted mean value of predicted abundance (red vertical line). High-sensitivity species were defined as the 25% most sensitive species across the study area.

Photo credit: T.r. (Luiz Carlos Rocha, <https://www.flickr.com/photos/luizmrocha/>), Q.m. (BarbeeAnne, <https://pixabay.com/photos/cuba-black-bird-great-tailed-grackle-2555949/>), I.g. (Skeezee, <https://www.needpix.com/photo/download/729995/altamira-oriole-bird-perched-nature-wildlife-songbird-branch-outdoors-birdwatching>), M.c. (David Rodriguez Arias, <https://www.flickr.com/photos/82969027@N04/>), L.b. (Sam D. Hamilton, https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/61/Picoides_borealis_-_Mississippi%2C_USA_-_feeding-8.jpg).

Among the inadequately covered high-sensitivity species, we identified species with minor coverage as those having $< 500 \text{ km}^2$ (or $< 50\%$ of their range for species with a breeding range $< 1000 \text{ km}^2$) of their breeding range covered by intact protected areas. We used the above species characteristics to describe traits associated with minor coverage of species.

2.4.4 Are protected areas retaining intactness over time?

We created a raster of increase in human footprint as the difference between the raster of human footprint in 2013 and the raster of human footprint in 2000. We then calculated, for each ecoregion, the trends in protected area intactness as the mean decrease in human footprint in all pixels intersecting with protected areas by $> 50\%$ (i.e., a positive value means an increase in intactness). We then calculated, across ecoregions, the Pearson correlation coefficient between protected area trends in intactness and the proportion of high-sensitivity species.

3. Results

3.1 How sensitive are species to human footprint?

Across the 4,424 bird species that breed in the Americas, values of sensitivity to human footprint range from 2.88 to 50.0, following a Gaussian distribution with a median value of 33.46 (Fig.1). Species for which we inferred sensitivity from traits present a slightly higher sensitivity than those for which we have measured it directly. High-sensitivity species (defined as the 25% most sensitive species) have sensitivity > 37.64 .

3.2 Where are species the most sensitive?

High-sensitivity species are concentrated in tropical ecoregions, especially along the Andean mountain range and its eastern slopes towards the Amazonian basin, as well as in Central America (Fig.2A). Western North America has slightly more high-sensitivity species than the East.

Measuring the sensitivity of each ecoregion as the number of high-sensitivity species or the median sensitivity of species would have led to similar results, as these two measures are strongly correlated with the proportion of high-sensitivity species (Fig.S6).

3.3 Is protection intensity matched to species' needs?

3.3.1 At the ecoregional scale

Protection intensity (i.e., coverage by intact protected areas) is highest in ecoregions covering the Amazonian basin, Boreal regions, Western North America, and Patagonia (Fig.2B), all of which combine relatively high protected area extent and high protected area intactness (Fig.S5). Conversely, protection intensity is low in Central and Eastern North America, in temperate latitudes of South America as well as the non-Amazonian part of Brazil (Fig.2B). Protection intensity is not correlated with the proportion of high-sensitivity species in the ecoregion ($coef = 0.044$, $P = 0.424$; Fig.2C-D). Areas with high proportion of high-sensitivity species but low protection intensity ($< 5\%$) concentrate in tropical ecoregions, especially in the tropical Andes, Venezuela Coastal Range, Central America, and the Cerrado savannahs of Brazil (red in Fig.2C). These ecoregions mainly correspond to tropical forest biomes (Tropical and Subtropical

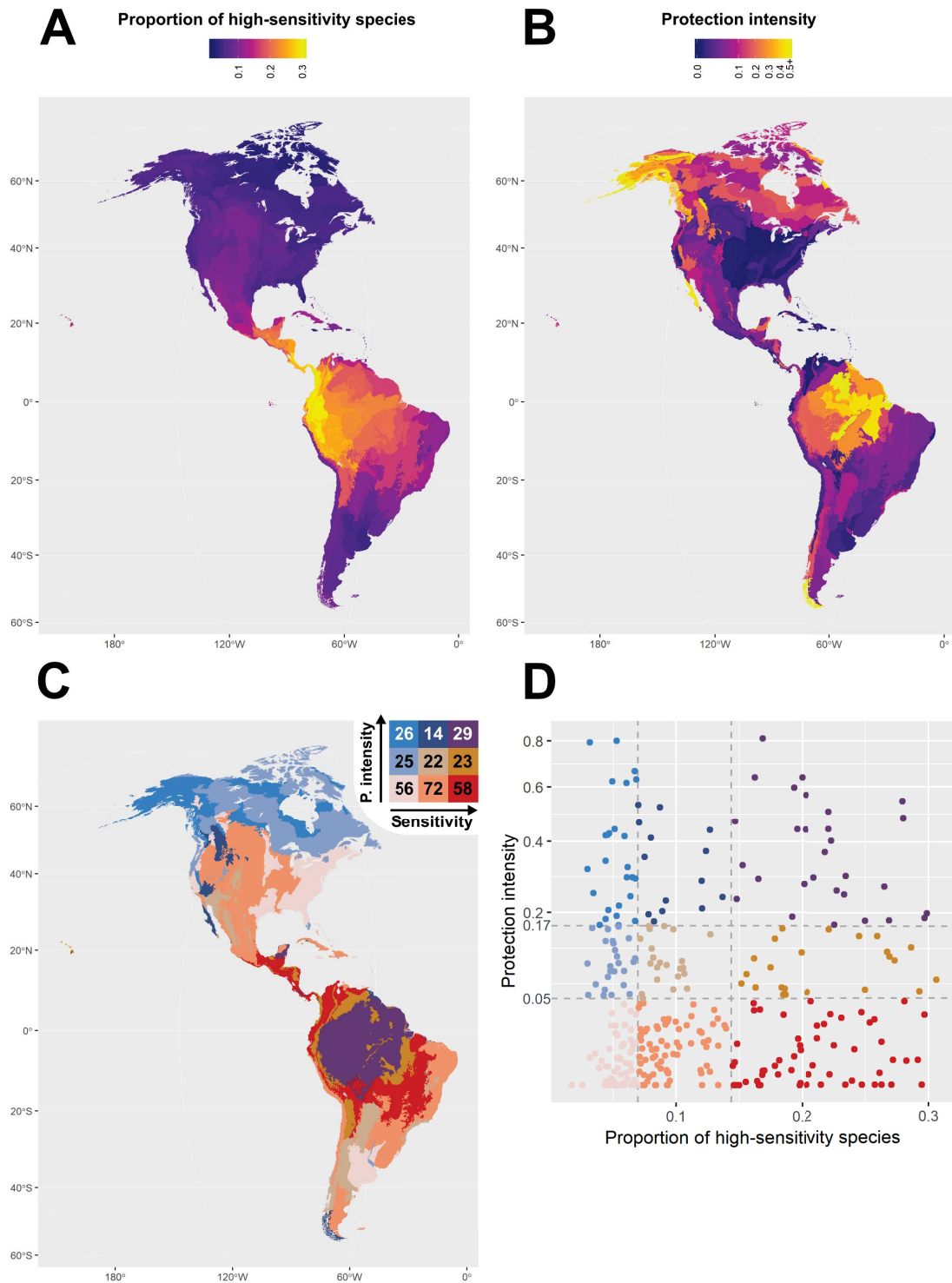


Figure 2 – Spatial patterns in the proportion of high-sensitivity bird species, of protection intensity and the relationship between the two. (A) Proportion of high-sensitivity species (the 25% most sensitive) per ecoregion. (B) Protection intensity per ecoregion (proportion of each ecoregion covered in intact protected areas, i.e., with a human footprint < 4). (C) Spatial pattern of the relationship between the proportion of high-sensitivity species and protection intensity. (D) Scatterplot of the relationship between the proportion of high-sensitivity species and protection intensity. The bivariate colour scale used in both is built by cutting proportion of high-sensitivity into terciles and protection intensity into $[0; 0.05]$, $[0.05; 0.17]$, $[0.17; 1]$ (dashed lines in D).

Moist broadleaf forests (N = 22), Tropical and Subtropical Dry broadleaf forests (N = 15), Tropical and Subtropical Coniferous forests (N = 3), and Mangroves (N = 7)) but also include Montane Grasslands and Shrublands (N = 6), Deserts and Xeric Shrublands (N = 3), Tropical and Subtropical Grasslands, Savannas and Shrublands (N = 1) and Flooded Grasslands and Savannas (N = 1; Fig.3; Olson et al. (2001)).

Additionally, 23 ecoregions have medium protection intensity (i.e., 5 – 17%) and high proportion of high-sensitivity species, and are also found in tropical areas (caramel in Fig.2C-D), and in Montane Grassland and Shrublands ecoregions (Fig.3). Ecoregions with medium sensitivity and low protection intensity are mainly found in the centre of North America’s temperate grasslands and in the Caribbean (salmon in Fig.2C-D).

Conversely, the eastern slopes of the Andes and the Amazonian basin have ecoregions with high proportion of high-sensitivity species while being relatively well covered by intact protected areas (purple in Fig.2C-D; 29 ecoregions), which mainly belong to Tropical and Subtropical Moist Broadleaf forest biome and Mangroves biome (Fig.3).

Here we measured protection intensity as the proportion of intact protected areas, but neither the total extent of protected areas nor the median intactness of protected areas per ecoregion better correlate with the proportion of high-sensitivity species (Supplementary Figure S6).

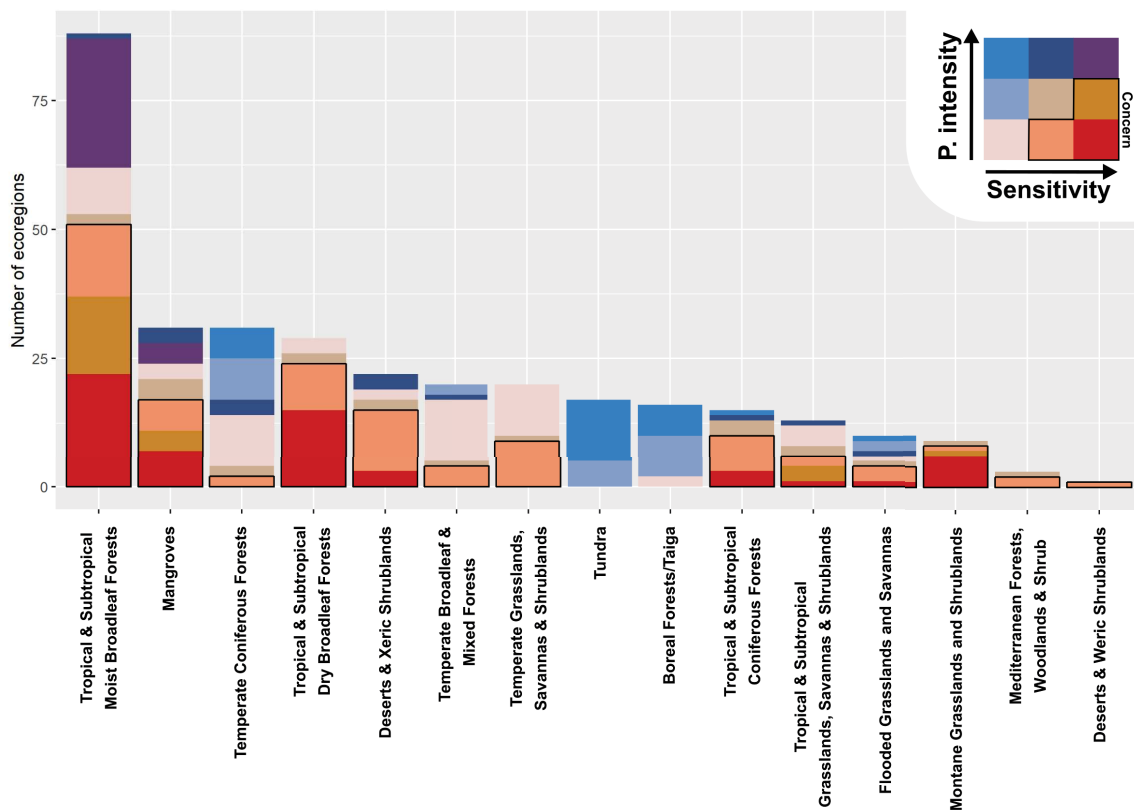


Figure 3 – Biome distribution of the match between protection intensity and proportion of high-sensitivity bird species per ecoregion. Biome names and classification from Olson et al. (2001). Colours as in Fig.2.

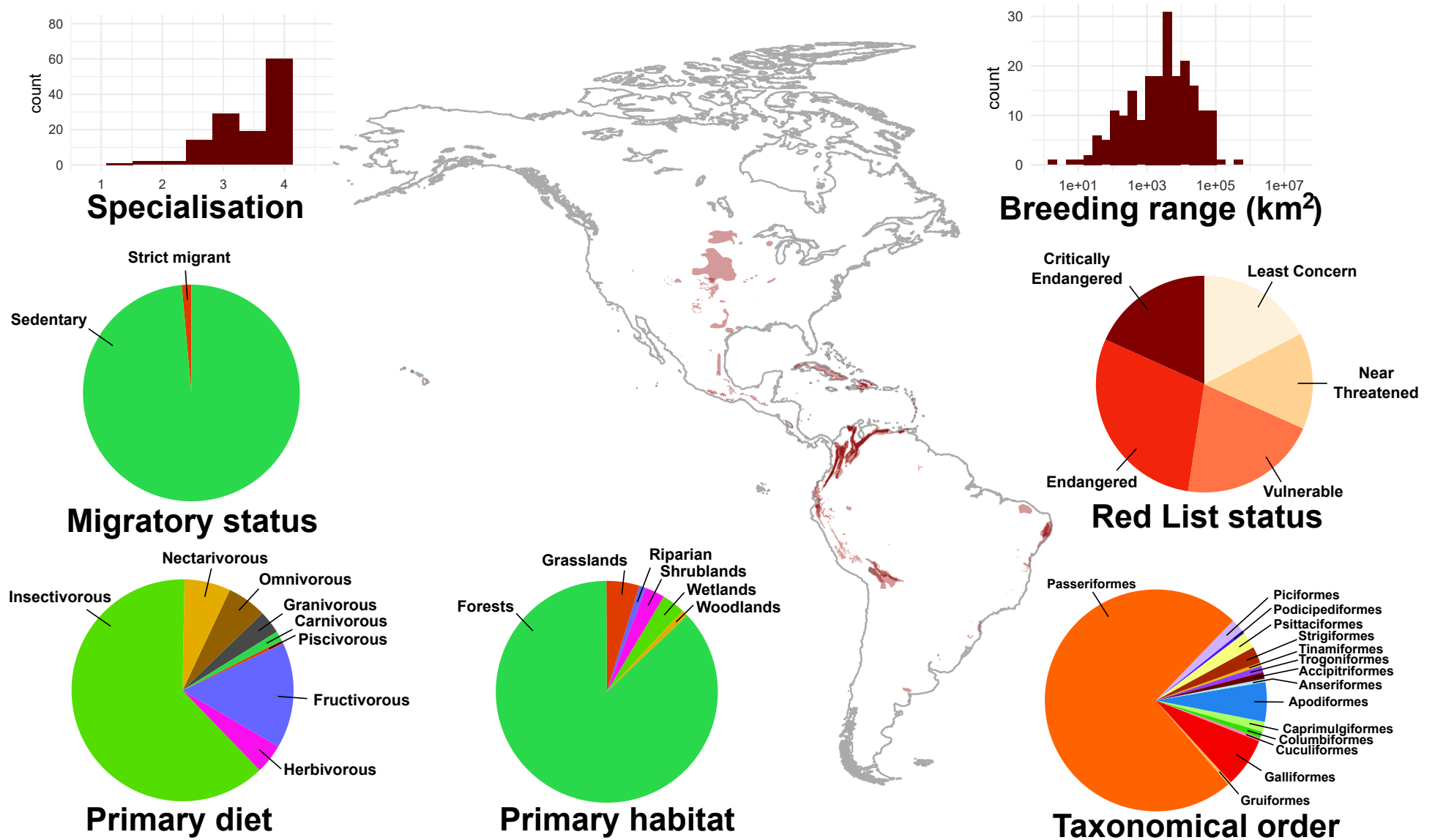


Figure 4 – Spatial and characteristics distribution of the 208 high-sensitivity species with minor coverage by intact protected areas. Species with minor coverage were defined as those having $< 500 \text{ km}^2$ (or $< 50\%$ of their range for species with a breeding range $< 1000 \text{ km}^2$) of their breeding range covered by intact protected areas.

3.3.2 At the species scale

Among the 1,106 high-sensitivity species, 825 (74.6%) are inadequately covered by intact protected areas and, among them, 208 species have minor coverage of their breeding range by intact protected areas. Species with minor coverage are mainly found in the tropical Andes, Venezuela Coastal Range, Central America, Caribbean, and Northern Atlantic Forest (Fig.4). They are mainly sedentary and threatened species with small range and high specialisation. They have diverse habitat preferences (mainly forest species) and diet preferences (mainly eating invertebrates and fruits) and belong to 14 taxonomical orders (Fig.4).

3.3.3 Are protected areas retaining intactness over time?

Between 2000 and 2013, protected area intactness decreased in 161 ecoregions concentrated in South and Central America, was stable (i.e., change < 0.1) in 114 ecoregions, and increased in 50 ecoregions mainly found in North America (Fig.5). Trends in protected area intactness are negatively correlated with the proportion of high-sensitivity species ($coef = -0.22$, $P = 6.10^{-5}$; Fig.5). Indeed, 108 out of 146 (74%) ecoregions with more than 10% of high-sensitivity species have seen their intactness decrease by more than 0.1.

4. Discussion

Breeding bird species in the Americas vary widely in their sensitivity to human pressure, as evidenced by the diversity of the relationship between abundance and human footprint (Fig. 1). This supports previous results finding similarly wide variations (Rosenberg et al., 2019; Clavel et al., 2011; Guetté et al., 2017; Phalan et al., 2011; Williams et al., 2017). Furthermore, this sensitivity (as quantified by the proportion of high-sensitivity species per ecoregion) is highly structured in space, being particularly high in tropical forest ecoregions, especially in the Andes, but also Central America and the Amazonian basin (Fig.2A). These results align with the large literature reporting high sensitivity of tropical forest ecosystems to even low levels of human pressure (Gibson et al., 2011; Barlow et al., 2016). Conversely, we found lower bird sensitivity in high-latitude temperate and boreal ecoregions. This spatial heterogeneity confirms our prediction that the need for highly intact protected areas is not the same everywhere, being particularly crucial to the conservation of bird communities in tropical ecosystems. Conversely, ecoregions with few high-sensitivity species may be more tolerant to less strictly managed, multi-use protected areas, with low to intermediate levels of human pressure. Put in the context of the land sparing/land sharing debate (Green et al., 2005; Phalan et al., 2011; Williams et al., 2017), our results suggest that the best way for reconciling conservation and socio-economic targets varies across regions, with a stronger need for land sparing strategies in the tropics, while land sharing may be more suitable in temperate and boreal ecosystems (at least when it comes to conserving bird species). This said, it is worth noting that we found high-sensitivity species in each one of the 325 ecoregions analysed (from 1 in the 'Aruba-Curacao-Bonaire cactus scrub' ecoregion to 393 species in the 'Northern Andean páramo'; median = 22, average = 58 species). Accordingly, the protection of at least some intact habitat is crucial at all latitudes in order to ensure the long-term persistence of all bird diversity.

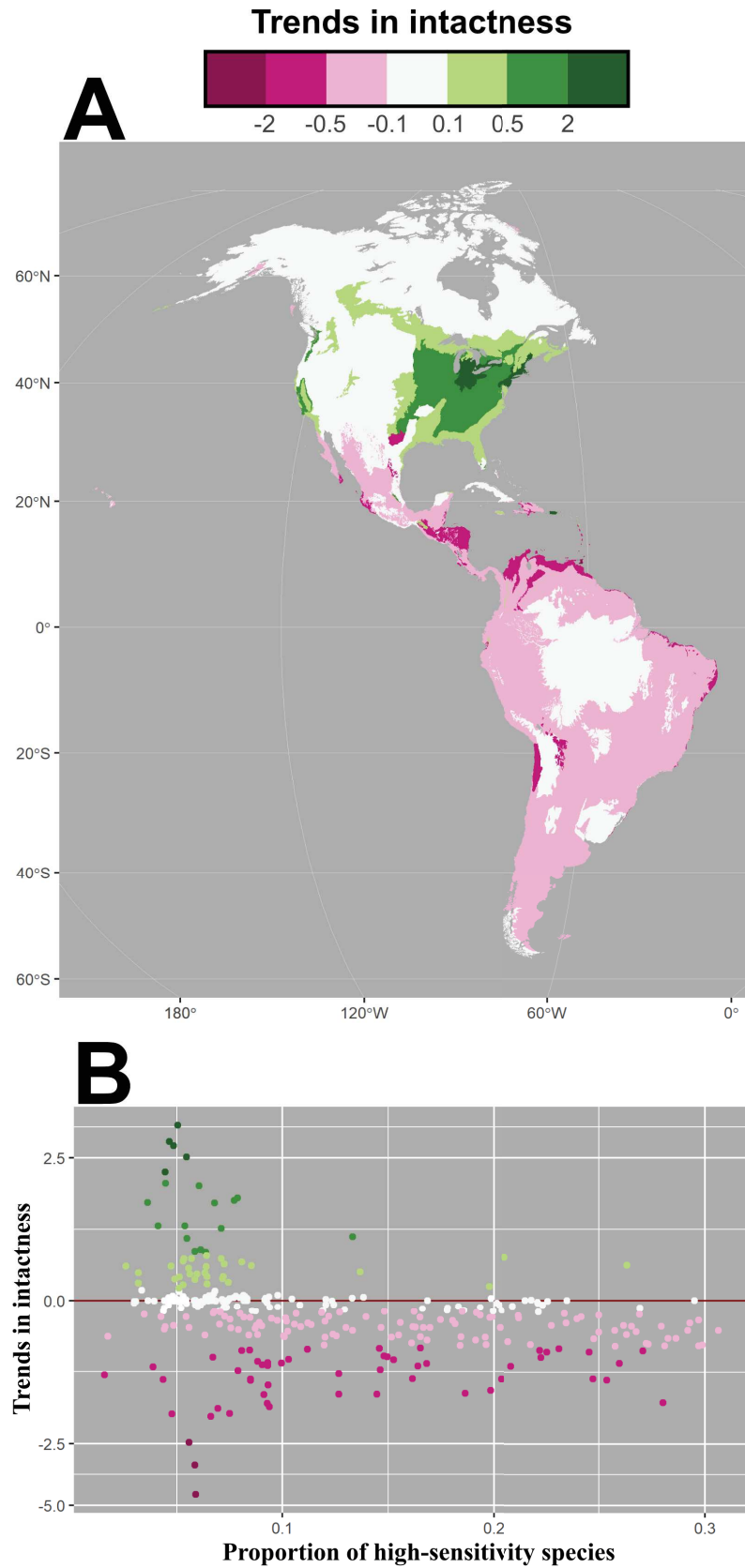


Figure 5 – Trends in protected area intactness (i.e., opposite to human footprint increase within protected areas) between 2000 and 2013. (A) Spatial patterns of trends in intactness per ecoregion (green shades showing improvement and rose degradation). (B) Correlation between trends in intactness and the proportion of high-sensitivity species per ecoregion.

Protection intensity (as quantified by the proportion of each ecoregion covered by intact protected areas) is also highly heterogeneous, ranging from 0% in 38 ecoregions to 81% in Amapá mangroves. It is furthermore highly structured in space (Fig.2B), with higher protection intensity in Amazonian and some higher latitude ecoregions (Boreal and Patagonian) that combine both low average human footprint and relatively high levels of protected area coverage. Unfortunately, protection intensity does not correlate with the distribution of high-sensitivity species. This is consistent with previous work that also found no correlation between the location of protected areas and species' conservation needs (as measured by the presence of threatened species), and evidence that protected areas are often created in sites of low economic interest (Venter et al., 2018; Jenkins et al., 2015). This lack of correlation translates into a concerning lack of protection intensity (< 5% of intact protected areas) in 58 ecoregions that host a large proportion of high-sensitivity species (red in Fig.2C). Again these are focused in tropical forest biomes, but they concern particularly regions with high levels of plant endemism and which have already lost most (> 70%) of their native habitats, previously identified as global Biodiversity Hotspots (Myers et al., 2000; Mittermeier et al., 2004). Indeed, 49 of these 58 ecoregions overlap a Hotspot by > 90% (Tropical Andes, Tumbes-Chocó-Magdalena, Mesoamerica, Cerrado), and many (in the Tropical Andes and Central America) overlap regions identified as priorities for the expansion of the global network of protected areas (Rodrigues et al., 2004a; Butchart et al., 2015).

A complementary perspective is obtained by analysing mismatches between sensitivity and protected area coverage at the species level. We identified 208 high-sensitivity species whose distributions have only minor coverage by intact protected areas. This includes species not covered by any protected areas (Maxwell et al., 2020) as well as those whose distributions include protected areas in transformed landscapes. Either way, these are species in need of strict protected areas but not benefiting from them, and indeed most are at risk of extinction (68% threatened, 14% Near Threatened; Fig.4). Their distributions point to similar Biodiversity Hotspots as highlighted above, but also including the Atlantic Forest and the Caribbean, and adding North American temperate grasslands and shrublands. All of these are regions where the original habitat has already been highly transformed and fragmented (Williams et al., 2020), and where conservation of the remaining intact patches is therefore key, alongside ecological restoration where intact habitats are too scarce (Bull et al., 2020; Benayas et al., 2009).

Worryingly, we found that ecoregions with higher proportion of high-sensitivity species have experienced a faster degradation in the intactness of their protected areas, indicative of a growing mismatch between species needs and availability of intact protected habitats (Fig.5). Previous studies had already raised stark warnings regarding the mounting human pressure within protected areas (Jones et al., 2018; Geldmann et al., 2014, 2019), through ongoing habitat loss and degradation (Spracklen et al., 2015; Cuenca et al., 2016; Bruner et al., 2001; Moore et al., 2017). Here we show that these trends are faster precisely where they are the most dangerous: in regions where species need intact habitats the most.

Overall, our results show that the protected area network in the Americas is currently not able to meet its goal of achieving the long-term conservation of nature (UNEP-WCMC, IUCN and

NGS, 2020) given the mismatches we highlight between species conservation needs in terms of intact habitats and the coverage of these habitats by protected areas. Our results provide specific guidance for expanding and reinforcing this network: by prioritising the protection of intact habitat in ecoregions with high species sensitivity but low (current) protection intensity, as well as its restoration where very little habitat remains. With these ecoregions located in several countries with limited economic resources, international cooperation is key to meeting this goal.

More broadly, we recommend that species sensitivity is taken into account when possible in future analyses of the effectiveness of protected areas in terms of covering species, including in reporting towards policy goals (SCBD, 2010). Indeed, previous analyses focused on simple coverage of species' range (e.g., Rodrigues et al. (2004a), Butchart et al. (2015), Maxwell et al. (2020)) can grossly overestimate the actual protection levels of high-sensitivity species. For instance, Butchart et al. (2015) found that the Critically Endangered Santa Marta wren, *Troglodytes monticola*, is protected in 99.7% of its range, and thus consider this species as adequately covered. Yet we found that none of these protected areas include intact habitat (their human footprint ranges from 5 to 16, mean = 7.3) for this high-sensitivity species (sensitivity = 41). Our approach for calculating high sensitivity requires field information on species' responses to human pressure. Even though these data are not available for the vast majority of species in most regions, citizen science datasets (e.g., eBird, iNaturalist) are creating increasingly large datasets that are being brought together through data sharing platforms (e.g., GBIF). Treating these datasets poses challenges given the lack of standardization in data collection. But these challenges can be overcome when the datasets become sufficiently large to control for confounding factors. Furthermore, we foresee that some of the general patterns obtained here – in particular that tropical species are particularly sensitive to human pressure – are generalizable to other regions and to other taxa.

Supplementary materials

Supplementary methods

1) Calculating observer expertise scores

Following Cazalis et al. (2020), we calculated an index of observer expertise for each observer with sufficient experience (i.e., who reported ≥ 50 checklists for a total of ≥ 100 species in the Americas during the study period). This index was calculated using a different filtering process than the one used in the analyses. We kept only checklists that reported all species detected, observations from 2010-2019, excluding disapproved observations. We did not restrict the dataset based on protocol type or sampling effort.

For any given observer, we calculated the index of observer expertise as the log-scaled number of species an observer is expected to report in average during a standard sampling event. Usually this is done by running a mixed-effects model with the richness of each checklist as the response variable, with sampling effort and ecological drivers of species richness as explanatory variables, and with observer as a random effect. In this study, because of computing limitations, we split this calculation into two models: first we fit a GAM assuming a negative binomial distribution (using function `bam` from the 'mgcv' package (Wood, 2011)) with the following structure:

$$species_richness \sim protocol_type + number_observers + s(duration) + s(starting_time) + te(longitude, latitude, Julian_day),$$

with *starting_time* the time at which the sampling event started, *s()* a smoothed term enabling complex relation between variables, and *te()* an interacting smooth terms enabling here richness to vary across space and time.

We then extracted residuals of this model and used them in a linear mixed-model (using the function `lme` from the 'nlme' package (Pinheiro et al., 2020)) with no explanatory variable and a random effect on observer. Finally, we hypothesised a sampling event under the “Stationary Points” protocol, fixing number of observers, duration, starting time, longitude, latitude and Julian day to their median values. We predicted the log-scaled species richness that should be detected in this hypothetical sampling event according to the GAM, and summed it with the random effect of each observer in order to get our index of observer expertise.

2) Restrict data to breeding season and grounds

In order to broadly restrict our dataset to observations made within species breeding grounds and season, we calculated dates of breeding season, common to all species, depending on latitude. To do so, we studied the temporal distribution of breeding codes that are sometimes associated with eBird observations (1.2% of observations in our dataset [N=1,532,862] had a breeding code). We restricted the breeding codes to those that either correspond to probable breeding or confirmed breeding (i.e., removing codes “Flyover” that do not correspond to a breeding behaviour, nor the codes “In appropriate habitat” and “Singing male” that correspond to possible breeding only), and

looked at their temporal distribution per slices of 10° of latitude (Fig.S1). Based on these graphics, we considered that breeding occurred all year round between latitude -10 and 10 (and thus did not apply any breeding season restrictions to these latitudes) and we restricted to breeding seasons at other latitudes. To do so, we calculated for each latitude slice the circular quantiles at 2.5 and 97.5% of observations with breeding codes (black lines on Fig.S1) using the *circular* package (Agostinelli and Lund, 2017), which are presented in Table S1. We then removed all data collected outside of these boundaries as we expected them to represent species in their wintering grounds or during migration. This first step removed many non-breeding data (e.g., removing all observations made during winter, for resident species in North America) but some remained (e.g., populations of migrating species that winter in North Brazil, where we considered breeding season to cover the whole year). Thus, we further restricted observations to species breeding grounds using BirdLife International distribution maps (BirdLife International and HBW, 2019). We removed every observation made outside the species breeding distribution (i.e., breeding distribution being defined as distribution with Seasonal variable being 1 [resident] or 2 [breeding season only]). Within this distribution, we considered the species absent (abundance = 0) in checklists where the species was not detected and as present (abundance reported in the checklist) otherwise; abundance outside this distribution was set to NA and was not considered in the analysis.

Table S1 – Breeding season per latitude class used to restrict the dataset to the breeding season. These dates were calculated based on eBird breeding codes temporal distribution (see Fig.S1) as the 2.5 and 97.5% circular quantiles of Julian day at which breeding codes have been reported per latitude class, except for 3 tropical classes in which we considered that breeding occurred all year round.

Latitude class	Breeding season start	Breeding season end
(70,80]	152.875	214
(60,70]	97	212
(50,60]	96	221
(40,50]	81	226
(30,40]	57	230
(20,30]	17	249
(10,20]	360	292
(0,10]	0	367
(-10,0]	0	367
(-20,-10]	129.375	94
(-30,-20]	147	83
(-40,-30]	192	73
(-50,-40]	185	77.275
(-60,-50]	235.525	51

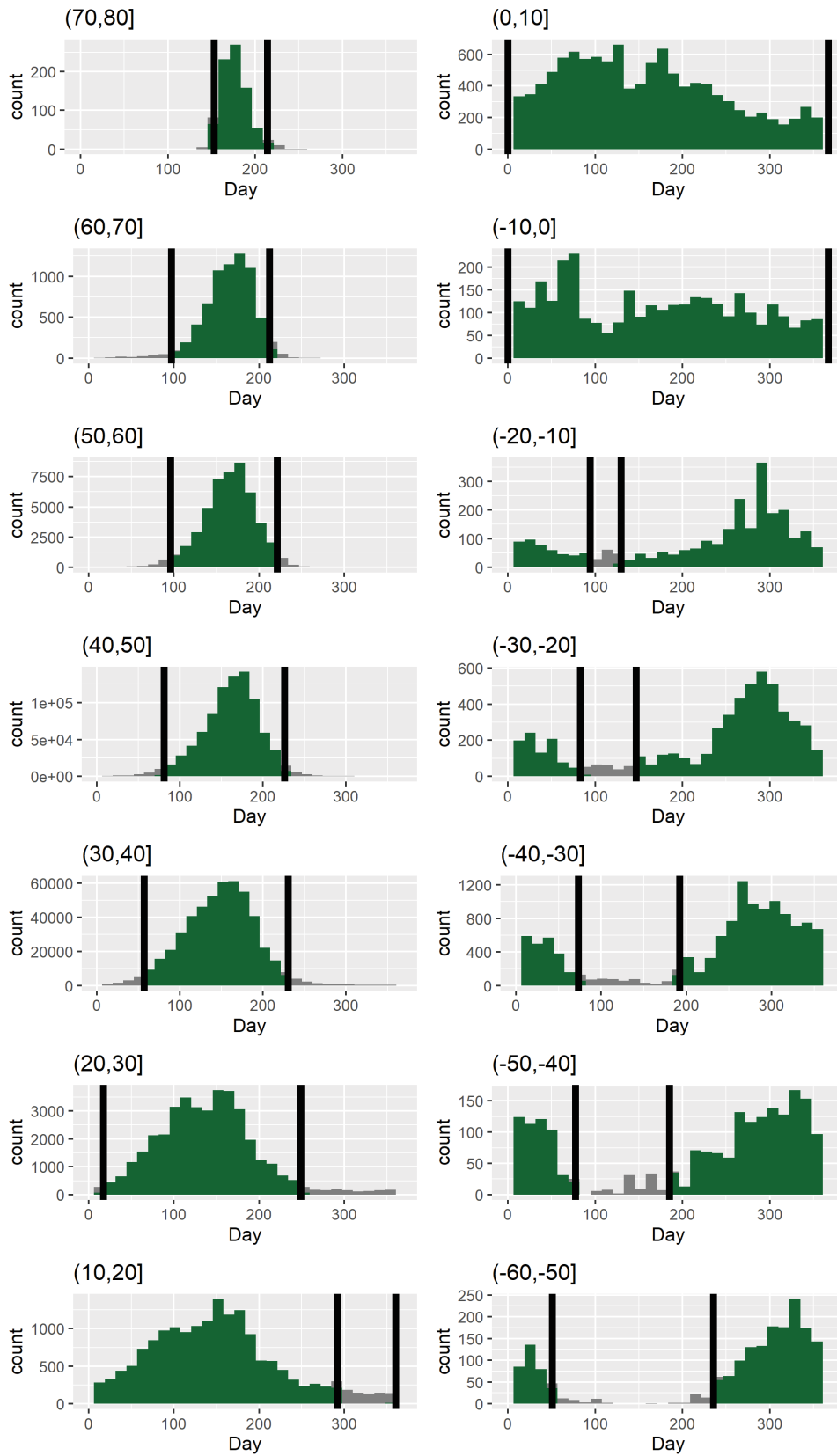


Figure S1 – Temporal distribution of eBird breeding codes per latitude. Vertical lines represent the breeding season as we defined it (i.e., the 2.5 and 97.5% circular quantiles of eBird data with breeding codes; see Table S1) and bar colours shows whether plotted data fall within the breeding season (green) or not (grey).

3) Inferring species sensitivity

In order to estimate the sensitivity of the 1,874 species, among the 4,424 that breed in the Americas, for which we were not able to directly measure sensitivity, we modelled the link between the sensitivity of the 2,550 species for which we measured sensitivity using the following linear model: $Sensitivity \sim Primary_Habitat + Primary_Diet + specialisation + \log(Mass) + Red_List + \log(Range) + Migration + Order$

This model suggests that major habitat significantly affects species sensitivity ($P < 10^{-15}$), with forest, grassland and riparian species being particularly sensitive, while species favouring artificial habitats, deserts, and savannahs being on average less sensitive to human footprint (Fig.S2A). Taxonomical order also greatly influences species sensitivity ($P = 3.10^{-8}$), with Rheiformes, Phoenicopteriformes, and Cariamiformes at highest sensitivity, while Psittaciformes, Podicipediformes, Falconiformes, Columbiformes, Apodiformes, and Accipitriformes showed lower sensitivity (Fig.S2B). Species diet had a slightly significant effect on sensitivity ($P = 0.027$) with high sensitivity for nectarivorous and low sensitivity for granivorous (Fig.S2C). Migration status greatly influenced sensitivity, with sedentary species showing higher sensitivity than strict migrating species than partial migrating species ($P = 9.10^{-6}$; Fig.S2D). Species sensitivity increased with species specialisation ($P < 10^{-15}$, Fig.S2F), decreased with species range size (log-scaled) in the Americas ($P = 0.049$, Fig.S2G), increased with species body mass ($P = 4.10^{-4}$, Fig.S2H), and increased with species quantitative Red List status ($P = 0.049$, Fig.S2E).

Using the estimates of this model, we then inferred sensitivity for the 1,874 bird species for which we were not able to measure sensitivity directly based on their traits and using the R function *predict*. Two species belong to orders that were not represented within the 2,550 species for which we measured sensitivity (respectively Bucerotiformes and Pterocliiformes), we thus assigned to these orders the sensitivity value of the order which sensitivity was median (Caprimulgiformes). This first estimate was biased (as we can see when comparing the measured sensitivity for the 2,550 species that were modelled with the estimate that would arise from model prediction; Fig.S3A) and we thus corrected this first estimate. To do so, we scaled the inferred sensitivity and then reversed the scaling using the measured sensitivity parameters (i.e., multiplying by the standard deviation of measured sensitivity and adding its mean value). We then replaced the few inferred values below 0 by 0 and the few values above 50 by 50. This correction of estimates enabled to correct the bias presented in Fig.S3A, as can be seen in Fig.S3B).

We then used measured sensitivity for the 2,550 species for which we measured it directly and corrected inferred sensitivity for the 1,874 remaining species (see both distributions in Fig.1).

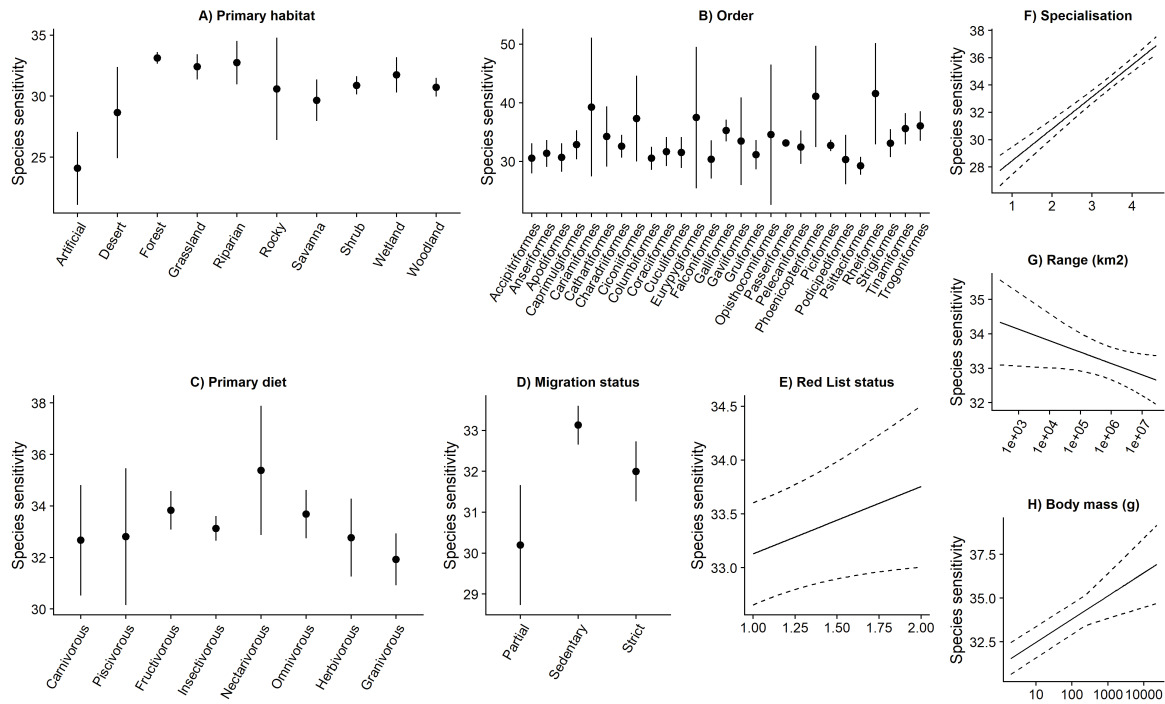


Figure S2 – Species traits effects on sensitivity to human footprint for 7 variables: major habitat (A), taxonomical order (B), diet (C), Migration status (D), Quantitative Red List status (E), habitat specialisation (F), range size in the Americas (G), and body mass (H).

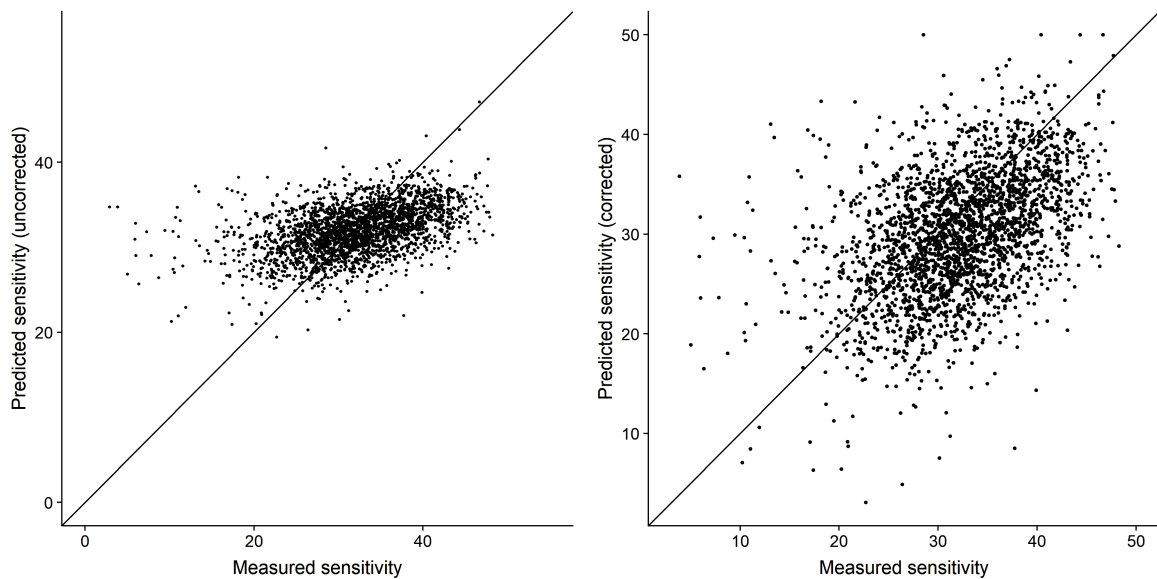


Figure S3 – Inferred sensitivity (left) and corrected inferred sensitivity (right) of the 2,550 species for which sensitivity was directly measured. Correction consisted in scaling the inferred sensitivity, multiplying by the standard deviation of measured sensitivity, adding the mean value of measured sensitivity and finally replacing values below 0 by 0 and values above 50 by 50.

4) Sampling bias towards sites with high human footprint

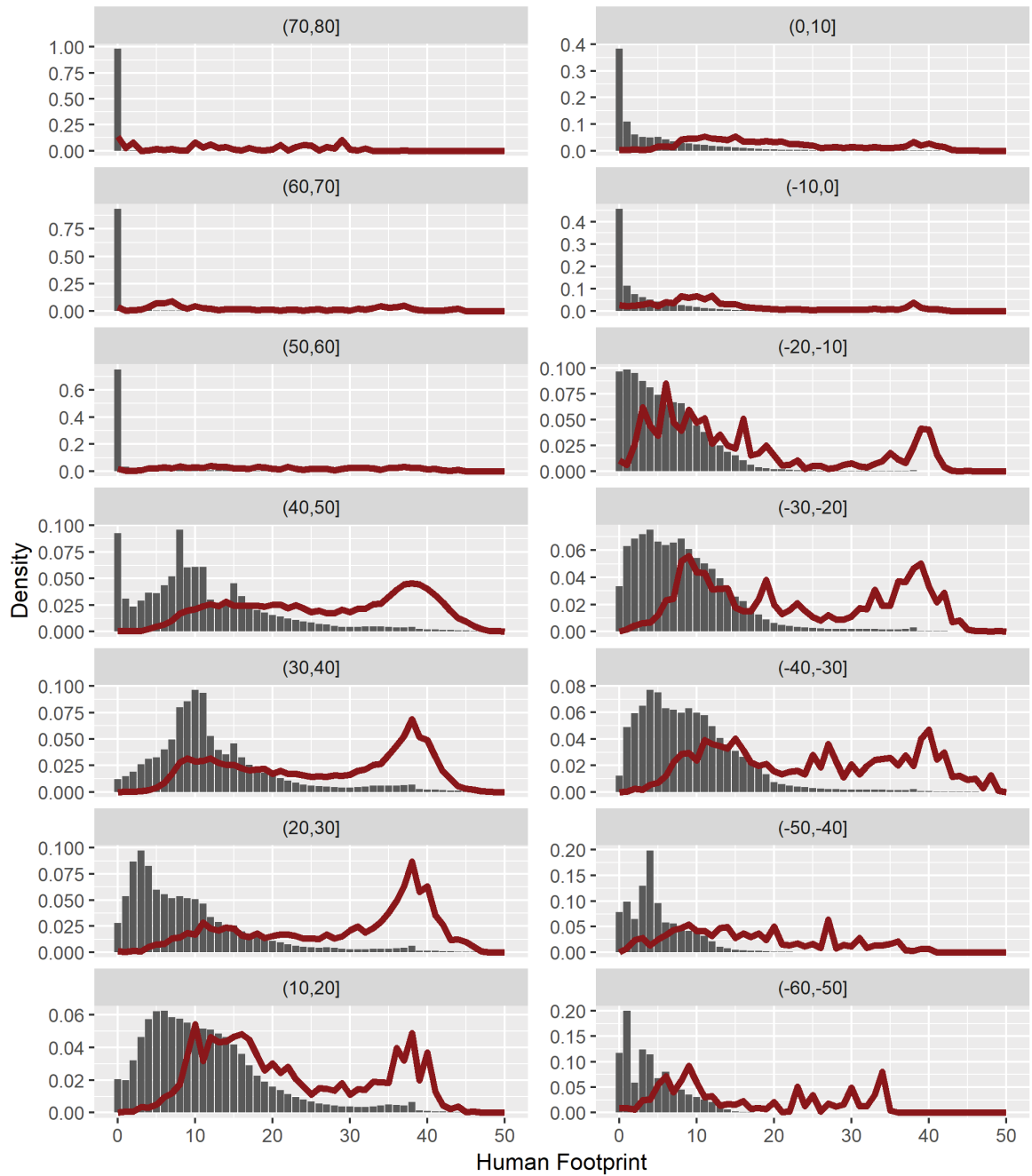


Figure S4 – Distribution of human footprint raster cells (grey bars) compared with distribution of human footprint of checklists buffers (red lines) per 10° latitude slice in the Americas (facets).

Supplementary results

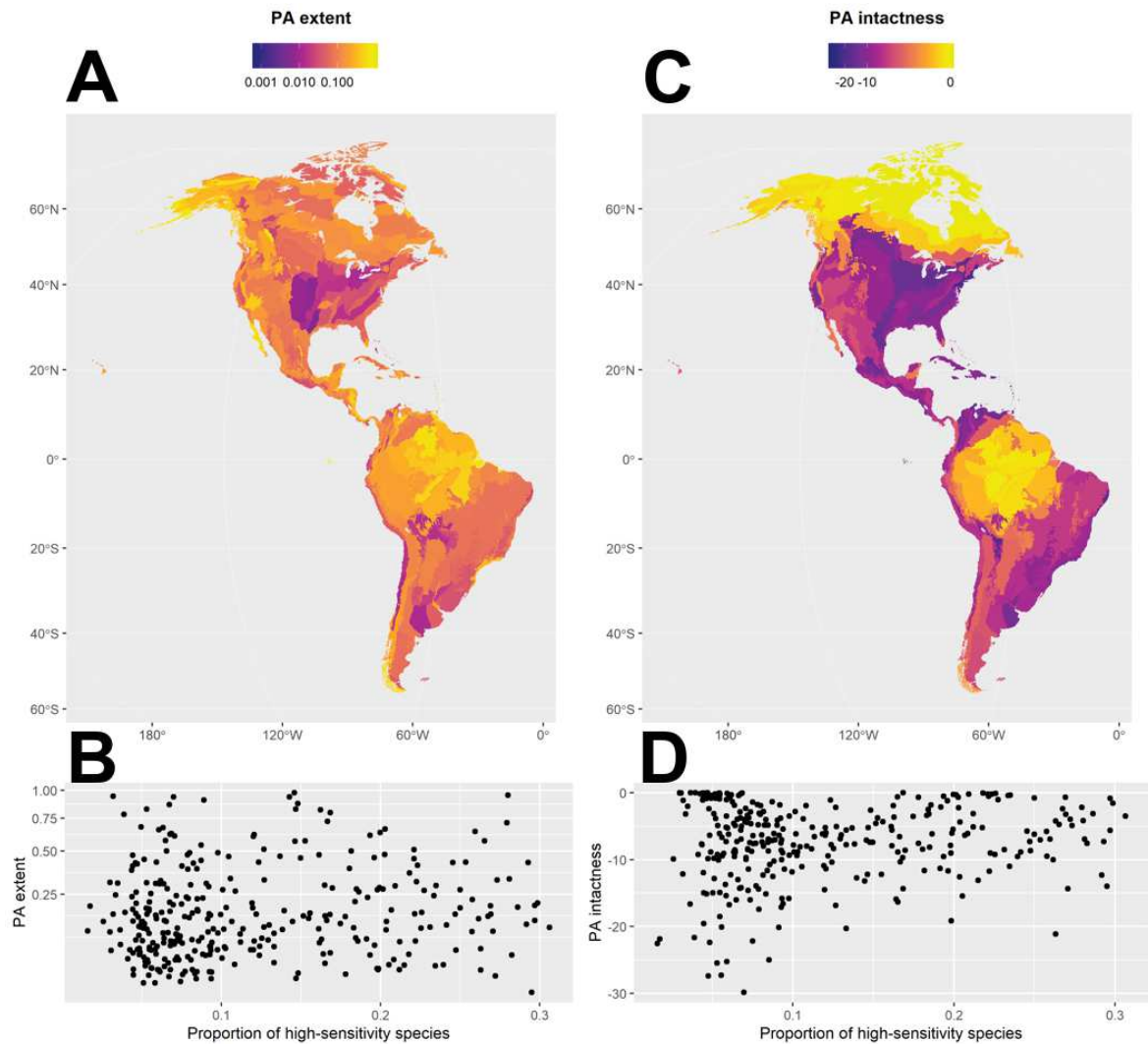


Figure S5 – Distribution of protected area extent (A) and protected area intactness (C) per ecoregion and their correlation with the proportion of high-sensitivity species (B,D). Protected area extent was calculated as the proportion of each ecoregion area that is covered by at least one protected area; protected area intactness was calculated as the opposite to the mean value of human footprint raster cells that were intersecting by > 50% with protected areas.

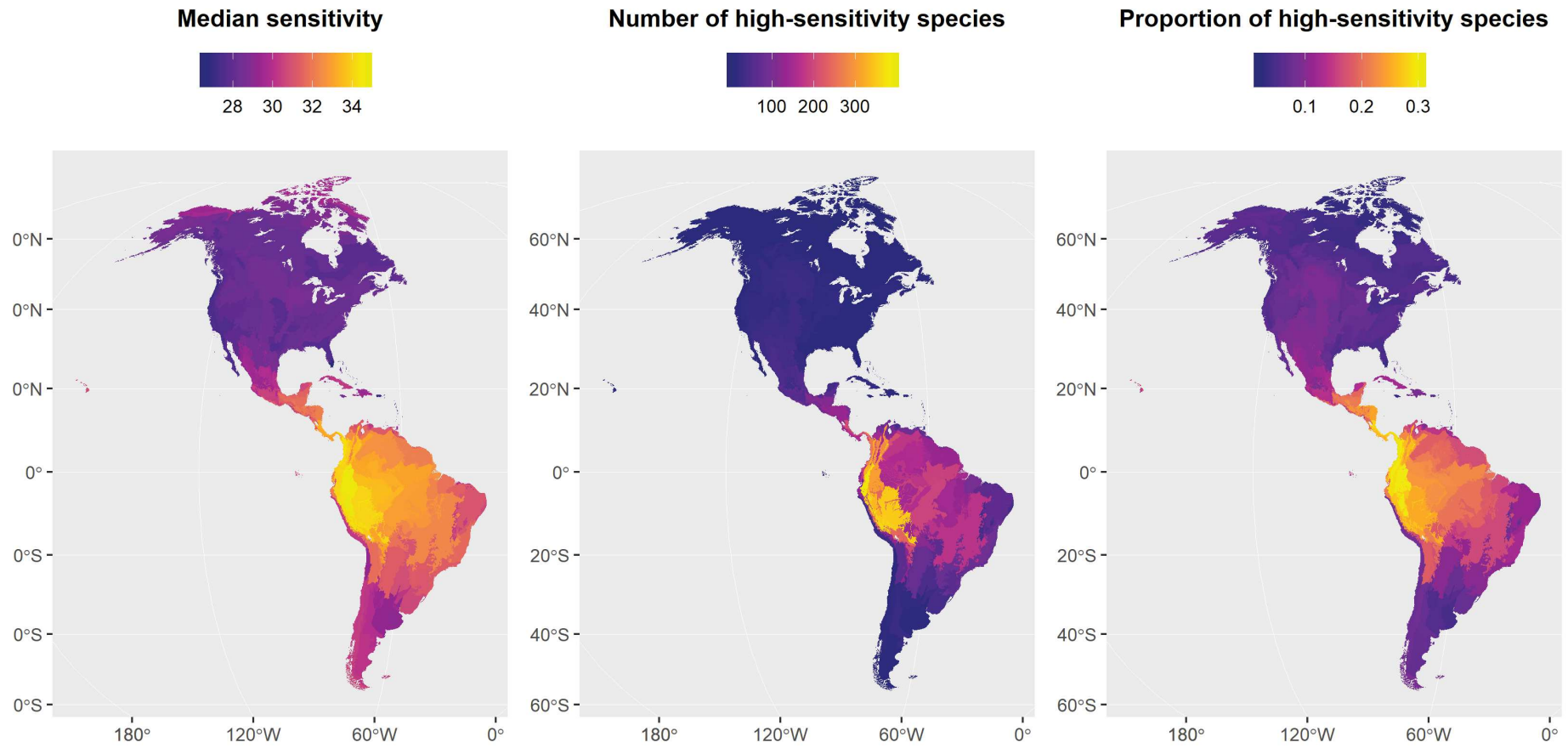


Figure S6 – Spatial distribution of three ecoregion-level metric of sensitivity with (A) the median sensitivity of all species, (B) the number of high-sensitivity species, and (C) the proportion of high-sensitivity species breeding in the ecoregion.

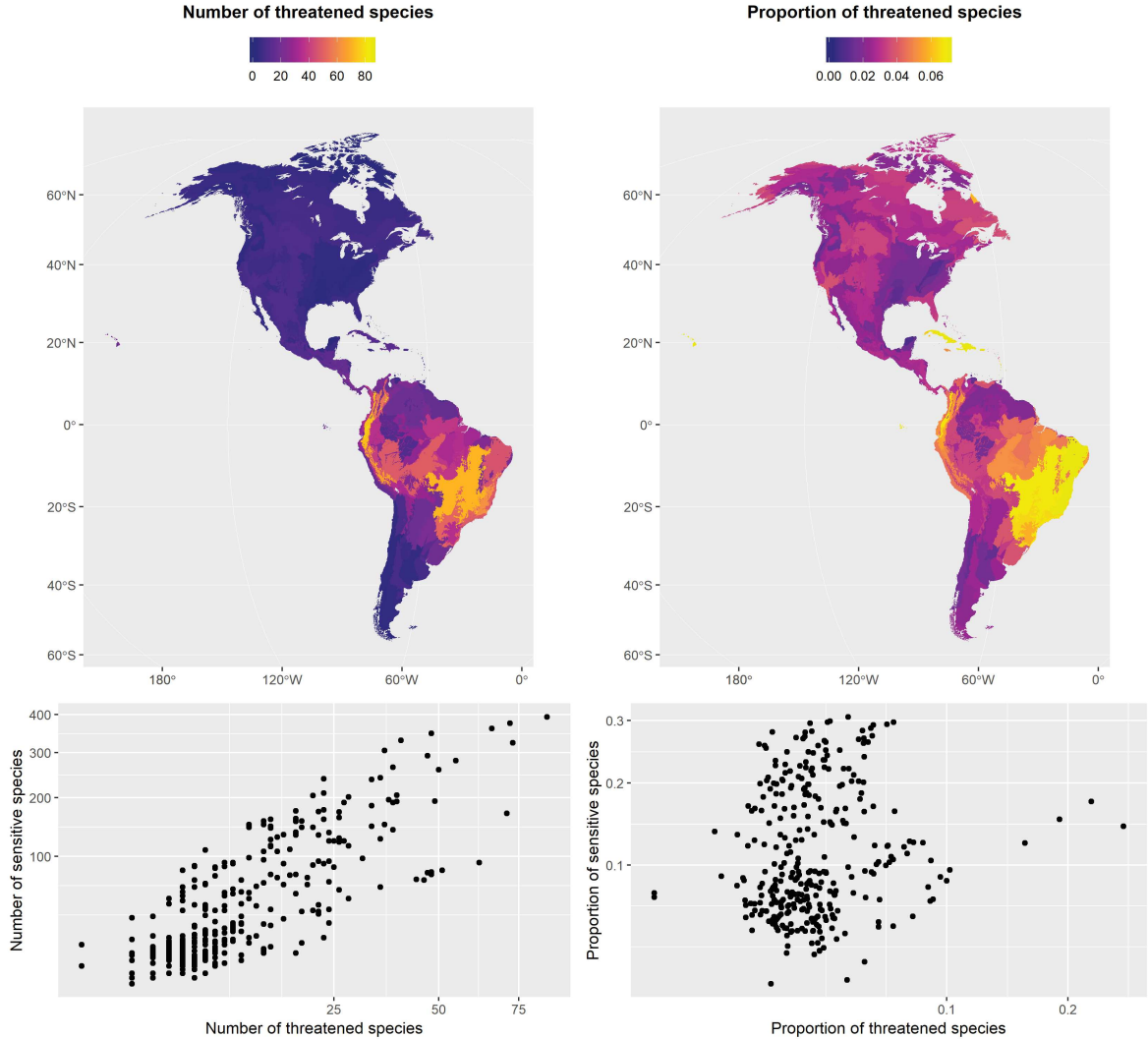
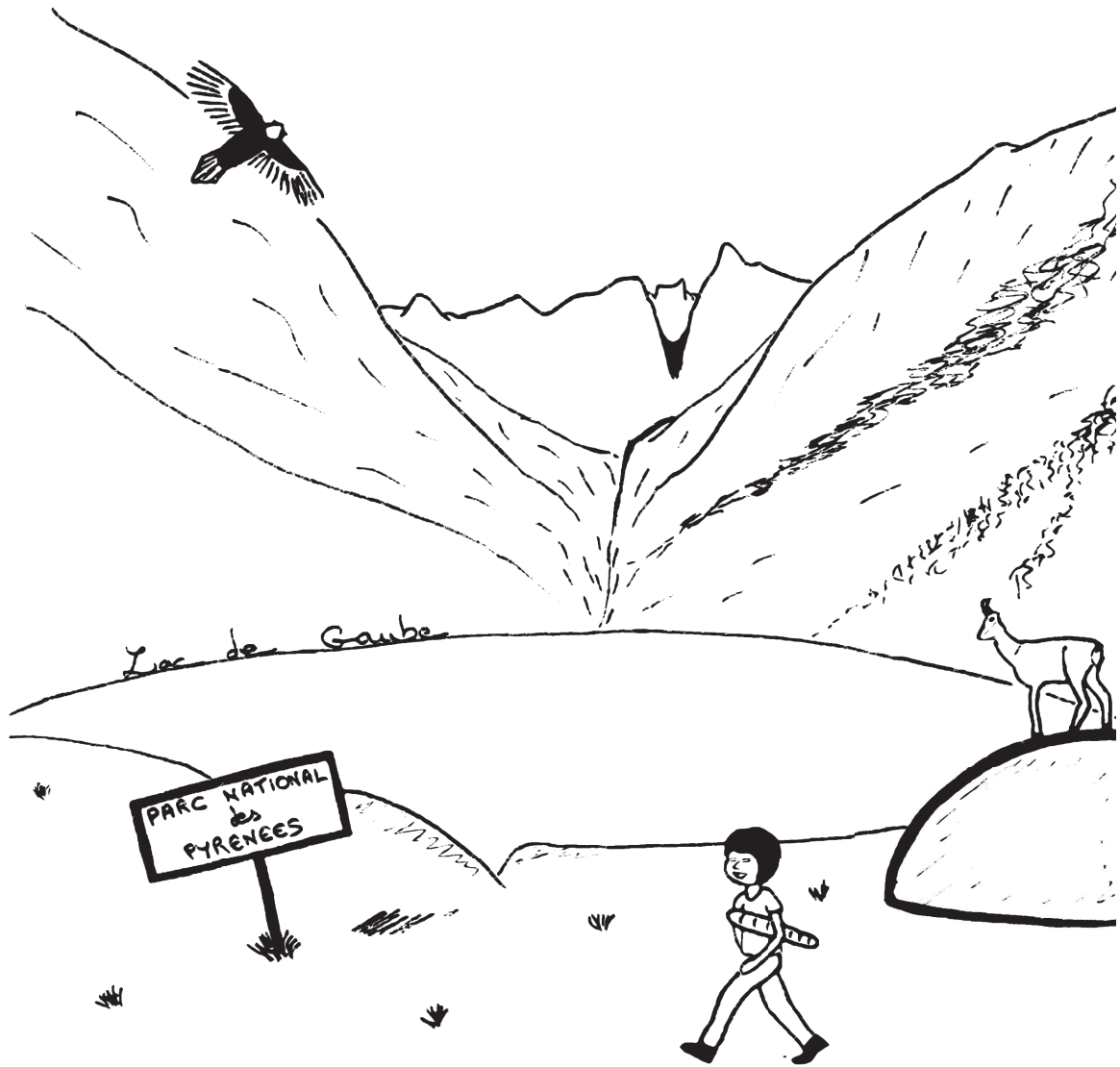


Figure S7 – Distribution of threatened species per ecoregion (number of species on the left and proportion on the right) and correlation with the distribution of high-sensitivity species.



Chapitre 4

Les aires protégées sont-elles efficaces dans la conservation de la connexion des humains avec la nature et la promotion de comportements pro-environnementaux ?

Au cours de ces trois premiers chapitres de thèse, nous nous sommes intéressés à l'effet local des aires protégées sur les assemblages d'oiseaux. Le mécanisme qui sous-tend toutes nos hypothèses est un effet contraignant des aires protégées sur les activités humaines (par exemple une limitation de la destruction d'habitat ou de la chasse) qui induit une réduction de la pression et donc atténue le déclin de la biodiversité. Prenons le cas fictif de Valère, un habitant de Cauterets, commune en bordure du Parc National des Pyrénées, qui a pour habitude de cueillir des fleurs, dont certaines sont en déclin sur le massif pour confectionner des bouquets. La contrainte légale du Parc National, interdisant la cueillette de toute fleur dans la zone cœur du parc, peut être un moyen de faire diminuer cette pression en menaçant Valère de sanctions s'il est attrapé avec des fleurs coupées. Cependant, une autre voie, moins directe, pourrait permettre à cette pression de diminuer. En effet, nous pouvons imaginer que l'aire protégée permet à Valère de réaliser qu'il vit dans un territoire d'exception mais menacé et de le sensibiliser aux problématiques environnementales. Ainsi, nous pouvons conjecturer que la simple présence de l'aire protégée et ses actions de sensibilisation pourront avoir un impact positif sur les comportements des habitants.

Cette hypothèse a été testée dans ce chapitre 4 grâce à une collaboration avec Anne-Caroline Prévot, chercheuse au MNHN en Psychologie de la Conservation. Nous avons exploré la corrélation en France métropolitaine entre la distance des communes françaises à un parc naturel (Parc National ou Parc Naturel Régional) et les comportements pro-environnementaux adoptés par les habitants de ces communes.

Are protected areas effective in conserving human connection with nature and enhancing pro-environmental behaviours?

Victor Cazalis^{1, *}, and Anne-Caroline Prévot^{2,3}

Authors affiliation:

¹ *CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France*

² *Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR7204), MNHN, CNRS, Sorbonne Université, CP135, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France*

³ *Laboratoire Parisien de Psychologie Sociale (LAPPS, EA4386), Université Paris Ouest, Dpt psychologie, 200 avenue de la république, 92000 Nanterre, France*

* Corresponding author: victor.cazalis@laposte.net

Cite as: Cazalis, V., and Prévot, A.-C. (2019). Are protected areas effective in conserving human connection with nature and enhancing pro-environmental behaviours? *Biological Conservation* **236**, 548–555.

Abstract

Halting the on-going biodiversity crisis requires large individual behavioural changes through the implementation of more pro-environmental behaviours (PEBs) by every citizen. People's experiences of nature, such as outdoor activities, have been identified as great enhancers of such behaviours. Yet, these experiences of nature got scarcer in the last decades, due to an increased spatial segregation between human and nature, particularly in societies that follow a Western way of life. In this context, we wondered if protected areas (PAs), because they offer more opportunities for people to be in contact with natural landscapes and offer more ecological information and governance than other places, could enlarge the implementation of PEBs for people living in or close from them. We addressed this question by modelling the link between three types of PEBs in Metropolitan France (i.e., voting for Green party candidates, joining or donating to biodiversity conservation NGOs and participating in a biodiversity monitoring citizen science program) and the proximity to large PAs. Innovatively, we addressed this question at national level, with exhaustive data collected in more than 16,000 French municipalities with more than 500 inhabitants. All models controlled for difference in population size, average income and proportion of retired people between municipalities. We found that each of the studied PEBs decreased with distance of the municipality to PAs, even after having controlled by the naturalness of municipalities' surroundings. Our results suggest that, beyond their effect through exposure to natural landscapes, PAs affect PEBs by the institutional context they create. Additionally, PEBs were higher inside PAs than in close surroundings, suggesting that, besides restrictions brought by PAs on inhabitants, a fraction of the population responds positively to their implementation. Our results suggest that PAs can play a role in enhancing environmental friendly ways of life by conserving human's connection with nature.

1. Introduction

We are currently facing the sixth mass extinction of biodiversity, with thousands of species vanishing and the decline of many species' populations, described as a time of biodiversity annihilation (Ceballos et al., 2017). This crisis is mainly due to the human domination of Earth's ecosystems (Balmford and Bond, 2005; Dirzo et al., 2014), and threatens ecosystem services and human well-being (Cardinale et al., 2012; Rockström et al., 2009).

Simultaneously with this decline in biodiversity, most societies are moving away from nature and biodiversity. Indeed, the proportion of people living in cities increased in the last centuries and decades, reaching 81.5% in high-income countries in 2018, a number that keeps increasing (United Nations, 2018). This spatial segregation of human and nature, together with a reduction of nature recreation activities (Soga and Gaston, 2016) dramatically reduced both desire and opportunities to directly experience nature (Turner et al., 2004; Clayton et al., 2017). Pyle (2003) characterised this on-going trend as the extinction of experience and defined it as an “inexorable cycle of disconnection, apathy, and progressive depletion”.

Nonetheless, significant life experiences of nature are important to create sensitivity, concern and knowledge about environmental issues (Prévot et al., 2018; Chawla, 1998). Indeed, numerous studies have shown that they can increase concern about environmental issues and willingness to take action against them (Clayton and Myers, 2015b; Gifford and Nilsson, 2014; Prévot et al., 2018). Yet, changes in human behaviours and way of life are needed in order to reduce human impact on biodiversity (Martin et al., 2016). Consequently, pro-environmental behaviours (PEBs) have been of main interest in the field of conservation psychology, in order to understand which factors can enhance them and therefore reduce human's impact (Clayton and Myers, 2015c). This term of PEB includes a wide variety of environmental-friendly human behaviours, with different impact levels, from voting for Green party candidates or feeding birds in the winter, to environmental activism or adopting of environment-friendly consumption (Larson et al., 2015). Some of them have direct impacts on biodiversity, some have indirect impacts and some – considered sometimes as symbolic –, are seen by some authors as a “foot in the door” of environmental-friendly way of life, leading potentially to PEBs with bigger impact (Burger, 1999; Truelove et al., 2014).

One of the main tools used in conservation to halt biodiversity decline, is to define areas where human activities are restricted and controlled: that is protected areas (PAs), which can have very different protection levels. PAs currently represent about 15% of worldwide land area and should reach 17% by 2020 (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2018). Even if increasing in importance, PAs alone cannot address the biodiversity crisis (Prévot-Julliard et al., 2011). However, aside from their direct conservation impact, we can expect PAs to have an effect on the environmental concern of nearby inhabitants. First, PAs are more natural than the average (Joppa and Pfaff, 2010), which allows nearby inhabitants to have more opportunities to experience nature than other people do. Second, as PAs' governance systems are particularly dedicated to biodiversity (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2018), inhabitants can be in contact with ecological information through education initiatives of PAs (e.g., signs, activities, conferences, green tourism (Cetas and Yasué, 2017; Laurens, 1995)). Hence, PAs inhabitants and neighbours can be directly affected by

PAs, for instance by being more exposed to pro-biodiversity discourses in their daily lives than other people are; we refer to this effect in the manuscript by “PAs’ institutional context”. With these two processes, PAs may increase inhabitants opportunities to experience nature, knowledge and awareness of environmental problems, and therefore their motivations to implement some PEBs (Hinds and Sparks, 2008; Gifford and Nilsson, 2014). Conversely, PAs are often known to raise opposition preceding implementation (Stoll-Kleemann, 2001; Stern, 2008; Cadoret, 2017). Therefore, we could expect people living inside PAs to adopt fewer PEBs than people living outside but close to PAs, as this former group will benefit from greater opportunities to experience nature while they will not be subject to restrictions in their living location.

To our knowledge, few studies investigated the relationships between PAs and PEBs. Halpenny (2010) conducted a survey study in Canada and showed that the place-attachment expressed by PAs visitors enhanced their PEBs intentions. Ramkissoon et al. (2012) developed a conceptual framework providing rationale for this relationship, splitting place-attachment in four items: place dependence, place identity, place affect and place social bonding. Cetas and Yasué (2017) reviewed cases where policy instruments were used in PAs to promote conservation behaviours in local people. They found numerous papers studying such policies and found they were more efficient when they targeted intrinsic motivations of PAs’ inhabitants (i.e., arisen directly from an individual because of spontaneous interest in a particular activity) rather than extrinsic motivations such as rewards or punishment. However, to our knowledge, no study has compared PEBs between protected and unprotected areas, which is a way to address PAs impact on PEBs.

Here, we investigated the relationship between PEBs of French inhabitants and the distance between their living location and PAs. To do so, we considered three types of behaviours, as follows. First, we considered people’s implication in a biodiversity monitoring citizen science program, which reflects a local interest in biodiversity and can be linked to concern about biodiversity issues and the implementation of PEB (Cosquer et al., 2012; Prévot et al., 2018). Second, we considered donations or membership to wildlife NGOs, which shows a specific concern about biodiversity issues at national or global scales, and constitute a tangible contribution to its conservation (Larson et al., 2015). Finally, we considered voting for Green parties in elections, which reflects people’s willingness to act on environmental problems by a broader, transversal, societal transformation (Gill et al., 1986; Larson et al., 2015). We gathered exhaustive data for these three types of PEBs in each municipality in metropolitan France, and modelled how they varied with distance to large French PAs (national parks and regional parks). As PEB levels are known to differ between rural and urban populations (Gifford and Nilsson, 2014), to vary with people age and to depend on social variables such as income (Hines et al., 1987; Gifford and Nilsson, 2014), we controlled in the models for municipalities’ average income, proportion of retired people and population size (in first approximation, we assumed a direct negative link between population sizes and rurality level of the municipalities, but see Hart et al. (2005)). In order to discriminate the effect PAs have by increasing opportunities to experience nature from the effect of the institutional context, we have run all models with and without controlling for exposure to nature. Indeed, as PAs surroundings are on average more natural, when we added a

control for exposure to nature in our models, the measured effect of PAs only included institutional context, allowing us to discriminate both parts of the effect. In a second time, we compared the difference in PEBs between municipalities located inside PAs and the ones close to PAs, expecting lower levels of PEBs inside PAs because of restrictions applied on inhabitants.

2. Methods

We collected data of pro-environmental behaviours (PEBs) and control variables in all metropolitan France (i.e., excluding overseas departments and territories), for each of the 36,528 municipalities. In France, a municipality (*'Municipalité'*) consists in an administrative division, often including a village or a city and territories around the urban area, that extend to an invisible border with adjacent municipalities (i.e., every place in France belongs to a municipality).

2.1 Pro-environmental behaviour data

2.1.1 Vote data

We downloaded public vote data from a French government official website (République Française, 2018). We included in this study, only elections that have a unique clearly identified Green party candidate in each municipality. This was not the case in local elections, nor in the 2017 presidential election, as ecology was incorporated in several candidates' manifestos, while none presented ecology as the first focus. We used the 2012 presidential election data where Eva Joly was candidate for the Green party (*'Europe Ecologie Les Verts'*), and the 2014 European election data where there was a Green candidate in each of the seven constituency under the list *'Europe Ecologie Les Verts'*. For both elections, we considered as PEB score the percentage of vote cast in favour of the Green party candidate, excluding blank and invalid votes.

2.1.2 NGO data

We used the number of supporters per municipality for the two main French wildlife protection NGOs, both doing tangible actions in favour of biodiversity: the WWF France and the LPO. These data are not public and were provided directly by the organisations. The WWF France gets money through either donations or purchases (e.g., books, textiles, goodies). Since its creation, 871,052 individuals have donated or purchased at least once to the organisation. We used as PEB score the number of inhabitants per municipality that made at least one donation or purchase to the WWF since its creation in 1973. The LPO (*'Ligue pour la protection des oiseaux'*) is a NGO recognized as being of public utility, defending and promoting nature (all fauna and plant species), and is the official representative of BirdLife International in France. This association can count on a network of 44,986 members (who outnumber the 20,000 donators). We used as PEB score the number of members per municipality in 2016.

2.1.3 Citizen science data

We wanted to include data from a biodiversity monitoring citizen science program that was widespread in France, did not require any naturalist background and that encourages people to monitor biodiversity where they live. Among programs matching these criteria, the program

'Oiseaux des jardins', managed together by the 'Museum National d'Histoire Naturelle' and the LPO, is the most popular. It is the French equivalent of the UK Garden Birdwatch program, and monitors birds seen in gardens with a checklist system: each observer registers its garden and reports, opportunistically, a list of birds. No particular background in ornithology is required to participate in this program. Between the creation in March 2012 and the 28th of February 2018, 30,233 gardens have been registered. We used as PEB score the number of gardens per municipality. We did not pool PEBs by type in order to facilitate interpretation and enable comparisons between PEBs. Therefore, our dataset included five PEBs, of three types: voting for Eva Joly in the 2012 national presidential election, voting for EELV in 2014 European elections, donating or purchasing items to WWF France, being member of the LPO in 2016, participating in the French garden birdwatch program.

2.2 Protected area data

Our main explanatory variable was the distance to a PA. We integrated two types of PA into this study, national parks ('Parcs nationaux') and regional parks ('Parcs naturels régionaux'). Both of them cover fairly large areas and are well known to local people who are aware that they live in or near such PAs, unlike some of the smaller PAs in France. These two types of PA are nevertheless very different in terms of their objectives and means of nature conservation (Laurens, 1995; Lepart and Marty, 2006). The primary objective of national parks is to protect biodiversity, often concerning the presence of emblematic species. To achieve this objective, they are spatially organized with two different zones: a "core area" where human activities are highly restricted and regulated, i.e. PA category II in the IUCN classification, (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2018)), and a peripheral "adhesion area" that allows for more human activities (category V). Because of their national status, their governance system includes nominated representatives from the state (France), representatives from local authorities in an administrative council with local stakeholders and experts (each park has a scientific commission). The 'Parc national des Cévennes' is an exception as the core area includes habitations and human activities such as hunting, the whole park is therefore considered as being a type V class by the IUCN. Regional parks allow for human activities, often they contain several villages or small towns, and they do not have a core area with regulatory control. Their primary aim is to protect both natural and cultural heritages (often categorised V by the IUCN, sometimes IV). Their governance system is composed of an administrative council with elected representatives of the local communities and stakeholders; they also have a scientific commission. National and regional parks are therefore different in their objectives, means and governances. However, peripheral adhesion areas in national parks are similar to regional parks in terms of objectives and restrictions (i.e., same IUCN category) and both follow a charter signed by all the local municipalities that adhere to the National Park, or which are within the boundaries of the regional park. Local governance is thus an important element of both types of PA, indeed local municipalities actually choose whether they want to be included in the peripheral adhesion area of a national park or within a regional park or not. As there are no inhabitants and villages inside core areas in all national parks, except in the 'Parc national des Cévennes', both types of parks might have similar effects on inhabitants.

There are 7 national parks and 51 regional parks in metropolitan France. We included all national parks except (1) the '*Parc national de Port-Cros*', which is located on a small island and (2) the most recently created, the '*Parc national des Calanques*', created in 2012, because we considered that its young age prevented any impact on most of the studied PEBs. In addition, the latter has the city of Marseille that fringes the core zone of the park making any study of distance from the PA difficult. We included all regional parks other than the '*Parc naturel régional de la Sainte-Baume*' and the '*Parc naturel régional de l'Aubrac*', because they were created very recently, respectively in 2017 and 2018. Selected parks are shown in Fig.1.

Among the 36,528 municipalities located in metropolitan France, we only considered the 16,825 municipalities with more than 500 inhabitants (Fig.1), in order to remove extreme values (e.g., vote score can be very high in small villages, as a single individual will affect strongly the municipality score). Among these selected municipalities, respectively 79 and 1,828 were located inside national and regional parks.

We calculated the distance of each French municipality to the closest national or regional park, as follows: we first calculated the coordinates of the barycentre of each municipality using the shapefile from OpenStreetMap (2015). We then used the parks shapefile provided by MNHN-INPN (2017) to determine the closest edge of the closest park for each municipality, considering peripheral areas of national parks as parts of the park. Finally, we calculated the distance between the municipality barycentre and the closest edge of this park; this distance was negative for municipalities located inside a park.

2.3 Control variables

In order to control for social differences, we controlled in our analyses for municipality population size, using municipality population size from 2014, available in a French official website (République Française, 2018). We also controlled for income declared to the tax office by households ('*Revenu fiscal de référence*'). We extracted from the same website the summed '*Revenu fiscal de référence*' and the number of fiscal households of each municipality and calculated an income index as the quotient of these two variables (i.e., the average '*Revenu fiscal de référence*' of a tax household in the municipality). We extracted from the same dataset, the number of retired inhabitants ('*Retraites et pensions, nombre*') and calculated the retirement proportion of municipalities as the number of retired inhabitants divided by the total number of inhabitants.

In order to discriminate the effect of exposure to nature from the effect of the institutional context, we have run models controlling for exposure to nature. Hence, in the first set of models (without exposure to nature), the measured effect of PAs includes both a greater exposure to nature and institutional context, while in the second set of models (with exposure to nature), the measured effect of PAs only includes institutional context. We estimated exposure to nature using the 2012 Corine Land Cover raster (CLC, 2012), calculating the proportion of pixels overlapping with the municipality limits that represent natural land uses. We considered as natural land use: pastures (CLC code = 231), forests (244-313), open natural habitats (321-324, 333), sandy areas (331), bare rocks (332), burnt areas (334), glaciers and perpetual snow (335), and wetlands (411-523).

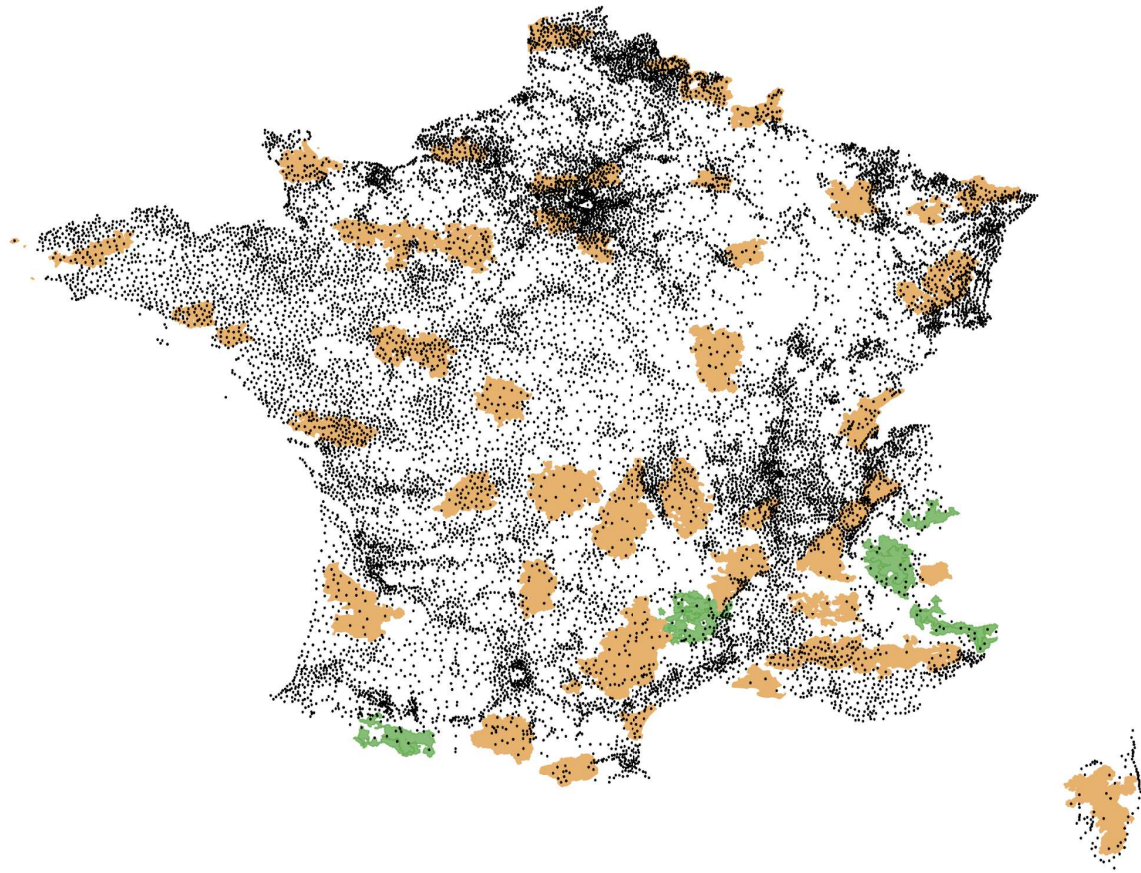


Figure 1 – Map of the studied area (Metropolitan France). Protected areas considered include national parks, or '*Parcs nationaux*' (in green), and regional parks, or '*Parcs naturels régionaux*' (in orange). Each dot represents the barycentre of a municipality with more than 500 inhabitants, which corresponds to the municipalities included in the analyses.

2.4 Statistical analyses

All five PEBs were independently modelled against distance to PAs using General Additive Models (GAMs) with the '*mgcv*' R package (Wood, 2011). Vote data were modelled assuming a Gaussian distribution, after being log transformed ($\log(\text{Vote}) + 1$) in order to fit to this distribution. NGOs and citizen science data correspond to count data but were overdispersed compared to a Poisson distribution and were therefore modelled assuming negative binomial distributions.

All models assumed the link between PEBs and distance to PAs to be linear and included all control variables as smoothed terms, allowing non-linear relations. A first set of models (one per studied PEB) included as control variables logarithm of population size, logarithm of the income index, retirement proportion, together with longitude and latitude of the municipality barycentre in order to control for spatial autocorrelation in the country. Each PEB was then modelled with similar models but including also exposure to nature as smoothed term, in order to discriminate the effect of exposure to nature from the effect of the institutional context.

Because of national parks' scarcity and agglomeration in mountains (see Fig. 1), comparing

the impact of national and regional parks was not statistically straightforward. Rather than a general quantitative comparison, we therefore decided to check that the effect of national and regional parks were qualitatively similar. To do so, we ran the same 10 models (5 PEBs with and without considering exposure to nature) but considering distance to regional parks only (see Supporting Information Table S1). Then, we compared the percentage of deviance explained by models considering distance to regional parks only with those considering distance to all types of park (both regional and national). A higher percentage of deviance explained by the model when all parks are considered would highlight that national and regional parks' effect are qualitatively similar (i.e., they affect PEBs in the same direction; see Supporting Information Table S2).

In order to test for the effect of living inside a PA rather than close to a PA, we made a subset of our dataset, keeping only municipalities inside a PA or close to a PA ($< 20km$). This represents about half of our dataset with 1,907 municipalities inside a PA and 7,002 municipalities close to a PA. We ran GAMs modelling the five PEBs against a binary variable (inside or outside PA) and controlling for population size, income, retirement proportion, longitude and latitude as in previous models. We also ran the analyses controlling for exposure to nature.

3. Results

Models not controlling for exposure to nature showed a significant decrease in all five PEBs with distance to PAs (Fig.2A, Table 1 first column). Thus, a municipality within or close to a PA showed greater PEBs than a municipality far from PAs, the effects of population size, income, retirement proportion and spatial autocorrelation being taken into account. In models controlling for exposure to nature, all PEBs were positively correlated with exposure to nature (Fig.3D), leading to a decrease in regression coefficients between PEBs and distance to PAs (Fig.2B, Table 1, second column) emphasizing that part of PAs effect on PEBs is due to their more natural landscapes than average. Yet, the negative effect of distance to PAs was still significant for all PEBs, meaning that municipalities with equal population sizes, incomes, retirement proportion and exposure to nature, still showed different PEB levels depending on their distance to a PA. This highlights that PAs have a direct effect, aside from providing higher exposure to nature.

Population size of the municipality was strongly and inconsistently correlated with PEBs (Fig.3A). Both, voting scores for Green party candidates and WWF donation were higher in municipalities with larger population sizes. Conversely, participation in the French garden birdwatch program was higher in municipalities with small populations. LPO membership declined with population size - until ca. 10,000 inhabitants - before increasing for large cities. Income level was also strongly, and mainly positively, correlated with PEBs (Fig.3B). The proportion of retired inhabitants of municipalities was positively correlated with NGOs and citizen science participation, but negatively with voting for Green parties (Fig. 3C). Longitude and latitude plots in Fig.S2 and Fig.S3 (Supplementary Information) show that spatial autocorrelation was rather high, especially for PEBs with limited data (i.e., LPO membership and French garden birdwatch), highlighting that these PEBs have not homogeneously spread across the country.

The covariates effects for models not including exposure to nature are similar to the effects

Table 1 – Estimated effects of the distance to PAs for the five studied PEBs measured in French metropolitan municipalities with at least 500 inhabitants. The estimates were obtained using GAM models with smoothed terms controlling for log(population size), log(income), latitude and longitude. Regression coefficients for distance to PAs are given in the c_{Tot} column (for models not including exposure to nature) and c_{Red} (for models including exposure to nature as a smoothed term). c_{Red}/c_{Tot} is a measure of the relative importance of exposure to nature in the relationship between PEBs and distance to PAs. Dev. (%) columns correspond to the percentage of deviance explained by the whole model. P-values are given following: $0.05 > * > 0.01 > ** > 0.001 > ***$

PEB	Without exposure to nature			With exposure to nature			c_{Red}/c_{Tot}
	c_{Tot}	P	Dev. (%)	c_{Red}	P	Dev. (%)	
Vote (E. Joly, 2012)	-0.0015	***	28.7	-0.0010	***	30.1	0.69
Vote (EELV European elections, 2014)	-0.0017	***	34.7	-0.0014	***	35.1	0.83
NGO (donation or purchase to WWF)	-0.00093	***	94.6	-0.00052	**	94.7	0.56
NGO (membership to LPO in 2016)	-0.0068	***	50.0	-0.0064	***	50.1	0.94
Citizen science (garden birdwatch)	-0.0036	***	49.7	-0.0029	***	49.9	0.81

for models including exposure to nature and are given in Supplementary Information (Fig.S1), together with all covariate effects on PEBs with confidence intervals (Fig.S2 and Fig.S3) . All effects but one hold when we considered regional parks only (Table S1). However, these models had a smaller percentage of deviance explained, except for membership to the LPO (Table S2), than models considering distance to all parks (both national and regional). This suggests that the effects of national and regional parks were qualitatively similar.

All PEBs were significantly higher in municipalities inside PAs than in municipalities close to PAs (Fig.4), refuting the hypothesis that PEBs decrease inside PAs because of restrictions applied on populations.

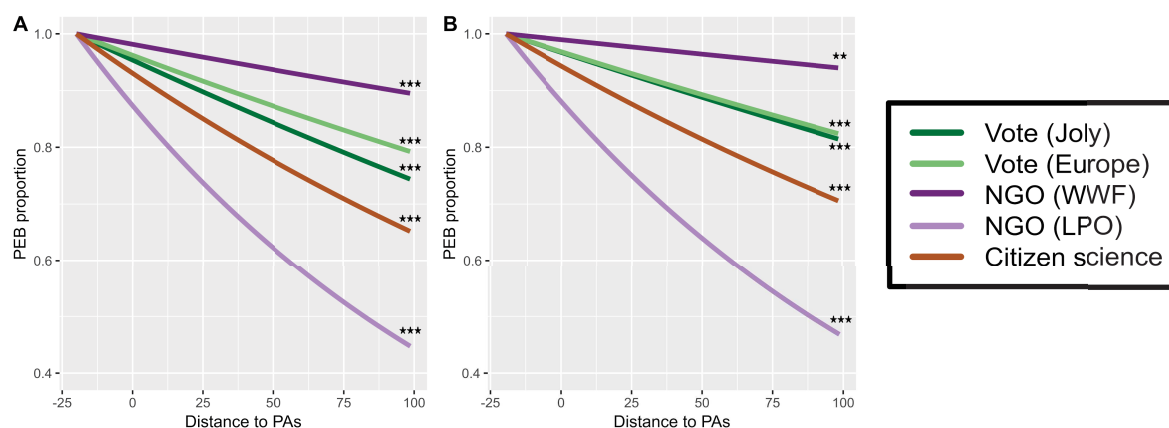


Figure 2 – Effect of distance to PAs on Pro-Environmental Behaviours in models without accounting for exposure to nature (A) and accounting for exposure to nature (B). All covariates are fixed to their median values. In order to obtain comparable scales, we divided PEB predictions by their predicted level for the minimal value of distance to PAs (making the plot start at 1). Confidence intervals of each curve are presented in Fig. S2 and S3.

4. Discussion

In this study, we have found a significant decrease in pro-environmental behaviours (PEBs) with distance to large French PAs (national and regional parks), consistently in all five studied PEBs (voting for Green party candidates in two elections, joining or donating to two biodiversity conservation NGOs, and participating in a bird monitoring citizen science program).

As expected, all PEBs were positively correlated with income. This is probably due to the well-known positive correlation between PEBs and both knowledge and education level (Hines et al., 1987; Gifford and Nilsson, 2014), which correlate with income (Autor, 2014; van Winden et al., 2007). Conversely, the relationship between PEBs and municipalities' population size (considering municipalities above 500 inhabitants only) differed between PEBs. Both WWF donation and votes for Green party candidates, which can be considered as the large-scale PEBs in our dataset, were higher in municipalities with high population sizes, consistently with French literature (Bussi and Ravenel, 2001). Conversely, the proportion of the population participating in the French garden birdwatch program decreased with municipalities' population size. LPO membership decreased with municipalities' population size before increasing for large cities; this increase is combined with a very large confidence interval, making this small increase hypothetical (see Fig. S2). To participate in the French garden birdwatch program, people are asked to count regularly birds in a garden, making people living in large cities less likely to participate in this program, as they may not have easy access to a garden and a biodiversity rich area (Turner et al., 2004). The same is probably true for LPO membership, which could be associated with ordering bird-feeding equipment to the organisation. These differences in municipalities' population size relationship with PEBs are consistent with literature, which suggests that PEB differences between rural and urban areas are inconsistent across places and PEBs measured (Gifford and Nilsson, 2014). Similarly, the correlation between retirement proportion and PEBs is different according to PEBs, being positive for NGOs donation and citizen science participation and negative for vote behaviours. In their review, Gifford and Nilsson (2014) found that PEBs were generally higher in

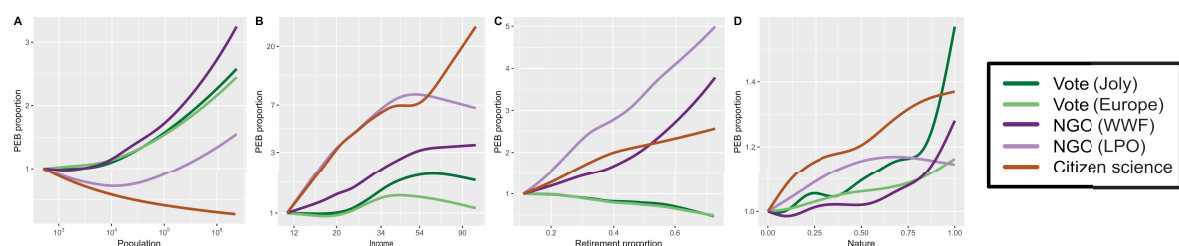


Figure 3 – Covariates effects on Pro-Environmental Behaviours in models including exposure to nature. We predicted PEB values against one covariate, fixing all other covariates to their median values. In order to obtain comparable scales, we divided PEB predictions by their predicted level with the minimal value of the studied covariate (making the plot start at 1). NGO and citizen science PEB variables consisted in counts (of respectively people and gardens), but for the population plot (A), we divided the predicted level of PEBs by the population in order to obtain the proportion of the population adopting the given PEB (for interpretation purposes). Longitude and latitude effects and confidence intervals of each curve are presented in Supplementary Information (Fig.S2).

elders, while younger people showed a greater concern about environmental issues. This could explain why active behaviours were positively correlated with retirement proportion, while votes – which appear as weekly related to active participation but more related to global environmental concerns – are more represented in municipalities with lower proportions of retired people. Moreover, LPO membership and participation to citizen science could be enhanced by the fact that elders live more in rural areas and have greater access to private gardens (Stockdale and MacLeod, 2013).

For all PEBs, models including exposure to nature emphasized a positive correlation between nature exposure and PEBs, and consequently decreased the coefficient between PEBs and distance to PAs. This result is consistent with Joppa and Pfaff (2010)'s study, who showed that PAs presented more natural land uses than unprotected areas. In our case, we propose that living close to a PA offers more opportunities to be in contact with nature, which in turn encourages individuals to implement more PEBs. However, distance to PAs effect was still strongly significant after exposure to nature was taken into account. This suggests that exposure to nature was not the only factor explaining the negative correlation between PEBs and distance to PAs and, hence, that protection itself has a direct effect on PEBs. This effect could include for instance environmental education, institutional communication implemented in the parks, as well as governance systems or even social contexts and relationships. However, our control for exposure to nature could be improved. Indeed, this control considers only municipalities' landscape; landscapes from nearby towns are not included in this control while they may also affect people. Moreover, our exposure to nature index is based on a binary vision of land use (natural versus non-natural), which is a simplification from reality and does not consider the diversity of natural landscapes people can experience

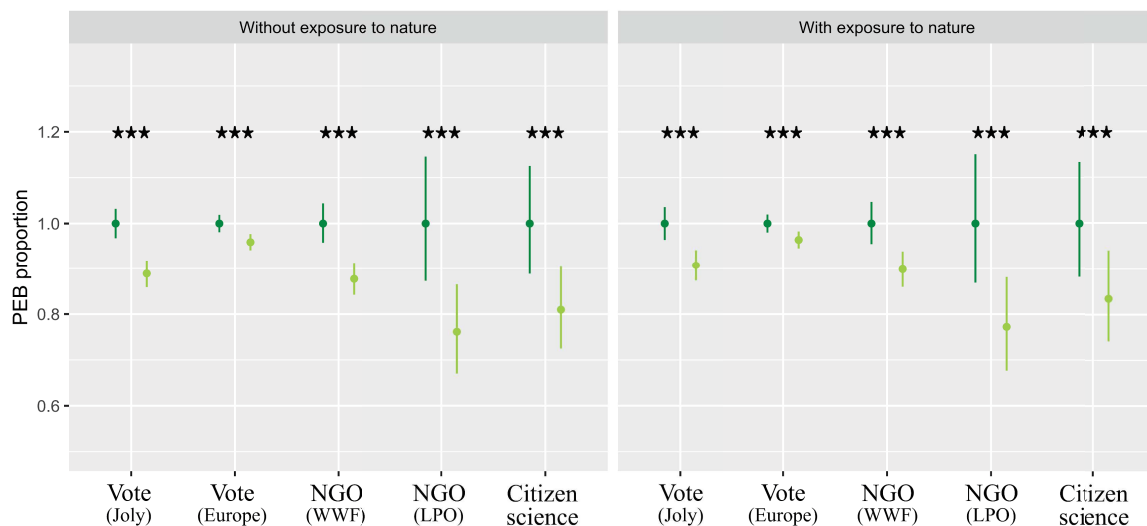


Figure 4 – PEBs' levels differences between municipalities located inside a PA (dark green) and municipalities located outside but close to a PA (< 20km; light green) in models without accounting for exposure to nature (left) and accounting for exposure to nature (right). The effect shown are predictions extracted from the model, with all covariates fixed to their median values. Bars represent 95% confidence intervals predicted from the models. In order to obtain comparable scales, we divided PEB predictions by their predicted value inside PAs, fixing all dark green dots to 1. The three stars illustrate *p-value* below 0.001.

(Clayton et al., 2017). Therefore, we cannot entirely exclude the fact that our correlation between PEBs and PAs is only due to a higher exposure to nature near PAs. Moreover, we cannot specify how protection affects PEBs through what we call “institutional context”, as no data on environmental education or access to ecological information are available at the scale considered.

The strong negative correlation between PEBs and distance to PAs arisen from our models could be explained by several processes, that we cannot discriminate from our quantitative and correlative study. First, this correlation could have arisen if PAs have been implemented in areas where people already had a strong environmental concern. However, based on the strength of our results, their consistency between PEBs and across all the distance gradient, and the fact that most of the PAs included in the analyses were implemented decades ago (1963-1979 for national parks and from 1969 for regional parks), we can reasonably assume that the correlation between PEBs and distance to PAs is posterior to PAs’ implementation.

Second, PAs might have attracted and concentrated people with high level of PEBs. Several geographic studies showed that some people, particularly among elders, move toward rural areas, searching a higher quality of life through more natural and rural lifestyles (Cadieux and Hurley, 2011; Stockdale, 2006; Stockdale and MacLeod, 2013). It is possible that people with high environmental concern were more likely to move toward more natural areas, and that they were attracted by the protection status of PAs. To our knowledge, no study investigated the link between environmental concern and life movements, and this hypothesis would be very interesting to explore.

Thirdly, this correlation result could reflect behavioural changes in people leaving in or close to PAs. This interpretation is strongly supported by literature. First, there are increasing evidences that people disconnection with nature is related to reduced direct experiences of nature (Clayton et al., 2017; Turner et al., 2004; Soga and Gaston, 2016). This disconnection is supposed to lead to an increased psychological distance with biodiversity and environmental issues, which can further lead to a decrease in willingness to actively address these issues (Clayton and Myers, 2015c; Gifford and Nilsson, 2014; Spence et al., 2012). For instance, Prévot et al. (2018) showed with a survey study in an urban area that five out of the six studied PEBs (including buying organic and seasonal food, enhancing biodiversity in private garden or voting for candidates with conservation concerns) were more implemented by people involved in experiences of nature. Secondly, PAs offer specific institutional contexts that could make PEBs easier to appear, for instance by increasing knowledge, which has been shown to be important to promote PEBs. Hence, environmental education programs can increase ecological knowledge and further encourage PEB’s (e.g., Kruse and Card (2004)). Yet, individuals anchor their behaviours in different forms of knowledge, including action-related knowledge (i.e., “which behaviours can be implemented and how”) and effectiveness knowledge (i.e., “is this behaviour efficient”, Frick et al. (2004)). In addition, a diversity of media and contexts for knowledge acquisition permits individuals to learn freely and to informally increase their knowledge (Falk et al., 2007). Besides knowledge, PEBs have been shown to be encouraged by social norms regarding these behaviours (e.g., on energy consumption, Schultz et al. (2007); in private gardening: Uren et al. (2015)). These norms can be constructed and

made salient by neighbourhood (Schultz et al., 2007), but also by personalities living in the places (Uren et al., 2015), or by discourses and actions of local authorities (e.g., Skandrani et al. (2015)). Based on this literature support, our results therefore suggest that PAs, through the increase in opportunities to experience nature they provide and the effect of institutional context, can reduce the disconnection of their inhabitants with nature and their psychological distance with biodiversity and environmental issues. This can involve environmental education - exposing inhabitants to ecological information (e.g., through popularisation activities or signs)-, and making people feel they live in a biodiversity rich area (Laurens, 1995; Hinds and Sparks, 2008; Halpenny, 2010). In addition, the concepts of biodiversity and sustainable development are more prone to be present in formal communication from the PAs' institutions; this could produce normative messages about environment, which may warrant individual implementation of PEBs. As our study is correlative, we cannot definitively conclude that these behavioural changes caused the described pattern. However, the statistical strength of our results, combined with pre-defined hypotheses regarding the causal relationships on abundant existing literature, together give high credit to this assumption. Only conducting survey experiments could allow to identify more clearly the underlying processes of these correlations.

This effect of PAs on PEBs held when we zoomed in around PAs and compared municipalities inside PAs with municipalities close to PAs. This result was not necessarily expected as PAs are well-known to provoke opposition about inhabitants before implementation (Stoll-Kleemann, 2001; Stern, 2008; Cadoret, 2017). Therefore, we could have expected PAs to have a negative impact on environmental concern of inhabitants, or at least to prevent people from being receptive to the PAs' institutional context. Yet, our analyses showed that PEBs were significantly higher for municipalities inside PAs than municipalities close to PAs. This does not imply that PAs are well received by all people, but rather that, beside restrictions, a part of the population is receptive to PAs environment quality and discourses.

In this study, we gathered two types of natural parks that present relatively different objectives (Lepart and Marty, 2006; Laurens, 1995). Indeed, national parks are mainly dedicated to biodiversity and landscape protection, excluding people from their core area. Regional parks' objectives rather include social aspects, promoting the coexistence of human and nature, and are therefore less restrictive of human activities. However, national parks have a peripheral area, which is less restrictive in terms of human activities than the core area and are therefore classified by the IUCN in the same category as most regional parks (V). Moreover, municipalities decide whether they want to be part of this peripheral area and, if so, sign a charter established by the park. In all studied national parks but the *'Parc national des Cévennes'*, villages are only present in these peripheral areas. This implies that the municipalities that we considered inside national parks are only in this peripheral area, except for the *'Parc national des Cévennes'*, which includes municipalities in the core area (18 municipalities, including two with more than 500 inhabitants have their barycentre inside the core area). Although we could not compare their impact quantitatively, our analyses suggest that both national and regional parks enhance PEBs of nearby municipalities' inhabitants.

The studied PEBs have only indirect impacts on biodiversity and are implemented by only 0.05% (French garden birdwatch) to 2.6% (European elections) of the French population. Despite their high internal consistency, our results cannot thus pretend to be generalized without any caution. However, they open perspectives for further research at this national scale, which would concern behaviours with more direct or bigger impacts on biodiversity, such as designing private lands in order to favour biodiversity, changing consumption habits, or become an activist for biodiversity NGOs or Green parties.

The correlations between PEBs and covariates could have been more precise if we had access to individual data, which would have allowed us to link geographical, social variables to PEBs directly. Here, we used data with resolution at the municipality level, which is the best scale available for the PEBs data we gathered, as well as income and retirement data. It is also important to remind that we excluded municipalities with less than 500 inhabitants in order to limit extreme values in PEBs, and therefore, we potentially excluded the most rural municipalities. The distribution of these small municipalities is slightly biased toward PAs as 13.4% of municipalities with population sizes below or equal to 500 are located inside PAs, against 11.3% for municipalities above 500 inhabitants.

5. Conclusion

With our study, we enlarged the potential roles of protected areas: besides the direct protection of biodiversity through reservation, PAs can provide opportunities to experience nature through different ways (e.g., by living in there, by visiting, but also by being exposed to natural settings or ecological information). In addition, they provide local context where being involved in biodiversity conservation could be socially encouraged and accepted. Therefore, even if this is not the main objective of PAs, we suggest here that they can play a role in conserving human's connection with nature, and lead local inhabitants toward a higher care for nature and biodiversity. We encourage the local governance system of protected areas to enlarge their objectives by including social outcomes, notably by being aware of the social norms they support. In these conditions, implementing new PAs would not only cause inhabitants' opposition and frustration, but could be positively received by other, potentially more discrete, inhabitants.

6. Acknowledgements

We deeply thank the LPO, WWF France and '*Oiseaux des jardins*' teams who agreed to provide us with non-public data, without which this study would not have been possible. We would also like to thank Ana S.L. Rodrigues and John D. Thompson for their relevant comments and advices on the manuscript.

Supplementary materials

Covariate effects

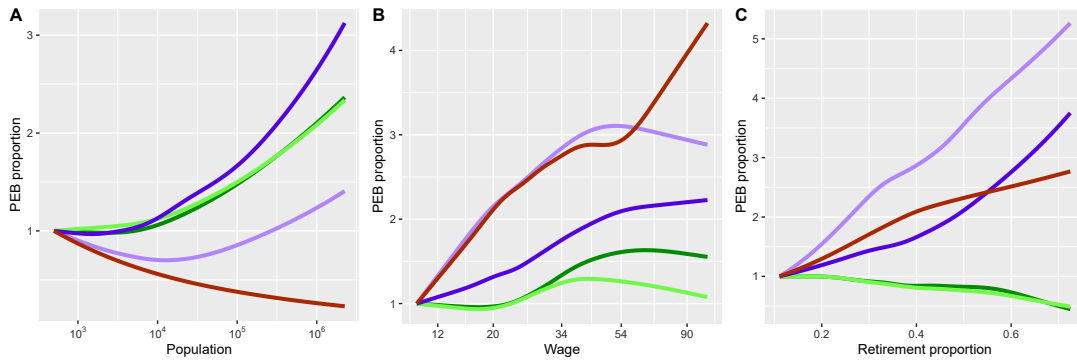


Figure S1 – Covariates effects on PEBs in models not including exposure to nature. We predicted Pro-Environmental Behaviours values against one covariate, fixing all other covariates to their median values. In order to obtain comparable scales, we divided PEB predictions by their predicted level with the minimal value of the studied covariate (making the plot start at 1). For the population plot (A), NGO and citizen science PEBs considered were a count of person or gardens, but in this plot the proportion of the municipality population is plotted (for interpretation purposes). Longitude and latitude effects, together with confidence intervals for all variables, are presented in Fig.S3.

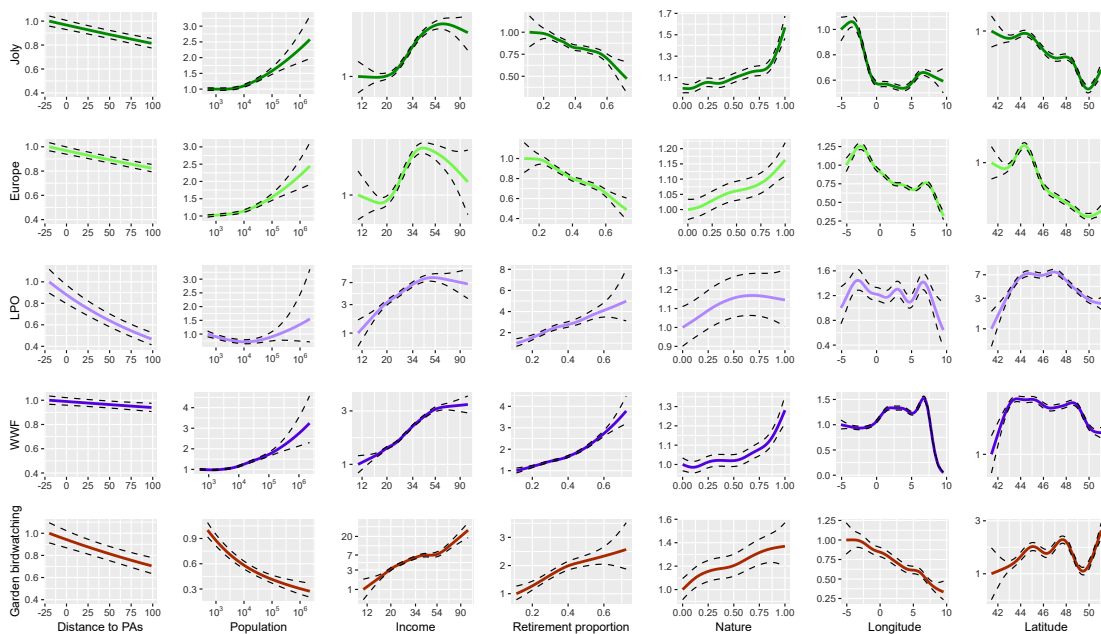


Figure S2 – All variables effects on Pro-Environmental Behaviours in models including exposure to nature with confidence intervals. We predicted PEB values against one covariate, fixing all other covariates to their median values. In order to obtain comparable scales, we divided PEB predictions by their predicted level with the minimal value of the studied covariate (making the plot start at 1). For the population plot (A), NGO and citizen science PEBs considered were a count of person or gardens, but in this plot the proportion of the municipality population is plotted (for interpretation purposes).

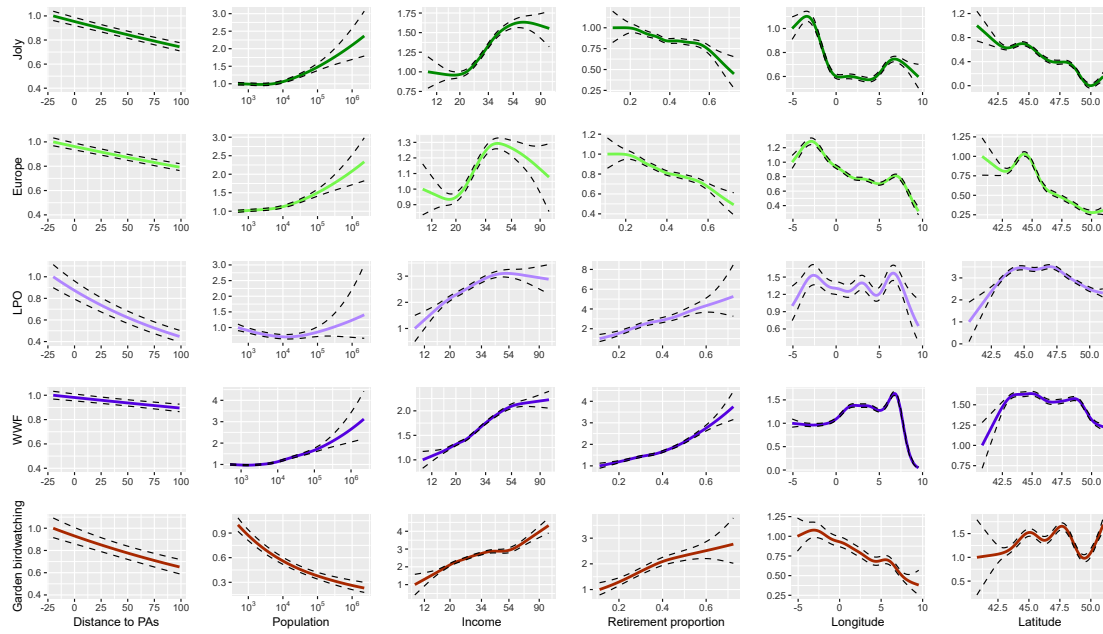


Figure S3 – All variables effects on Pro-Environmental Behaviours in models not including exposure to nature with confidence intervals. We predicted PEB values against one covariate, fixing all other covariates to their median values. In order to obtain comparable scales, we divided PEB predictions by their predicted level with the minimal value of the studied covariate (making the plot start at 1). For the population plot (A), NGO and citizen science PEBs considered were a count of person or gardens, but in this plot the proportion of the municipality population is plotted (for interpretation purposes).

National vs regional parks effect:

In order to test whether national and regional parks had similar impacts, we have run the models considering as response variable the distance to the closest regional park rather than the distance to the closest national or regional park. All PEBs but one were significant, highlighting that our conclusions hold for regional parks.

Table S1 – Estimated effects of the distance to regional parks only for the five studied PEBs measured in French metropolitan municipalities with at least 500 inhabitants. The estimates were obtained using GAM models with smoothed terms controlling for log(population size), log(income), latitude and longitude. Regression coefficients for distance to PAs are given in the c_{Tot} column (for models not including exposure to nature) and c_{Red} (for models including exposure to nature as a smoothed term). c_{Red}/c_{Tot} is a measure of the relative importance of exposure to nature in the relationship between PEBs and distance to PAs. Deviance explained ("Dev. (%)") columns correspond to the percentage of deviance explained by the whole model. P-values are given as: $0.05 > * > 0.01 > ** > 0.001 > ***$

PEB	Without exposure to nature			With exposure to nature			c_{Red}/c_{Tot}
	c_{Tot}	P	Dev. (%)	c_{Red}	P	Dev. (%)	
Vote (E. Joly, 2012)	-0.00114	***	28.5	-0.00081	***	30.0	0.71
Vote (EELV European elections, 2014)	-0.00142	***	34.6	-0.00120	***	35.1	0.84
NGO (donation or purchase to WWF)	-0.00051	**	94.6	-0.00048		94.7	0.42
NGO (membership to LPO in 2016)	-0.00669	***	50.1	-0.00634	***	50.1	0.95
Citizen science (garden birdwatch)	-0.00328	***	49.6	-0.0027	***	49.9	0.83

Running models with national parks only was difficult because they are scarce and agglomerated in mountains. Hence, the lack of statistical power would have made the comparison difficult. Instead, we tested if considering distance to a park (national or regional) rather than regional parks only increase or decrease the percentage of deviance explained by models. For four out of the five PEBs, considering all parks allowed a higher deviance explained than considering regional parks only, suggesting that national parks have a qualitatively similar impact than regional parks, while we cannot compare them from a quantitative point of view.

Table S2 – Comparison of percentage of deviance explained by models using as response variables distance to regional parks only vs all parks for all models.

PEB	Without exposure to nature		With exposure to nature	
	Regional parks only	All parks	Regional parks only	All parks
Vote (E. Joly, 2012)	28.4875	28.6969	30.0471	30.1281
Vote (EELV European elections, 2014)	34.6145	34.7385	35.0529	35.1224
NGO (donation or purchase to WWF)	94.5997	94.6094	94.6894	94.6927
NGO (membership to LPO in 2016)	50.0559	50.0360	50.1378	50.1134
Citizen science (garden birdwatch)	49.6228	49.6565	49.8721	49.8934

Chapitre 5

Autres contributions scientifiques

Durant ces trois ans, j'ai contribué à d'autres projets directement reliés aux objectifs de ma thèse, soit en encadrant des stages de Master 1, soit en tant que co-auteur d'articles. Je vais ici présenter succinctement ces travaux.

1. Les stagiaires font le printemps

Au cours de ma thèse, j'ai eu la chance d'encadrer trois stages M1 d'analyse de données, un à chaque printemps, sous le regard de ma directrice de thèse. Pour chacun de ces stages, j'ai imaginé et rédigé le sujet et pris en charge la publication des offres et la sélection des candidat-e-s. Durant leur stage, j'ai encadré Théo Daön, Aminetou Ciré et Loïse Huot au jour le jour, en leur apportant les outils analytiques nécessaires et en les accompagnant dans la réalisation des analyses, l'interprétation des résultats et la rédaction de leur rapport.

1.1 Mesure de l'impact des aires protégées d'Europe occidentale sur la diversité des papillons de jour (Rhopalocera)

Entre avril et juin 2018, nous avons accueilli Théo Daön, un étudiant de première année du Master Ecologie Fonctionnelle, Comportementale et Evolutive de l'Université de Rennes 1. Théo a analysé les données issues du suivi européen des papillons de jour (Rhopalocères) du « *European Butterfly Monitoring Scheme* (van Swaay et al., 2008), un programme de sciences participatives mené dans de nombreux pays européens. Après avoir filtré les données issues de quatre pays avec un suivi suffisant (Royaume-Uni, Irlande, Pays-Bas et Allemagne), Théo a comparé les assemblages des différents points de suivi en fonction de la couverture de ces sites par des aires protégées, avec une interaction entre la protection et l'habitat majoritaire sur le site. La démarche méthodologique est très proche de celle développée dans le Chapitre 1 de cette thèse.

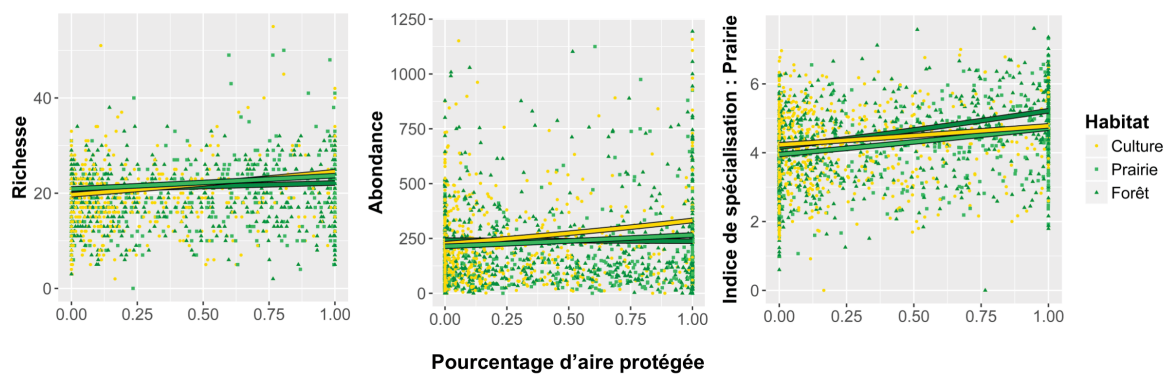


Figure 1 – Effet de la couverture des sites par des aires protégées sur la diversité en Rhopalocères (richesse, abondance, spécialisation aux prairies) pour trois habitats. Les modèles utilisés (GAMs) contrôlent pour l'altitude, la longueur du transect échantillonné et l'autocorrélation spatiale.

Ces résultats montrent que la richesse spécifique et l'abondance totale des Rhopalocères augmentent avec la proportion de couverture par des aires protégées, notamment en contexte agricole (Fig.1A-B). Ils montrent également une augmentation de la spécialisation des assemblages avec la protection (Fig.1C) et vont donc dans le sens des résultats des Chapitres 1 et 2.

1.2 Quelles caractéristiques naturelles du paysage sont corrélées à l'adoption de comportements pro-environnementaux en France ?

Entre avril et mai 2019, Aminetou Ciré, en Master Biodiversité Ecologie et Evolution à l'Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), a réalisé son stage au CEFE en lien avec mes recherches en Psychologie de la Conservation. L'objectif du stage d'Aminetou était de creuser la corrélation mise en évidence dans le Chapitre 4 de cette thèse entre la naturalité des communes et les comportements pro-environnementaux (CPE). Ainsi, elle a calculé des métriques basées sur l'utilisation du sol autour des communes (proportion de forêts, de végétation naturelle, d'espaces agricoles et d'espaces urbanisés), l'empreinte écologique (« *Human Footprint* ») des communes, et la distance de chaque commune à une ville de plus de 50 000 habitants. Elle a ensuite observé la corrélation entre ces métriques et les CPE utilisés dans le Chapitre 4.

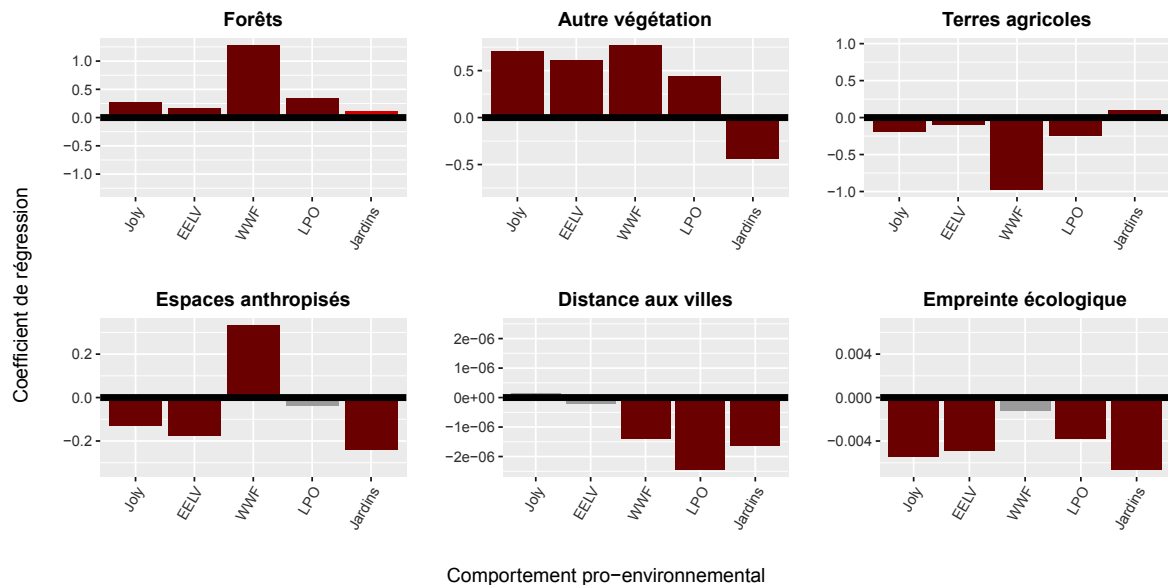


Figure 2 – Coefficients de régression de modèles estimant l'effet des variables de naturalité sur les CPE dans les communes de France de plus de 500 habitants. Ces coefficients proviennent de modèles linéaires simples réalisés sur les résidus de GAMs expliquant les CPE en fonction de variables socio-économiques (taille de population, salaire moyen, proportion de retraités) et autocorrélation spatiale. Les cinq CPE étudiés sont la proportion par commune de vote pour Eva Joly aux élections présidentielles de 2012 (Joly), ou pour EELV aux élections européennes de 2014 (EELV), le nombre de donateur-riche-s à WWF (WWF), le nombre d'adhérent-e-s à la LPO en 2016 (LPO) ou le nombre de participant-e-s au programme 'Oiseaux des jardins' (Jardins).

Les résultats de ce stage mettent en évidence une forte association positive entre végétation naturelle (forêt ou autre) et les CPE (Fig.2). A l'inverse, la proportion de terres agricoles, la proportion d'espaces anthropisés et l'empreinte écologique sont négativement corrélées avec les CPE (Fig.2). Ces résultats confirment donc la robustesse du lien entre naturalité de l'utilisation des sols et CPE mis en évidence dans le Chapitre 4. En revanche, la corrélation négative entre CPE et distance aux villes est contraire aux hypothèses. Elle suggère que les CPE sont plus importants dans les communes de grande taille, soulignant là-encore l'effet social des villes sur ces comportements.

1.3 Évaluation de l'efficacité des aires protégées urbaines pour la conservation de l'avifaune en Amérique latine

Au printemps 2020, en pleine période de confinement dû au Covid-19, Loïse Huot, en Master Patrimoine Naturel et Biodiversité à l'Université de Rennes 1 a fait son stage de Master 1 dans notre équipe dématérialisée. A l'origine de ce stage est le cas du «*Parque Nacional de Tijuca*», constitué de 40km² de forêt tropicale humide et situé en plein cœur de la ville de Rio de Janeiro au Brésil. Nous nous sommes demandé quelle biodiversité pouvait persister dans de telles aires protégées, dans ce contexte d'anthropisation extrême, par rapport à des aires protégées en contexte rural. Loïse a identifié 12 aires protégées urbaines couvertes par de la forêt tropicale en Amérique latine (en cœur de ville ou en périphérie immédiate) et a étudié leurs assemblages en utilisant les données eBird utilisées dans le Chapitre 3 de cette thèse. Pour comprendre l'effet du contexte urbain sur les aires protégées, Loïse a comparé ces aires protégées urbaines (APU) à des aires protégées contrôle (APC). Ces APC étaient semblables à l'APU d'un point de vue écologique mais étaient localisées en contexte non-urbain. Loïse a calculé différents indices de diversité sur les assemblages d'oiseaux et a ensuite utilisé un modèle mixte expliquant les indices de diversité mesurés dans les checklists en fonction du statut de l'aire protégée (urbain / contrôle), de variables de contrôle (durée d'échantillonnage et expertise des observateur-riche-s), avec un effet aléatoire sur les paires de sites.

Les résultats de ce stage suggèrent que les assemblages des APU sont en moyenne moins diversifiés que ceux des APC mais qu'ils conservent tout de même une diversité importante (Fig.3). En effet, la richesse spécifique est en moyenne 11% inférieure dans les APU, alors que l'abondance est diminuée de 33%. De plus, les assemblages des APU présentent légèrement moins d'espèces spécialistes des forêts (- 4%), et nettement moins d'espèces à petite distribution (- 30%) et d'espèces menacées ou quasi-menacées (- 59%). En revanche, les assemblages des APU contiennent plus d'espèces non-natives que les APC (+187%). Ces résultats mettent donc en évidence l'importance du contexte dans lequel les aires protégées s'inscrivent et mettent en garde contre la tendance actuelle visant à faire des aires protégées des îles d'habitats naturels inscrits dans une matrice d'habitats fortement anthropisés. Néanmoins, ces résultats montrent que les assemblages des APU sont relativement riches et méritent donc d'être préservés.

Loïse travaille actuellement sur la rédaction d'un article scientifique pour valoriser les résultats de son stage, en collaboration avec Ana S.L. Rodrigues, David P. Edwards et moi-même.

2. Collaborations

2.1 Mesure de l'efficacité de la convention Ramsar dans la conservation des oiseaux d'eau hivernants de Méditerranée

En début de thèse, j'ai été invité par Elie Gaget à collaborer à un article de sa thèse. Ce projet visait à mesurer l'effet sur les populations hivernales d'oiseaux d'eau de la désignation de zones humides en sites Ramsar. En utilisant les données des comptages d'oiseaux d'eau de Wetlands International tout autour de la Méditerranée, cette étude compare les tendances de populations

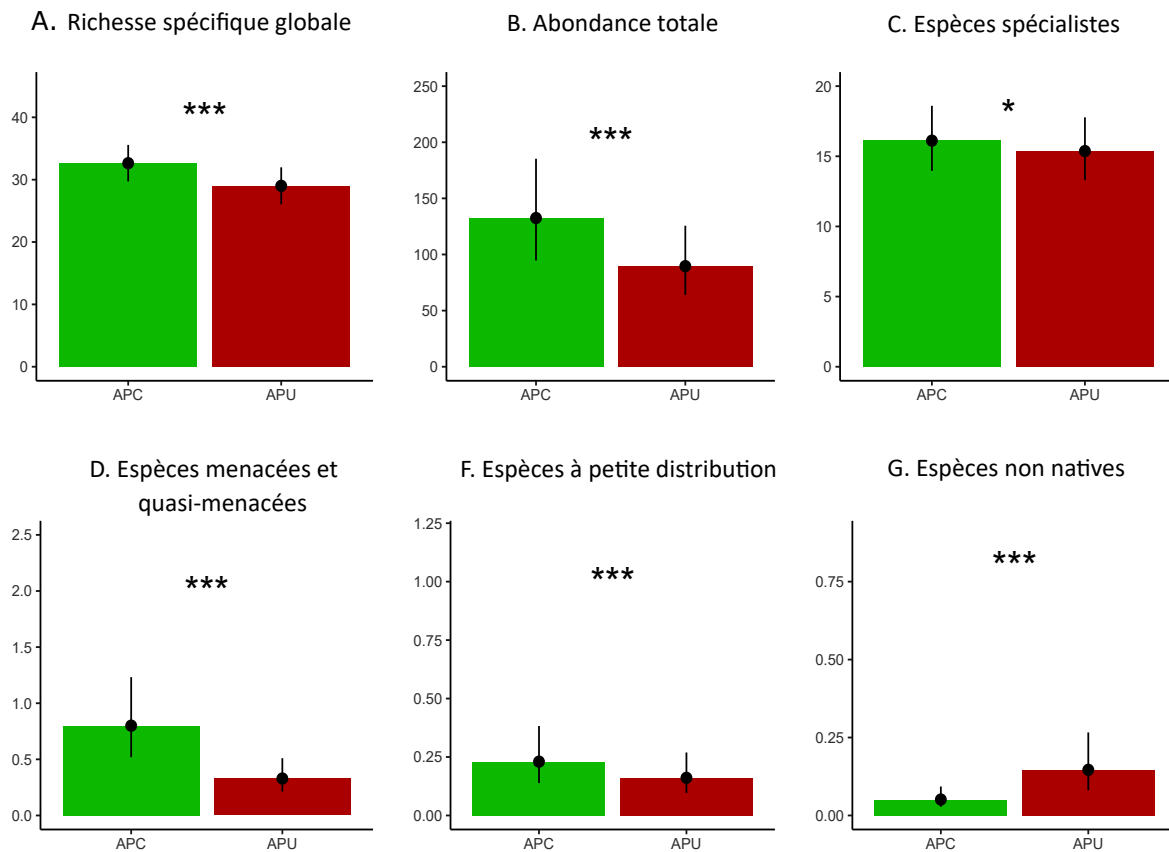


Figure 3 – Différences de diversité en oiseaux entre des checklists réalisées dans 12 aires protégées urbaines (APU, en rouge) et des aires protégées similaires servant de contrôle (APC, en vert) en Amérique latine. Les P-values sont indiquées par les étoiles sur les graphiques avec $0.05 > * > 0.01 > ** > 0.001 > *** > 0$.

d’oiseaux d’eau entre les sites protégés par la convention Ramsar et les sites non protégés par cette convention. Ma contribution à ces travaux a principalement consisté à commenter le manuscrit à différentes étapes, notamment pour y injecter la littérature sur l’efficacité des aires protégées.

Ces travaux suggèrent que les sites Ramsar sont localisés dans des zones à forte importance pour les oiseaux d’eau puisque les abondances y sont plus importantes depuis des décennies (Fig.4). En revanche, leur efficacité semble limitée puisque seules les espèces à fort enjeu de conservation au Maghreb voient leurs tendances positivement impactées par la désignation comme site Ramsar. Les résultats de cet article suggèrent que les aires protégées Ramsar sont actuellement trop peu efficaces mais que l’exemple positif au Maghreb devrait motiver les efforts pour augmenter l’efficacité de ces aires protégées, notamment par l’adoption et le suivi de plans de gestion.

Article publié : Gaget, E., Le Viol, I., Pavón-Jordán, D., Cazalis, V., Kerbiriou, C., Jiguet, F., Popoff, N., Dami, L., Mondain-Monval, J. Y., Defos du Rau, P., Abdou, W. A. I., Bozic, L., Dakki, M., Encarnação, V. M. E., Erciyas-Yavuz, K., Etayeb, K. S., Molina, B., Petkov, N., Uzunova, D., Zenatello, M., Galewski, T. (2020). Assessing the effectiveness of the Ramsar Convention in preserving wintering waterbirds in the Mediterranean. *Biological Conservation*, **243**, 108485. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108485>

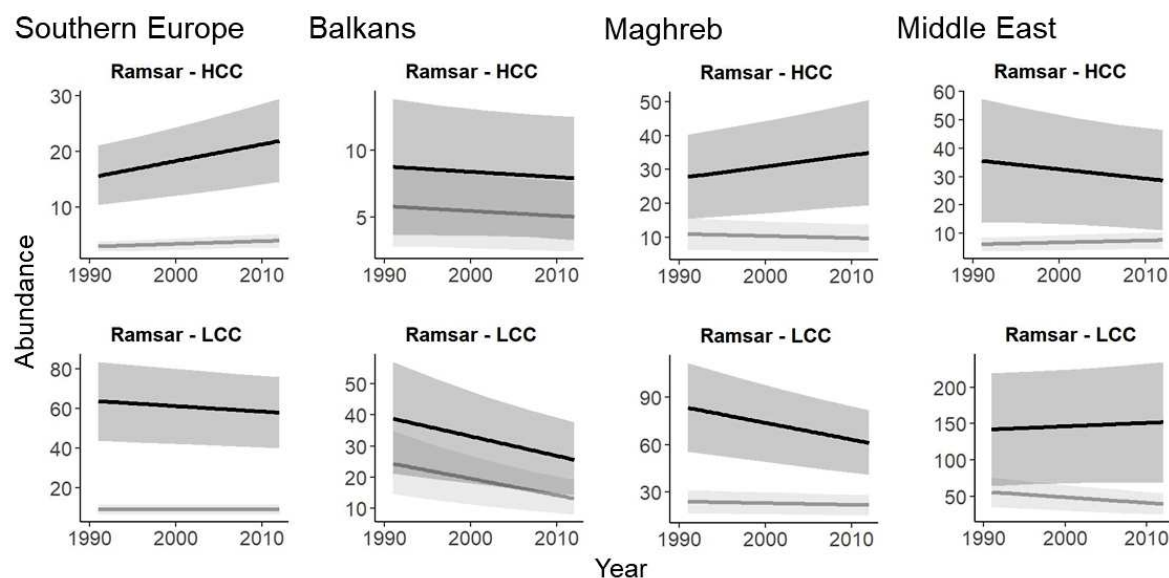


Figure 4 – Tendances de populations des espèces d'oiseaux d'eau dans les sites Ramsar (lignes noires) et hors des sites Ramsar (lignes grises) pour les espèces à fort enjeu de conservation (HCC, c'est-à-dire les espèces inscrites dans l'annexe II de la convention de Berne) et celles à enjeu plus faible (LCC, c'est-à-dire les espèces inscrites dans l'annexe III de la convention de Berne) pour quatre zones géographiques de la Méditerranée.

2.2 Le défi à multiples facettes d'évaluer l'efficacité des aires protégées

Comme cela a été expliqué et illustré dans cette thèse, les aires protégées ne peuvent efficacement conserver la biodiversité qu'en remplissant un grand nombre de critères (suffisamment étendues, localisées sur les sites importants, bien connectées, localement efficaces...). Grâce à l'invitation d'Ana S.L. Rodrigues, j'ai participé à la publication d'un commentaire visant à conceptualiser les différentes facettes de l'efficacité des aires protégées, leurs interrelations et l'historique de leur apparition dans la littérature scientifique. Cet article permet une meilleure compréhension des enjeux liés aux aspects qualitatifs de l'expansion des aires protégées ainsi qu'une vision actuelle des travaux scientifiques nécessaires à la mesure globale de leur efficacité. Je ne détaille pas ici son contenu puisqu'il a été largement repris pour la rédaction de la troisième partie de l'introduction générale de cette thèse (y compris la Fig.3).

Article publié : Rodrigues, A.S.L., Cazalis, V. (2020). The multifaceted challenge of evaluating protected area effectiveness. *Nature Communications*, 11 : 5147. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18989-2>

2.3 Revue des progrès concernant les aires protégées entre 2010 et 2020

L'objectif d'Aichi 11, adopté en 2010, fixait que les aires protégées devaient couvrir en 2020 17% de la surface continentale et 10% de la surface marine, particulièrement les sites importants pour la biodiversité, à travers un réseau connecté, efficace et équitable d'aires protégées. A l'approche du terme des objectifs d'Aichi, et des négociations des prochains objectifs internationaux (qui auront lieu lors de la COP15 à Kunming), Sean L. Maxwell et James E.M. Watson de l'Université de Queensland ont mené une revue des progrès de la couverture et effets des aires protégées durant

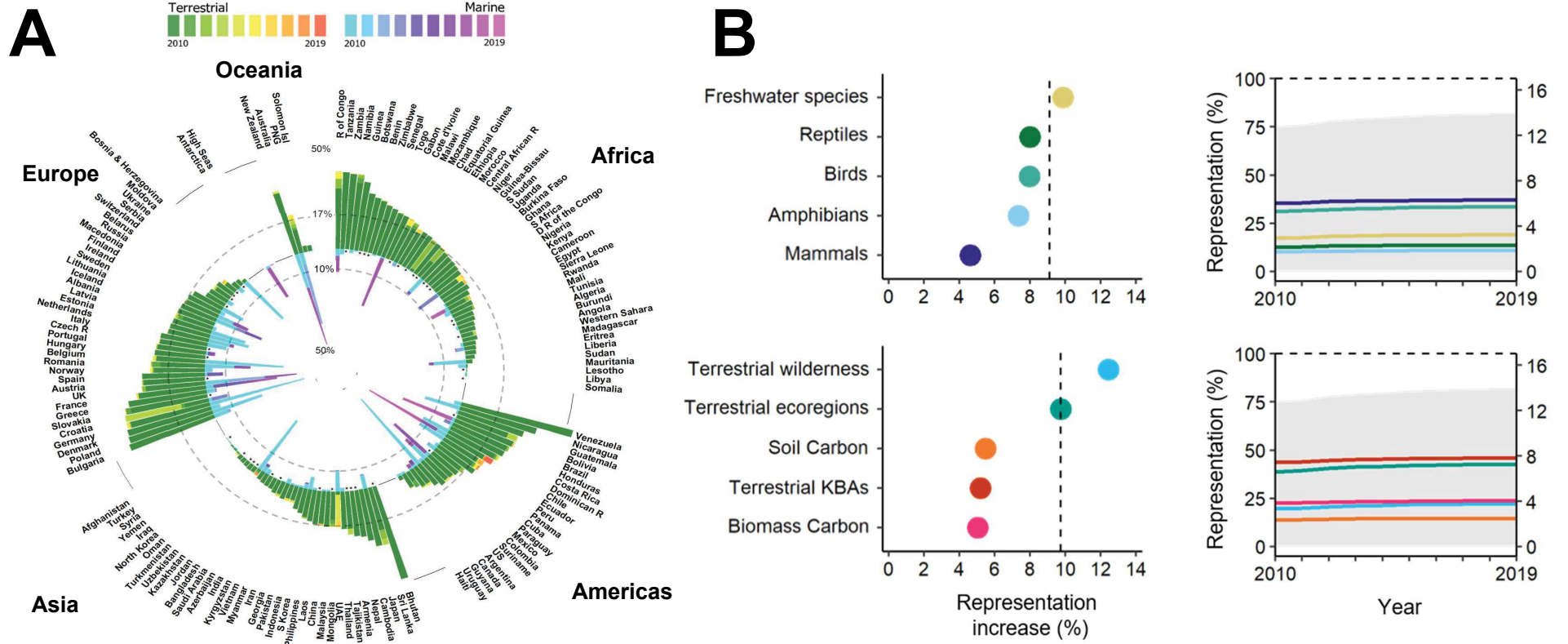


Figure 5 – Progrès des aires protégées réalisés entre 2010 et 2020 en terme de couverture des pays (A) et en terme de représentation des espèces et écosystèmes (B). Sur le graphique A, le vert foncé (bleu clair pour le marin) représente la couverture en aire protégées en 2010, tandis que les autres couleurs représentent le gain entre 2010 et 2020. Le graphique B montre le gain de représentativité des aires protégées pour différents groupes d'espèces terrestres (haut) et zonages (bas) entre 2010 et 2020; la ligne verticale en pointillés montre le taux d'augmentation de la couverture d'aires protégées continentales sur la même période.

cette décennie. J'ai été invité à collaborer à ce travail, participant notamment à la rédaction de la partie révisant les progrès réalisés en terme d'efficacité des aires protégées et en apportant une aide technique à la réalisation de certaines figures.

Cet article montre notamment que l'expansion des aires protégées a été moins importante qu'attendue jusqu'à présent (Fig.5A). En effet, alors que la couverture terrestre des aires protégées devaient atteindre 17% en 2020 d'après les engagements pris en 2010 (SCBD, 2010), elle n'est actuellement que de 15.0% (UNEP-WCMC, IUCN and NGS, 2020), un chiffre qui devrait augmenter dans les prochains mois suite d'après le Secrétariat de la Convention sur la Diversité Biologique. De plus, il montre que l'expansion qui a été réalisée entre 2010 et 2019 s'est traduite par une augmentation très faible de la représentation des espèces et des écosystèmes dans les aires protégées (Fig.5B). L'article met également en évidence, en compilant les informations disponibles dans la littérature, une connexion trop faible des aires protégées et un investissement trop faible dans leur gestion, menant à une efficacité trop faible. Enfin, l'article suggère des points importants à prendre en compte dans le choix des prochains objectifs internationaux concernant les aires protégées, qui devraient être fixés à la COP 15 pour la biodiversité en mai 2021.

Article publié : Maxwell, S.L., Cazalis, V., Dudley, N., Hoffmann, M., Rodrigues, A.S.L., Stolton, S., Visconti, P., Woodley, S., Maron, M., Strassburg, B.B.N., Wenger, A., Jonas, H.D., Venter, O., Watson, J.E.M. (2020). Area-Based Conservation in the twenty-first century. *Nature*, **586** : 217-227. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2773-z>

Discussion générale

1. Rappel des principaux résultats

Les deux premiers chapitres de cette thèse avaient pour but de mesurer l'effet des aires protégées sur les populations d'oiseaux. Le Chapitre 1, basé sur les données de la « *Breeding Bird Survey* » aux Etats-Unis et au Canada, montre que les assemblages des aires protégées ne présentent pas une richesse spécifique ni une abondance plus importante que les sites non-protégés ayant un habitat similaire. En revanche, les assemblages des forêts protégées étaient plus « typiques » que ceux des forêts non protégées, avec un effet positif de la protection sur les abondances des spécialistes de forêts et un effet négatif sur les espèces spécialistes de milieux ouverts. Le Chapitre 2, basé sur les données eBird dans huit points chauds de biodiversité en forêt tropicale humide montre également que les aires protégées n'ont pas d'effet sur la richesse spécifique des assemblages d'oiseaux mais qu'en revanche elles freinent l'homogénéisation biotique (en favorisant les espèces spécialistes des habitats forestiers, endémiques et menacées). Cet effet sur les espèces à fort enjeu de conservation est issu d'une action combinée des aires protégées sur la perte d'habitat et sur la dégradation de l'habitat.

Le Chapitre 3 utilise également les données eBird pour mesurer la sensibilité des espèces d'oiseaux d'Amérique aux activités humaines et confronter cette sensibilité aux stratégies actuelles de conservation. Il montre que les espèces les plus sensibles, qui ont donc besoin d'aires protégées avec des habitats intacts, se concentrent dans les forêts tropicales. Or nous ne trouvons aucune corrélation entre la sensibilité des espèces habitant une écorégion et son intensité de protection et identifions de nombreuses écorégions avec beaucoup d'espèces sensibles mais très peu de couverture d'aires protégées intactes. De ce fait, de nombreuses espèces sensibles ne disposent d'aucune aire protégée intacte dans leur aire de répartition. De plus, beaucoup d'aires protégées subissent une dégradation des habitats, particulièrement dans les écorégions où beaucoup d'espèces sont hautement sensibles.

Enfin, le Chapitre 4 s'intéresse à l'effet des aires protégées sur les comportements humains en France. Nous y montrons que les habitants des communes abritées ou situées à proximité d'un parc naturel adoptent en moyenne plus de comportements pro-environnementaux que les habitants de communes éloignées des parcs. Nourris par des théories et résultats empiriques de Psychologie de la Conservation, nous suggérons que les aires protégées permettent à leurs habitants un contact privilégié avec la nature et les exposent à des actions de sensibilisation. Ces deux processus induisent une meilleure connexion entre les habitants et la nature ce qui permet l'augmentation des comportements pro-environnementaux.

Dans leur ensemble, ces travaux contribuent à l'augmentation des connaissances dans différents domaines que sont la Biologie de la Conservation, l'Ecologie et la Psychologie de la Conservation. Ils mettent également en évidence le rôle clé des sciences participatives dans l'acquisition de connaissances, ainsi que l'importance des données spatiales publiques. Je vais ici détailler les différents apports de cette thèse à ces disciplines, tout en identifiant des perspectives, avant de conclure.

2. Apports de cette thèse en Biologie de la Conservation

La contribution de cette thèse à la littérature en Biologie de la Conservation porte principalement sur l'efficacité individuelle des aires protégées. En effet, par les deux premiers chapitres, nous renforçons la littérature méthodologique sur la mesure de l'efficacité des aires protégées à partir de données de sciences participatives et apportons de nouvelles preuves de leur efficacité en tant qu'outil de conservation. En particulier, nous montrons que les aires protégées sont un rempart efficace contre l'homogénéisation biotique en évitant l'extinction locale des espèces spécialistes, endémiques ou menacées (Chapitres 1, 2, 5). De tels résultats étaient déjà présents dans la littérature (Hiley et al., 2016; Gray et al., 2016; Kerbiriou et al., 2018) mais restent peu nombreux relativement à l'importance des aires protégées en tant qu'outil de conservation. De plus, la focalisation du Chapitre 2 sur les zones tropicales qui sont des zones prioritaires pour la conservation est assez novatrice puisque la majorité des connaissances se concentrent en Amérique du Nord, en Europe, et Océanie pour des questions de disponibilité des données. Ces résultats sont d'autant plus importants que les zones étudiées sont des points chauds de biodiversité, combinant fort taux d'endémisme et de perte d'habitat, et doivent donc faire l'objet d'une protection très efficace.

De nombreux travaux restent néanmoins nécessaires dans le futur, afin de comprendre plus en finesse l'effet des aires protégées. Notons d'ailleurs qu'ils seront de fait toujours nécessaires. En effet, l'efficacité des aires protégées étant dynamique, la mesure de leur effet devra régulièrement être mise à jour.

Un premier axe à creuser, dans l'optique de mieux isoler l'effet des aires protégées des biais de localisation, serait d'utiliser des tendances de populations plutôt que de comparer la biodiversité entre sites protégés et non-protégés à un temps T . L'utilisation de tendances permettrait de mesurer et distinguer l'effet du biais de localisation de l'effet des aires protégées de manière plus fine. En effet, la différence de diversité lors de l'implémentation de l'aire protégée peut être un indice du biais de localisation tandis que la différence de tendances sera liée à l'efficacité à proprement parler des aires protégées. Cette approche temporelle permet également de mesurer l'efficacité absolue des aires protégées afin de savoir si elles parviennent à stopper les déclin de population ou seulement à les réduire. Au contraire, des approches statiques comme celles utilisées dans les deux premiers chapitres de cette thèse ne permettent que de dire si les aires protégées ont un effet positif relativement aux sites non-protégés. Ce type d'approche temporelle a été utilisé dans quelques études mais qui sont principalement limitées à l'Europe car les données permettant ces analyses sont très rares, par exemple sur les oiseaux communs (Gamero et al., 2017; Pellissier et al., 2013) ou sur les oiseaux d'eau avec l'étude de Gaget et al. (2020) à laquelle j'ai contribué (Chap.5-2.1). D'ici quelques années il sera possible de réaliser de telles études temporelles dans les zones tropicales grâce aux données eBird, qui commencent à être utilisées pour mesurer des tendances de populations (Horns et al., 2018; Robinson et al., 2018; Neate-Clegg et al., 2020). Il convient toutefois de préciser que l'utilisation de données temporelles ne règle pas le problème du choix du contrôle (développé en partie 4 de l'Introduction Générale). En effet, si les

aires protégées sont localisées dans des sites peu convoités par l'activité économique, alors elles montreront des tendances de populations moins négatives, même si leur création n'a aucun effet réel sur le terrain.

Un second axe pour affiner nos connaissances sur l'efficacité des aires protégées consisterait à mesurer une efficacité différenciée des aires protégées selon les caractéristiques de la protection, afin de comprendre quel type de protection est la plus efficace. Cela a été exploré par exemple par Geldmann et al. (2018) qui trouvent un effet plus positif des aires protégées sur les tendances de populations dans les aires protégées qui sont jeunes et petites et celles qui ont des moyens humains et financiers suffisants. C'est ce qui a été fait en marge du Chapitre 1 de cette thèse (en comparant l'effet des aires protégées de manière stricte à l'effet de toutes les aires protégées), une tentative qui illustre bien les difficultés de puissance statistique liées à cette démarche. Cette idée peut être poussée plus loin en cherchant à mesurer l'efficacité des aires protégées à l'échelle de chaque aire protégée (par exemple quelle est la différence faite par le Parc National des Ecrins). Une telle mesure permettrait une meilleure compréhension de ce qui fait qu'une aire protégée fonctionne et de mieux identifier les aires protégées nécessitant un renfort de protection. C'est en partie ce qui a motivé la création de la base de données PAME (*Protected Area Management Effectiveness database*) qui, pour l'instant, contient principalement des informations sur les objectifs et moyens employés à la protection (Coad et al., 2019; UNEP-WCMC & IUCN, 2020). Les jeux de données utilisés dans cette thèse, qu'ils contiennent des informations géographiques (avec les occupations du sol, l'empreinte écologique ou les taux de déforestation) ou des données d'abondance d'espèces d'oiseaux, pourraient potentiellement permettre de calculer de manière systématique des indices d'efficacité pour chaque aire protégée et ainsi compléter cette base de données. Par exemple, nous pourrions imaginer utiliser les rasters de déforestation développés par Hansen et al. (2013) pour calculer le taux de déforestation de chaque aire protégée. Une autre possibilité serait d'utiliser l'indice de sensibilité développé dans le Chapitre 3 pour mesurer l'adéquation entre la sensibilité des espèces présentes dans une aire protégée et le niveau de dégradation de ses habitats.

Une troisième perspective serait de s'intéresser à la variation de l'efficacité des aires protégées en fonction du contexte autour de l'aire protégée. En effet, une aire protégée située au cœur de la forêt amazonienne ne connaît pas les mêmes enjeux qu'une aire protégée située sur le front de déforestation, en zone agricole, ou en bordure de ville. C'est ce qui a motivé le stage de Loïse Huot (Chap.5-1.3), qui a montré que les aires protégées urbaines dans les forêts tropicales d'Amérique latine abritent une diversité d'espèces d'oiseaux importante mais légèrement diminuée par rapport aux aires protégées non-urbaines. En particulier, les aires protégées urbaines contiennent moins d'espèces menacées, un peu moins d'espèces à petite distribution et de spécialistes, tandis qu'elles contiennent plus d'espèces non-natives. Mesurer l'efficacité des aires protégées en fonction du contexte de pression anthropique dans lequel elles s'inscrivent, de manière plus générale, semble nécessaire.

En plus des contributions sur l'efficacité locale des aires protégées (Chapitres 1 et 2), ma thèse a contribué à renforcer la littérature sur l'efficacité du réseau des aires protégées. Le Chapitre 3 met

notamment en évidence une déconnexion spatiale entre les besoins d'habitats intacts des espèces et la qualité des habitats des aires protégées. Ainsi, de nombreuses espèces à forte sensibilité aux pressions humaines ne disposent pas d'aires protégées intactes dans leur aire de répartition, ce qui rend les aires protégées incapables de préserver efficacement ces espèces. Cette étude montre donc que la qualité des sites qui sont protégés est une dimension essentielle à considérer dans les stratégies de conservation et dans la mesure de l'efficacité de ces stratégies. Elle suggère donc que la qualité des sites devrait être plus présente dans les analyses sur l'efficacité des réseaux d'aires protégées, notamment ceux liés à la couverture de la distribution des espèces par les aires protégées (par exemple Butchart et al. (2015)).

En outre, ma thèse a contribué à la littérature sur les différentes facettes de l'efficacité des aires protégées. En particulier, ma collaboration à un article mené par Ana S.L. Rodrigues m'a permis de participer à un effort de conceptualisation des différentes facettes de l'efficacité des aires protégées, de leur historique et de leurs interconnexions (Chap.5-2.2). L'article mené par Sean L. Maxwell et James E.M. Watson, auquel j'ai également eu la chance de contribuer (Chap.5-2.3), met en évidence la non-atteinte de l'objectif d'Aichi 11 (tant en terme de surface couverte aujourd'hui par les aires protégées que par leurs aspects qualitatifs) et suggère des défis pour les futurs objectifs internationaux sur les aires protégées. Ces deux articles pointent une perspective majeure concernant la mesure de l'efficacité des aires protégées qui consiste à combiner les différents aspects de l'efficacité. En particulier, combiner l'efficacité locale des aires protégées à leur étendue globale et à leur couverture des sites les plus importants permettrait de quantifier de façon unifiée leur contribution à la conservation de la biodiversité. Cette capacité à mesurer de façon unifiée l'effet des aires protégées sur les espèces est d'autant plus importante que de nombreux scientifiques appellent les gouvernements à adopter des objectifs basés sur les résultats (par exemple « stopper le déclin de la biodiversité » ou « empêcher l'extinction des espèces menacées ») plutôt que sur les efforts de protection (par exemple « protéger 17% de la surface continentale »). C'est notamment ce que suggèrent Visconti et al. (2019) dans leur proposition d'objectif post-2020 : « *The value of all sites of global significance for biodiversity, including key biodiversity areas, is documented, retained, and restored through protected areas and other effective area-based conservation measures* ». De tels objectifs, également plaidés par le comité scientifique associé à la Convention pour la Diversité Biologique (le SBSTTA; SCBD (2019)), sont très prometteurs mais présenteraient un défi majeur quant à la mesure de leur accomplissement. En effet, cela nécessiterait de croiser l'efficacité des aires protégées sur la biodiversité (comme nous l'avons mesurée dans les Chapitres 1 et 2) et leur étendue et couverture des sites importants pour mesurer la perte de biodiversité qu'elles empêchent globalement.

3. Apports de cette thèse en Ecologie

Les trois premiers chapitres de cette thèse soutiennent des études précédentes mettant en évidence l'homogénéisation des assemblages en soulignant le faible effet des activités humaines sur la richesse spécifique malgré une transformation importante des assemblages. En effet, ils montrent chacun à leur façon un impact plus important des activités humaines sur les espèces

spécialistes, à faible distribution et menacées, ce qui est typiquement observé dans le processus d'homogénéisation biotique (Clavel et al., 2011; McKinney and Lockwood, 1999; Finderup Nielsen et al., 2019). Des résultats similaires ont été obtenus lors du stage de Théo Daön sur l'effet des aires protégées sur les assemblages de Rhopalocères en Europe de l'Ouest (Chap.5-1.1). Nos résultats se joignent donc naturellement aux nombreuses études suggérant que les indices de richesse spécifique ou d'abondance totale ne sont pas des indices suffisants pour décrire la dynamique de la biodiversité et les transformations des assemblages (Dornelas et al., 2014; Hillebrand et al., 2018). Ces résultats mettant en évidence une stabilité de la richesse spécifique posent d'importantes questions sur les processus écologiques sous-jacents et notamment sur l'évolution temporelle de la composition des assemblages. En effet, nous pouvons nous demander si l'apparition des espèces les plus adaptées à la pression humaine précède, succède ou est simultanée à l'extinction locale des espèces les plus sensibles. Une perspective importante, pour mieux appréhender la dynamique temporelle du processus d'homogénéisation biotique, serait d'utiliser des données temporelles afin de comparer les dynamiques de populations des espèces en déclin (par exemple les spécialistes) et des espèces en augmentation qui remplacent les premières (par exemple les généralistes).

La mesure de sensibilité à la pression humaine, développée dans le Chapitre 3, pourrait permettre une meilleure compréhension de l'hétérogénéité de l'impact des activités humaines entre espèces. En effet, nous mettons en évidence la variabilité, au sein d'un même écosystème de la réponse des espèces aux pressions humaines ainsi qu'une structuration spatiale et fonctionnelle de cette sensibilité. Il pourrait être intéressant de chercher à mieux comprendre l'origine de cette variabilité entre espèces et écosystèmes. Plus précisément, il serait pertinent de tester si cette variabilité est due à une pré-adaptation de certaines espèces au dérangement ou si elle résulte de processus de filtres d'extinction qui font que les espèces les plus vulnérables ont déjà disparu de ces écosystèmes. Il serait donc intéressant de creuser les liens entre la sensibilité et les traits fonctionnels des espèces pour comprendre l'origine biologique de cette variabilité. De plus, cet indice de sensibilité pourrait s'avérer utile pour éclairer différents processus écologiques tels que l'homogénéisation biotique (en regardant si l'homogénéisation biotique induit le remplacement d'espèces sensibles par des espèces à faible sensibilité), la dette d'extinction (en étudiant si les espèces les plus sensibles ont une dette d'extinction plus courte; Kuussaari et al. (2009), Gibson et al. (2013)), ou encore des aspects évolutifs de sensibilité écologique (en mesurant la corrélation taxonomique de la sensibilité par exemple).

4. Apports de cette thèse en Psychologie de la Conservation

Le petit pas de côté vers la Psychologie de la Conservation réalisé dans le Chapitre 4 a permis d'ouvrir légèrement le rôle actuel attribué aux aires protégées en les plaçant comme de potentiels catalyseurs de changements normatifs. Ce travail pourrait ainsi permettre d'augmenter l'importance des approches de sciences sociales dans les stratégies de conservation en montrant l'impact positif que peuvent avoir les aires protégées sur les comportements humains.

Au-delà des résultats obtenus, ce chapitre ainsi que le stage d'Aminetou Ciré (Chap.5-1.2)

peut apporter une ouverture méthodologique à la discipline en montrant l'utilité des approches quantitatives pour faire émerger des patrons à large échelle dans une discipline qui utilise principalement des enquêtes sociologiques réalisées sur un nombre d'individus restreint (Clayton and Myers, 2015a). Bien sûr, l'approche quantitative et corrélative que j'utilise est accompagnée de nombreuses limites. La principale est la difficulté de mettre en évidence des liens causaux entre les variables, là où une approche plus individualisée permet une plus grande finesse d'analyse sur les processus en jeu. Mais la combinaison de ces deux approches (l'une basée sur des études approfondies sur quelques individus et l'autre quantitative sur un grand nombre d'individus) semble prometteuse en permettant la vérification à large échelle de patrons identifiés par une approche ciblée sur quelques individus.

5. Conclusion subjective

Pour conclure cette thèse, j'aimerais poser sur le papier quelques considérations plus personnelles, avec une subjectivité assumée. En premier lieu, je souhaite prendre le temps de discuter l'utilité concrète, si elle existe, de cette thèse. Ensuite j'aimerais évoquer quelques considérations sociétales liées à mes travaux.

5.1 Finalement, à quoi ça sert ?

Dès le début de mon parcours universitaire, j'ai été fortement attiré par la voie de la recherche mais régulièrement frappé d'incertitude sur l'utilité des travaux réalisés en conservation. N'en sait-on pas déjà assez? Ne vaudrait-il mieux pas travailler sur la sensibilisation, l'influence de politiques publiques ou simplement adopter un mode de vie correspondant à mes idéaux? Après de nombreuses réflexions et de riches discussions, j'ai finalement décidé de croire au travail académique et en ce sujet proposé par Ana, je me suis inscrit en thèse. Il me semble aujourd'hui essentiel de penser l'utilité réelle de ces travaux et d'exposer en toute transparence si je pense avoir participé à quelque chose d'utile ou bien si ma thèse n'était en réalité qu'un exercice intellectuel futile, aussi passionnant fût-il. Cela me semble d'autant plus important que l'utilité de mes recherches n'a pas sauté aux yeux de toutes les personnes à qui j'ai exposé mon sujet. J'ai été particulièrement frappé par cela au cours de l'été de vacances précédant le début de ma thèse, quand mon ami Maël m'a dit avec humour « La réponse de ta thèse c'est : Oui, les aires protégées protègent la nature. Je t'ai fait gagner trois ans » tandis qu'un chargé de mission en Camargue, à qui j'ai probablement mal vendu mon futur sujet, m'a dit de façon péremptoire « Ta thèse ne servira à rien, ça ne nous aidera pas à savoir quoi faire sur le terrain ».

Deux questions se posent pour penser l'utilité de ce travail de thèse : la connaissance issue des travaux est-elle utile? Cette connaissance peut-elle ensuite se traduire par des actions concrètes?

Commençons par la première question : a-t-on vraiment besoin d'analyses et d'articles scientifiques pour savoir si oui ou non les aires protégées sont efficaces? De mon point de vue, nous n'en avons pas besoin pour valider l'idée que les aires protégées constituent un outil pertinent pour la conservation. La logique suffit à valider cela : puisque les activités humaines induisent le déclin de la biodiversité, restreindre localement ces activités doit permettre un

meilleur état de la biodiversité. A mes yeux, la réelle question de ma thèse n'a donc jamais été de savoir si les aires protégées sont un outil efficace face au problème du déclin de la biodiversité (un peu comme on testerait l'efficacité d'un vaccin), mais plutôt de savoir si cet outil est bien utilisé. Ainsi, si je n'avais trouvé aucun effet des aires protégées sur la biodiversité, je n'aurais pas conclu qu'il fallait arrêter de créer des aires protégées, mais plutôt qu'un énorme effort de renforcement des mesures de protection devait être fait en leur sein. C'est donc en tant que contrôle des efforts de protection que l'efficacité des aires protégées me semble être quelque chose d'important à mesurer. Cela est d'autant plus crucial que les aires protégées répondent à des engagements internationaux des gouvernements, tels que l'objectif d'Aichi 11, qui ne peuvent être remplis que si les aires protégées sont efficaces, c'est-à-dire si elles permettent la conservation de la nature. En mesurant l'efficacité des aires protégées (comme dans les deux premiers chapitres de cette thèse), en questionnant les choix de localisation des nouvelles aires protégées (comme dans le Chapitre 3) ou en étudiant les effets sociaux des aires protégées (comme dans le Chapitre 4), je considère que mon travail est plutôt de vérifier l'effet réel des efforts de conservation mis en place par nos sociétés. A ce titre, je considère donc que la connaissance résultant de ma thèse a sa raison d'être et cela semble avoir à peu près convaincu Maël qui m'a dit récemment « Enfoncer une porte ouverte t'aura au moins permis de passer de l'autre côté ». Reste à savoir si elle est cantonnée aux cercles de lecture académiques ou si elle peut participer à des actions concrètes.

Ce point me paraît plus légitimement discutable mais plusieurs éléments me laissent espérer qu'une transformation de l'exercice académique réalisé lors de ma thèse en actions de conservation est possible. D'abord parce que j'ai vu que les travaux académiques servaient de base de travail ou d'arguments à différentes institutions. En tête, le programme environnemental des Nations Unies (UNEP) publie tous les deux ans un rapport sur les aires protégées (« *Protected Planet Report* ») qui se base principalement sur des études académiques pour évaluer l'état du réseau d'aires protégées et ainsi le succès des gouvernements à remplir leurs engagements. La publication du premier rapport global de l'IPBES m'a également donné l'impression que nos travaux pouvaient alimenter des messages importants à destination des décideurs politiques et de nos sociétés. Ensuite, j'ai eu la chance de collaborer avec des membres d'organisations internationales, notamment Stuart H.M. Butchart dans le Chapitre 2 et de nombreuses autres personnes grâce au travail mené par Sean L. Maxwell, qui m'ont laissé voir que ces institutions ont besoin d'études mettant en évidence l'effet des aires protégées, tant pour mettre en avant ce qui fonctionne que pour pointer du doigt ce qui doit être amélioré. Les études académiques me semblent donc un maillon important de la chaîne permettant d'influencer les politiques publiques internationales. J'ai également vu qu'il était possible de raccourcir cette chaîne par l'exemple de James E.M. Watson de l'Université de Queensland, avec qui j'ai eu le privilège de collaborer sur deux articles. Ce chercheur, spécialisé sur les questions d'aires protégées, a un impact direct sur les décisions internationales (notamment les objectifs post-2020) par son investissement dans différentes instances institutionnelles, notamment liées à la Convention sur la Diversité Biologique. Enfin, j'ai eu la chance d'expérimenter une autre façon de valoriser les résultats académiques grâce à la publication de deux communiqués de presse, liés à mon Chapitre

4 (printemps 2019) puis à mon Chapitre 2 (été 2020). Cela m'a fait toucher du doigt la position privilégiée que peuvent avoir les chercheur-se-s pour dialoguer avec la société et m'a également montré une porte d'entrée facilitée vers les instances publiques (par exemple l'OFB ou les conseils scientifiques de parcs avec qui j'ai pu échanger suite à la publication du communiqué sur les comportements pro-environnementaux).

Cette vision de l'utilité appliquée des travaux scientifiques, peut-être un peu restrictive, me laisse toutefois quelques points de frustration. En particulier, j'ai parfois une légère impression que la recherche sur ces thématiques consiste en une usine à gaz, réalisant des analyses complexes, mobilisant de grandes quantités de données pour finalement alimenter les discussions en conservation internationale par un message extrêmement simpliste, du type : « les aires protégées, c'est bien » ou « il faut faire attention à ce qu'elles soient efficaces ». De ce fait, il m'arrive encore de douter du besoin réel des analyses que je réalise. Ce doute m'atteint en général durant la phase d'analyses, quand je ressens que mon véritable moteur pour les réaliser n'est pas tellement ma conviction de leur nécessité mais plutôt un attrait ludique pour les jolies analyses, et s'estompe lors de la rédaction où l'impression d'une potentielle utilité me regagne. C'est donc un point de vigilance à garder, notamment au moment de la conceptualisation des analyses, l'idéal étant d'impliquer dès cette étape des membres d'organisations non académiques de conservation.

5.2 Quelles aires protégées et quelle société pour satisfaire mes envies ?

Mes travaux me placent dans la position, que j'accepte volontiers, d'un partisan de la création des aires protégées et notamment d'aires protégées intactes avec un fort niveau de restriction des activités humaines (dans le respect des besoins des populations locales bien évidemment). Mais cette vision semble contradictoire avec la position tenue dans le Chapitre 4, qui prône l'importance de la connexion entre humains et nature ainsi qu'avec mon positionnement personnel régulier de défenseur de la vie rurale. M'étant régulièrement heurté à cet apparent paradoxe durant ma thèse, j'aimerais ici en discuter rapidement. D'avance, je reconnais que les considérations développées dans cette partie sont pour l'instant majoritairement instinctives, mes recherches bibliographiques sur le sujet ayant été superficielles, mais j'espère pouvoir un jour m'y pencher avec plus de rigueur et, pourquoi pas, participer à la littérature sur ces sujets.

Restons, dans un premier temps, concentrés sur les aires protégées. Je suis convaincu qu'il est nécessaire d'avoir des aires protégées qui sont intactes de pression humaine comme défendu dans le Chapitre 3. Bien qu'elles soient principalement nécessaires dans les milieux tropicaux, je pense qu'elles doivent être présentes à travers le globe et ce afin de préserver les espèces les plus sensibles, mais également pour permettre à nos sociétés un accès à une référence sauvage, afin de nous rappeler ce qu'est l'altérité de la nature par rapport aux milieux anthropisés (Maris, 2018). Mais pour laisser de la place à la nature, le corollaire est qu'il faut concentrer nos activités dans d'autres espaces, qui ne seront donc pas constitués de nature intacte. Cependant, cela ne veut pas dire que cette nature intacte ne peut être visitée, au moins en partie. Une première voie de résolution de mon paradoxe est donc de reconnaître le besoin d'un gradient dans les aires protégées, avec une fraction complètement inaccessible (comme les réserves intégrales), d'autres

où l'accès est limité à de la visite, reconnaissant là l'altérité de la nature tout en s'autorisant à en profiter, comme on profite des tableaux d'un musée sans pour autant y ajouter notre touche de peinture (comme les parcs nationaux) et d'autres enfin, qui accueillent des activités humaines (les aires multi-usages).

Cet appel à créer des aires protégées intactes et à conserver une part de Terre sur laquelle les humains ne peuvent pas vivre, a une répercussion inévitable pour la partie du monde accueillant les humains : les concentrer. Pour autant, j'ai du mal à adhérer à l'idée qu'il faudrait, pour protéger la nature, concentrer notre impact sur quelques espaces où l'anthropisation serait maximale comme cela est souvent prôné par les défenseurs du « *Land sparing* ».

Ma principale réserve rationnelle sur ce sujet concerne l'idée que, pour minimiser les surfaces agricoles, l'intensification de l'agriculture serait la solution. En effet, l'agriculture intensive me semble très performante pour maximiser le rendement par heure de travail, mais pas nécessairement pour maximiser le rendement par surface de production. Ainsi, il me semble probable qu'une agriculture de petite échelle, moins mécanisée, plus diversifiée, en lien avec un tissu économique local est une meilleure voie pour concentrer les surfaces de production. Je pense donc que ce modèle agricole pourrait, contrairement à l'opposition souvent formulée dans le débat « *Land sparing / Land sharing* », être moins néfaste à la biodiversité locale, tout en présentant de meilleurs rendements par surface que l'agriculture intensive. Une condition importante de cette réalisation, néanmoins, est la structuration spatiale des surfaces agricoles pour éviter une fragmentation trop importante des espaces naturels.

Ma seconde réserve pour me positionner du côté du « *Land sharing* » est l'idée que la consommation serait indépendante des méthodes de production et de distribution. En effet, une hypothèse sous-jacente aux travaux du débat « *Land sparing / Land sharing* » est que des personnes habitant dans une société complètement urbanisée (et donc où la production est spatialement séparée des consommateur-rice-s) consommeront de la même façon que des personnes habitant dans une société où les consommateur-rice-s vivent au sein des lieux de production. Or, ayant encore la tête dans mes Cévennes natales, je ne peux croire à cela et je pense que les normes de consommation (en termes d'alimentation, de loisirs, de vacances, de mobilier, etc.) sont fortement influencées par notre milieu de vie et j'ai l'impression que les modes de vie urbains sont plus difficilement adaptables à une logique de décroissance économique que certains modes de vie ruraux. De ce fait, il me semble erroné de penser que la pression écologique générée par une personne est indépendante de son mode de vie et qu'il suffirait donc de structurer spatialement cette pression de manière optimale. Je suis donc là-encore réticent au fait d'opposer un modèle où les terres seraient complètement ségréguées (entre nature, agriculture intensive et milieux urbains) et un modèle où habitations et agriculture extensive seraient mélangées au détriment de la nature sauvage.

Plus globalement, je pense qu'un positionnement sur ces questions de distribution spatiale de la pression humaine ne peut s'abstraire d'un positionnement sur la source de la pression elle-même. En effet, on peut considérer que le travail lié aux aires protégées revient à répondre à la question : « comment structurer notre pression de manière à avoir le moins d'impact possible

sur la biodiversité » comme si la pression elle-même ne pouvait être remise en question. C'est pourquoi il me semble donc important de terminer cette thèse en exposant que la meilleure façon d'empêcher les déclin de biodiversité serait d'adopter des modes de vie permettant de diminuer cette pression, notamment en diminuant nos niveaux de consommation et en remettant en question le paradigme de croissance économique (Büscher et al., 2017). C'est cette nécessité de double positionnement des acteur-ric-e-s de la conservation qui est développée dans l'article de Martin et al. (2016) : "*The challenge for conservation scientists is thus to act on a day-to-day basis under the current context but, at the same time, make clear that the long-term prospects for conservation are dismal without a radical transition in attitudes and processes that govern our interactions with the biosphere.*"

5.3 Un rêve pour 2050, « *living in harmony with nature* »

Nous voilà maintenant en 2050, les humains ont enfin appris à laisser de l'espace à la biodiversité, à respecter la part sauvage du monde. Ainsi, à Altamira au Brésil, les deux jeunes aras hyacinthes, *Anodorhynchus hyacinthinus*, qui quittent pour la première fois la cavité dans laquelle ils ont éclos n'ont pas à craindre d'être mis en captivité. Ils peuvent tranquillement passer leur journée à casser des noix de Macadamia, en tentant d'échapper aux courses poursuites avec la harpie qui niche dans le voisinage. En Inde, les populations d'outardes à tête noire, *Ardeotis nigriceps*, ont retrouvé de belles tailles et il n'est pas rare d'observer des dizaines de mâles paradant dans une même prairie, cherchant à devenir plus gros qu'un bœuf en gonflant leur cou. Plus au sud, bien que certaines plages australiennes soient couvertes de béton, les sternes néréis, *Sternula nereis*, peuvent compter sur la sanctuarisation de nombreuses plages d'Australie et de Nouvelle Calédonie, leur promettant ainsi un avenir serein. Cap à l'ouest, dans les savanes africaines où les groupes de vautours oricous, *Torgos tracheliotos*, trouvent quotidiennement quantité de carcasses grâce aux dépôts des éleveur-se-s et à l'abondance persistante de grands mammifères sauvages. Il leur arrive tout de même de dormir le ventre vide parfois, entraînant des bruits d'estomac si forts que les impalas s'abritent dans les buissons, par crainte de l'orage. Les pies-grièches méridionales, *Lanius meridionalis*, dont une femelle vient de passer au-dessus de mon pot de départ à la retraite, ont elles aussi retrouvé de belles abondances grâce au retour en force de l'agriculture extensive à petite échelle et à la protection de zones de garrigues. Tout au nord, le harfang des neiges, *Bubo scandiacus*, mentionné dans l'introduction générale a laissé sa place à sa petite-fille qui occupe le même territoire. Mais ce territoire a maintenant un nom : « Aulalangnipugurvik » qui signifie en Inuktitut « L'endroit où nous n'irons pas ». Enfin, la coquette de Guerrero, *Lophornis brachylophus*, autrefois cantonnée à quelques dizaines de kilomètres carrés au Mexique a vu son aire de répartition quintupler sur les deux dernières décennies et continue de s'étendre. C'est sur les pentes de la Sierra Madre del Sur que se trouve le coulequin dont l'épanouissement d'une fleur avait ouvert cette thèse. Les lueurs crépusculaires n'éclairant plus que la canopée incitent la fleur de laquelle une coquette vient d'aspirer le nectar à refermer sa corolle. La coquette, constatant amèrement qu'elle ne pourra plus se nourrir aujourd'hui retourne vers son nid à quelques centaines de mètres de là et sur la route attrape un point de côté. Point qu'elle saisit du bout du bec et qu'elle pose délicatement ici, sur cette feuille, en guise de conclusion.

Références

- Agostinelli, C. and Lund, U. (2017). *R package \texttt{circular}: Circular Statistics (version 0.4-93)*. CA: Department of Environmental Sciences, Informatics and Statistics, Ca' Foscari University, Venice, Italy. UL: Department of Statistics, California Polytechnic State University, San Luis Obispo, California, USA.
- Allan, J. R., Venter, O., and Watson, J. E. M. (2017). Temporally inter-comparable maps of terrestrial wilderness and the Last of the Wild. *Scientific Data*, 4(1):1–8.
- Andam, K. S., Ferraro, P. J., Pfaff, A., Sanchez-Azofeifa, G. A., and Robalino, J. A. (2008). Measuring the effectiveness of protected area networks in reducing deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42):16089–16094.
- Anderson, E. and Mammides, C. (2019). The role of protected areas in mitigating human impact in the world's last wilderness areas. *Ambio*.
- Asefa, A., Davies, A. B., McKechnie, A. E., Kinahan, A. A., and van Rensburg, B. J. (2017). Effects of anthropogenic disturbance on bird diversity in Ethiopian montane forests. *The Condor*, 119(3):416–430.
- Autor, D. H. (2014). Skills, education, and the rise of earnings inequality among the "other 99 percent". *Science*, 344(6186):843–851.
- Baldi, G., Texeira, M., Martin, O. A., Grau, H. R., and Jobbágy, E. G. (2017). Opportunities drive the global distribution of protected areas. *PeerJ*, 5:e2989.
- Balmford, A. (1996). Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(5):193–196.
- Balmford, A. and Bond, W. (2005). Trends in the state of nature and their implications for human well-being: Trends in the state of nature. *Ecology Letters*, 8(11):1218–1234.
- Barlow, J., França, F., Gardner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E. P., Ferreira, J., Guénard, B., Leal, C. G., Isaac, V., Lees, A. C., Parr, C. L., Wilson, S. K., Young, P. J., and Graham, N. A. J. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559(7715):517.
- Barlow, J., Lennox, G. D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A. C., Nally, R. M., Thomson, J. R., Ferraz, S. F. d. B., Louzada, J., Oliveira, V. H. F., Parry, L., Ribeiro de Castro Solar, R., Vieira, I. C. G., Aragão, L. E. O. C., Begotti, R. A., Braga, R. F., Cardoso, T. M., Jr, R. C. d. O., Souza Jr, C. M., Moura, N. G., Nunes, S. S., Siqueira, J. V., Pardini, R., Silveira, J. M., Vaz-de Mello, F. Z., Veiga, R. C. S., Venturieri, A., and Gardner, T. A. (2016). Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, 535(7610):144–147.
- Barnagaud, J.-Y., Gaüzère, P., Zuckerberg, B., Princé, K., and Svenning, J.-C. (2017a). Temporal changes in bird functional diversity across the United States. *Oecologia*, 185(4):737–748.
- Barnagaud, J.-Y., Kissling, W. D., Tsirogiannis, C., Fiskopoulou, V., Villéger, S., Sekercioglu, C. H., and Svenning, J.-C. (2017b). Biogeographical, environmental and anthropogenic determinants of global patterns in bird taxonomic and trait turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 26(10):1190–1200.
- Barnagaud, J.-Y., Mazet, N., Munoz, F., Grenié, M., Denelle, P., Sobral, M., Kissling, W. D., Şekercioglu, a. H., and Violle, C. (2019). Functional biogeography of dietary strategies in birds. *Global Ecology and Biogeography*, 28(7):1004–1017.
- Barnes, M., Szabo, J. K., Morris, W. K., and Possingham, H. (2015). Evaluating protected area effectiveness using bird lists in the Australian Wet Tropics. *Diversity and Distributions*, 21(4):368–378.
- Barnes, M. D., Glew, L., Wyborn, C., and Craigie, I. D. (2018). Prevent perverse outcomes from global protected area policy. *Nature Ecology & Evolution*, 2(5):759.
- Beaudrot, L., Ahumada, J. A., O'Brien, T., Alvarez-Loayza, P., Boekee, K., Campos-Arceiz, A., Eichberg, D., Espinosa, S., Fegraus, E., Fletcher, C., Gajapersad, K., Hallam, C., Hurtado, J., Jansen, P. A., Kumar, A., Larney, E., Lima, M. G. M., Mahony, C., Martin, E. H., McWilliam, A., Mugerwa, B., Ndoundou-Hockemba, M., Razafimahaimison, J. C., Romero-Saltos, H., Rovero, F., Salvador, J., Santos, F., Sheil, D., Spironello, W. R., Willig, M. R., Winarni, N. L.,

RÉFÉRENCES

- Zvoleff, A., and Andelman, S. J. (2016). Standardized Assessment of Biodiversity Trends in Tropical Forest Protected Areas: The End Is Not in Sight. *PLOS Biology*, 14(1):e1002357.
- Benayas, J. M. R., Newton, A. C., Diaz, A., and Bullock, J. M. (2009). Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Services by Ecological Restoration: A Meta-Analysis. *Science*, 325(5944):1121–1124.
- Benítez-López, A., Alkemade, R., Schipper, A. M., Ingram, D. J., Verweij, P. A., Eikelboom, J. a. J., and Huijbregts, M. a. J. (2017). The impact of hunting on tropical mammal and bird populations. *Science*, 356(6334):180–183.
- Bihn, J. H., Verhaagh, M., Brändle, M., and Brandl, R. (2008). Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation*, 141(3):733–743.
- Bingham, H. C., Bignoli, D. J., Lewis, E., MacSharry, B., Burgess, N. D., Visconti, P., Deguignet, M., Misrachi, M., Walpole, M., Stewart, J. L., Brooks, T. M., and Kingston, N. (2019). Sixty years of tracking conservation progress using the World Database on Protected Areas. *Nature Ecology & Evolution*, 3(5):737.
- BirdLife International (2008). The Red List Index for internationally traded bird species shows their deterioration in status. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 07/04/2020. Technical report.
- BirdLife International (2017). IUCN Red List for birds. Version 2017.1. downloaded from <http://www.birdlife.org>. Technical report.
- BirdLife International (2019). IUCN Red List for birds. Version 2019.1. downloaded from <http://www.birdlife.org>. Technical report.
- BirdLife International and HBW (2017). Bird species distribution maps of the world. Version 7.0. Available at <http://datazone.birdlife.org/species/requestdis>. Technical report.
- BirdLife International and HBW (2019). Bird species distribution maps of the world. Version 2019.1. Available at <http://datazone.birdlife.org/species/requestdis>. Technical report.
- Boakes, E. H., Fuller, R. A., and McGowan, P. J. (2018). The extirpation of species outside protected areas. *Conservation Letters*, page e12608.
- Boulinier, T., Nichols, J. D., Sauer, J. R., Hines, J. E., and Pollock, K. H. (1998). Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, 79(3):1018–1028.
- Brooks, T. M., Bakarr, M. I., Boucher, T., Da Fonseca, G. A. B., Hilton-Taylor, C., Hoekstra, J. M., Moritz, T., Olivieri, S., Parrish, J., Pressey, R. L., Rodrigues, A. S. L., Sechrest, W., Stattersfield, A., Strahm, W., and Stuart, S. N. (2004). Coverage provided by the global protected-area system: is it enough? *BioScience*, 54(12):1081.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., da Fonseca, G. A. B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J. D., and Rodrigues, A. S. L. (2006). Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science*, 313(5783):58–61.
- Brum, F. T., Graham, C. H., Costa, G. C., Hedges, S. B., Penone, C., Radeloff, V. C., Rondinini, C., Loyola, R., and Davidson, A. D. (2017). Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29):7641–7646.
- Bruner, A., Gullison, R., Rice, R., and Fonseca, G. (2001). Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*, 291(5501):125–128.
- Büscher, B., Fletcher, R., Brockington, D., Sandbrook, C., Adams, W. M., Campbell, L., Corson, C., Dressler, W., Duffy, R., Gray, N., Holmes, G., Kelly, A., Lunstrum, E., Ramutsindela, M., and Shanker, K. (2017). Half-Earth or Whole Earth? Radical ideas for conservation, and their implications. *Oryx*, 51(03):407–410.
- Bull, J. W., Milner-Gulland, E. J., Addison, P. F. E., Arlidge, W. N. S., Baker, J., Brooks, T. M., Burgass, M. J., Hinsley, A., Maron, M., Robinson, J. G., Sekhran, N., Sinclair, S. P., Stuart, S. N., Ermgassen, S. O. S. E. z., and Watson, J. E. M. (2020). Net positive outcomes for nature. *Nature Ecology & Evolution*, 4(1):4–7.
- Burger, J. M. (1999). The Foot-in-the-Door Compliance Procedure: A Multiple-Process Analysis and Review. *Personality and Social Psychology Review*, 3(4):303–325.
- Bush, E. R., Baker, S. E., and Macdonald, D. W. (2014). Global Trade in Exotic Pets 2006-2012: Exotic Pet Trade. *Conservation Biology*, 28(3):663–676.

-
- Bussi, M. and Ravenel, L. (2001). Ecologistes des villes et écologistes des champs : analyse spatiale de l'implantation en France des partis écologistes et «Chasse Pêche Nature et Traditions». *Cybergeo*, 205.
- Butchart, S. H. M., Clarke, M., Smith, R. J., Sykes, R. E., Scharlemann, J. P. W., Harfoot, M., Buchanan, G. M., Angulo, A., Balmford, A., Bertzky, B., Brooks, T. M., Carpenter, K. E., Comeros-Raynal, M. T., Cornell, J., Ficetola, G. F., Fishpool, L. D. C., Fuller, R. A., Geldmann, J., Harwell, H., Hilton-Taylor, C., Hoffmann, M., Joolia, A., Joppa, L., Kingston, N., May, I., Milam, A., Polidoro, B., Ralph, G., Richman, N., Rondinini, C., Segan, D. B., Skolnik, B., Spalding, M. D., Stuart, S. N., Symes, A., Taylor, J., Visconti, P., Watson, J. E. M., Wood, L., and Burgess, N. D. (2015). Shortfalls and Solutions for Meeting National and Global Conservation Area Targets. *Conservation Letters*, 8(5):329–337.
- Cadieux, K. V. and Hurley, P. T. (2011). Amenity migration, exurbia, and emerging rural landscapes: global natural amenity as place and as process. *GeoJournal*, 76(4):297–302.
- Cadoret, A. (2017). Des conflits territoriaux révélateurs d'efforts différenciés de protection de l'environnement : le cas du Parc National des Ca-lanques (France). page 9.
- Calenge, C. (2006). The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197(3-4):516–519.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., and Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401):59–67.
- Cazalis, V., Belghali, S., and Rodrigues, A. S. (2019). Using a large-scale biodiversity monitoring dataset to test the effectiveness of protected areas at conserving North-American breeding birds. *bioRxiv 433037, ver. 4peer-reviewed and recommended by PCI Ecology*.
- Cazalis, V., Princé, K., Mihoub, J.-B., Kelly, J., Butchart, S. H., and Rodrigues, A. S. (2020). Effectiveness of protected areas in conserving tropical forest birds. *Nature Communications*.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., and Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, page 201704949.
- Cetas, E. R. and Yasué, M. (2017). A systematic review of motivational values and conservation success in and around protected areas: Cetas & Yasué. *Conservation Biology*, 31(1):203–212.
- Chandler, M., See, L., Copas, K., Bonde, A. M. Z., López, B. C., Danielsen, F., Legind, J. K., Masinde, S., Miller-Rushing, A. J., Newman, G., Rosemartin, A., and Turak, E. (2017). Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring. *Biological Conservation*, 213:280–294.
- Chase, J. M., McGill, B. J., Thompson, P. L., Antão, L. H., Bates, A. E., Blowes, S. A., Dornelas, M., Gonzalez, A., Magurran, A. E., Supp, S. R., Winter, M., Bjorkman, A. D., Bruelheide, H., Byrnes, J. E. K., Cabral, J. S., Elahi, R., Gomez, C., Guzman, H. M., Isbell, F., Myers-Smith, I. H., Jones, H. P., Hines, J., Vellend, M., Waldock, C., and O'Connor, M. (2019). Species richness change across spatial scales. *Oikos*, 128(8):1079–1091.
- Chawla, L. (1998). Significant Life Experiences Revisited: A Review of Research on Sources of Environmental Sensitivity. *The Journal of Environmental Education*, 29(3):11–21.
- Clavel, J., Julliard, R., and Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4):222–228.
- Clayton, S., Colléony, A., Conversy, P., Maclouf, E., Martin, L., Torres, A.-C., Truong, M.-X., and Prévot, A.-C. (2017). Transformation of Experience: Toward a New Relationship with Nature: New experiences of nature. *Conservation Letters*, 10(5):645–651.
- Clayton, S. D. and Myers, G. (2015a). *Conservation psychology: understanding and promoting human care for nature*. Wiley-Blackwell, Hoboken, second edition edition.
- Clayton, S. D. and Myers, G. (2015b). Perceptions of environmental problems. In *Conservation psychology: understanding and promoting human care for nature*, pages 114–129. WILEY-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK, second edition edition.
- Clayton, S. D. and Myers, G. (2015c). Promoting sustainable behavior. In *Conservation psychology: understanding and*

RÉFÉRENCES

- promoting human care for nature*, pages 191–211. WILEY-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK, second edition edition.
- CLC (2012). Copernicus land monitoring services, version 18.5.1. <http://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc-2012>. Accessed 20 April 2018. Technical report.
- Clements, J., Schulenberg, T., Iliff, M., Roberson, D., Fredericks, T., Sullivan, B., and Wood, C. (2018). The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2018 [Downloaded from <<http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>>]. Technical report.
- Coad, L., Watson, J. E., Geldmann, J., Burgess, N. D., Leverington, F., Hockings, M., Knights, K., and Marco, M. D. (2019). Widespread shortfalls in protected area resourcing undermine efforts to conserve biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(5):259–264.
- Coetzee, B. W. T., Gaston, K. J., and Chown, S. L. (2014). Local scale comparisons of biodiversity as a test for global protected area ecological performance: a meta-analysis. *PLOS ONE*, 9(8):e105824.
- Collas, L., Green, R. E., Ross, A., Wastell, J. H., and Balmford, A. (2017). Urban development, land sharing and land sparing: the importance of considering restoration. *Journal of Applied Ecology*, 54(6):1865–1873.
- Cosquer, A., Raymond, R., and Prevot-Julliard, A.-C. (2012). Observations of Everyday Biodiversity: a New Perspective for Conservation? *Ecology and Society*, 17(4).
- Craigie, I. D., Baillie, J. E. M., Balmford, A., Carbone, C., Collen, B., Green, R. E., and Hutton, J. M. (2010). Large mammal population declines in Africa's protected areas. *Biological Conservation*, 143(9):2221–2228.
- Cuenca, P., Arriagada, R., and Echeverría, C. (2016). How much deforestation do protected areas avoid in tropical Andean landscapes? *Environmental Science & Policy*, 56:56–66.
- da Silva, M. X., Paviolo, A., Tambosi, L. R., and Pardini, R. (2018). Effectiveness of Protected Areas for biodiversity conservation: Mammal occupancy patterns in the Iguazu National Park, Brazil. *Journal for Nature Conservation*, 41:51–62.
- Devictor, V., Godet, L., Julliard, R., Couvet, D., and Jiguet, F. (2007). Can common species benefit from protected areas? *Biological Conservation*, 139(1-2):29–36.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., and Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world: Spatial mismatch between diversity facets. *Ecology Letters*, pages no–no.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, k., Reif, J., Roy, D. B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., and Jiguet, F. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, 2(2):121–124.
- Di Marco, M., Ferrier, S., Harwood, T. D., Hoskins, A. J., and Watson, J. E. M. (2019). Wilderness areas halve the extinction risk of terrestrial biodiversity. *Nature*, 573(7775):582–585.
- Dickinson, J. L., Zuckerberg, B., and Bonter, D. N. (2010). Citizen Science as an Ecological Research Tool: Challenges and Benefits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1):149–172.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., and Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195):401–406.
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., and Magurran, A. E. (2014). Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344(6181):296–299.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., and Rambaut, A. (2012). Bayesian Phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29(8):1969–1973.
- Duckworth, G. D. and Altwegg, R. (2018). Effectiveness of protected areas for bird conservation depends on guild. *Diversity and Distributions*, 24(8):1083–1091.
- Dudley, N. (2008). *Guidelines for applying protected area management categories*. International Union for Conservation of Nature, Gland, Switzerland.

-
- eBird (2018). eBird: An online database of bird distribution and abundance [web application]. eBird, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. Available: <http://www.ebird.org>. (Accessed: February 12, 2019, version Dec18). Technical report.
- eBird (2019). eBird: An online database of bird distribution and abundance [web application]. eBird, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. Available: <http://www.ebird.org>. (Accessed: November 30, 2019, version Oct19). Technical report.
- Şekercioğlu, a. H., Mendenhall, C. D., Oviedo-Brenes, E., Horns, J. J., Ehrlich, P. R., and Daily, G. C. (2019). Long-term declines in bird populations in tropical agricultural countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(20):9903–9912.
- Şekercioğlu, a. H., Primack, R. B., and Wormworth, J. (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation*, 148(1):1–18.
- Şekercioğlu, C. H. (2011). Functional extinctions of bird pollinators cause plant declines. *Science*, 331:1019–1020.
- Şekercioğlu, C. H., Daily, G. C., and Ehrlich, P. R. (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(52):18042–18047.
- Eklund, J., Blanchet, F. G., Nyman, J., Rocha, R., Virtanen, T., and Cabeza, M. (2016). Contrasting spatial and temporal trends of protected area effectiveness in mitigating deforestation in Madagascar. *Biological Conservation*, 203:290–297.
- Ellis, E. C., Antill, E. C., and Kreft, H. (2012). All Is Not Loss: Plant Biodiversity in the Anthropocene. *PLOS ONE*, 7(1):e30535.
- Ellis, E. C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D., and Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000: Anthropogenic transformation of the biomes. *Global Ecology and Biogeography*, pages no–no.
- ESA (2015). Climate Change Initiative - Land cover project map v2.0.7. Data from year 2015. <<http://maps.elie.ucl.ac.be/CCI/viewer/index.php>>. Technical report.
- Ewers, R. M. and Rodrigues, A. S. (2008). Estimates of reserve effectiveness are confounded by leakage. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3):113–116.
- Falk, J. H., Storksdieck, M., and Dierking, L. D. (2007). Investigating public science interest and understanding: evidence for the importance of free-choice learning. *Public Understanding of Science*, 16(4):455–469.
- Finderup Nielsen, T., Sand-Jensen, K., Dornelas, M., and Bruun, H. H. (2019). More is less: net gain in species richness, but biotic homogenization over 140 years. *Ecology Letters*, 22(10):1650–1657.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, C., Ramankutty, N., and Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734):570–574.
- Forister, M. L., Pelton, E. M., and Black, S. H. (2019). Declines in insect abundance and diversity: We know enough to act now. *Conservation Science and Practice*, 1(8):e80.
- Fox, J. W. (2013). The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(2):86–92.
- Frick, J., Kaiser, F. G., and Wilson, M. (2004). Environmental knowledge and conservation behavior: exploring prevalence and structure in a representative sample. *Personality and Individual Differences*, 37(8):1597–1613.
- Frishkoff, L. O., Karp, D. S., M’Gonigle, L. K., Mendenhall, C. D., Zook, J., Kremen, C., Hadly, E. A., and Daily, G. C. (2014). Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems. *Science*, 345(6202):1343–1346.
- Gaget, E., Le Viol, I., Pavón-Jordán, D., Cazalis, V., Kerbiriou, C., Jiguet, F., Popoff, N., Dami, L., Mondain-Monval, J. Y., Defos du Rau, P., Abdou, W. A. I., Bozic, L., Dakki, M., Encarnaç o, V. M. E., Erciyas-Yavuz, K., Etayeb, K. S., Molina, B., Petkov, N., Uzunova, D., Zenatello, M., and Galewski, T. (2020). Assessing the effectiveness of the Ramsar Convention in preserving wintering waterbirds in the Mediterranean. *Biological Conservation*, 243:108485.
- Gamero, A., Brotons, L., Brunner, A., Foppen, R., Fornasari, L., Gregory, R. D., Herrando, S., Hořák, D., Jiguet, F.,

RÉFÉRENCES

- Kmecl, P., Lehtikoinen, A., Lindström, K., Paquet, J.-Y., Reif, J., Sirkiä, P. M., Škorpišová, J., van Strien, A., Szép, T., Telenský, T., Teufelbauer, N., Trautmann, S., van Turnhout, C. A., Vermouzek, Z., Vikström, T., and Voříšek, P. (2017). Tracking progress toward EU biodiversity strategy targets: EU policy effects in preserving its common farmland birds. *Conservation Letters*, 10(4):395–402.
- Gaüzère, P., Jiguet, E., and Devictor, V. (2016). Can protected areas mitigate the impacts of climate change on bird's species and communities? *Diversity and Distributions*, 22(6):625–637.
- Geldmann, J., Barnes, M., Coad, L., Craigie, I. D., Hockings, M., and Burgess, N. D. (2013). Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *Biological Conservation*, 161:230–238.
- Geldmann, J., Coad, L., Barnes, M. D., Craigie, I. D., Woodley, S., Balmford, A., Brooks, T. M., Hockings, M., Knights, K., Mascia, M. B., McRae, L., and Burgess, N. D. (2018). A global analysis of management capacity and ecological outcomes in terrestrial protected areas. *Conservation Letters*, page e12434.
- Geldmann, J., Joppa, L. N., and Burgess, N. D. (2014). Mapping Change in Human Pressure Globally on Land and within Protected Areas. *Conservation Biology*, 28.
- Geldmann, J., Manica, A., Burgess, N. D., Coad, L., and Balmford, A. (2019). A global-level assessment of the effectiveness of protected areas at resisting anthropogenic pressures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(46):23209–23215.
- Giakoumi, S. and Pey, A. (2017). Assessing the Effects of Marine Protected Areas on Biological Invasions: A Global Review. *Frontiers in Marine Science*, 4.
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., and Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369):378–381.
- Gibson, L., Lynam, A. J., Bradshaw, C. J. A., He, E., Bickford, D. P., Woodruff, D. S., Bumrungsri, S., and Laurance, W. F. (2013). Near-Complete Extinction of Native Small Mammal Fauna 25 Years After Forest Fragmentation. *Science*, 341(6153):1508–1510.
- Gifford, R. and Nilsson, A. (2014). Personal and social factors that influence pro-environmental concern and behaviour: A review: Personal and social factors that influence pro-environmental behaviour. *International Journal of Psychology*.
- Gilg, O., Sittler, B., and Hanski, I. (2009). Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology*, 15(11):2634–2652.
- Gill, J. D., Crosby, L. A., and Taylor, J. R. (1986). Ecological Concern, Attitudes, and Social Norms in Voting Behavior. *Public Opinion Quarterly*, 50(4):537.
- Godet, L. and Devictor, V. (2018). What Conservation Does. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(10):720–730.
- Goulson, D. (2014). Pesticides linked to bird declines. *Nature*, 511(7509):295–296.
- Gray, C. L., Hill, S. L. L., Newbold, T., Hudson, L. N., Börger, L., Contu, S., Hoskins, A. J., Ferrier, S., Purvis, A., and Scharlemann, J. P. W. (2016). Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. *Nature Communications*, 7:12306.
- Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W., and Balmford, A. (2005). Farming and the Fate of Wild Nature. *Science*, 307(5709):550–555.
- Greve, M., Chown, S. L., van Rensburg, B. J., Dallimer, M., and Gaston, K. J. (2011). The ecological effectiveness of protected areas: a case study for South African birds. *Animal Conservation*, 14(3):295–305.
- Guetté, A., Gaüzère, P., Devictor, V., Jiguet, E., and Godet, L. (2017). Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity. *Ecological Indicators*, 79:139–154.
- Guetté, A., Godet, L., Juigner, M., and Robin, M. (2018). Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, 223:97–103.
- Hall, J., Burgess, N. D., Lovett, J., Mbilinyi, B., and Gereau, R. E. (2009). Conservation implications of deforestation across an elevational gradient in the Eastern Arc Mountains, Tanzania. *Biological Conservation*, 142(11):2510–2521.

-
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., Goulson, D., and de Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, 12(10):e0185809.
- Halpenny, E. A. (2010). Pro-environmental behaviours and park visitors: The effect of place attachment. *Journal of Environmental Psychology*, 30(4):409–421.
- Hansen, A. J. and DeFries, R. (2007). Ecological Mechanisms Linking Protected Areas to Surrounding Lands. *Ecological Applications*, 17(4):974–988.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O., and Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342(6160):850–853.
- Hart, L. G., Larson, E. H., and Lishner, D. M. (2005). Rural Definitions for Health Policy and Research. *American Journal of Public Health*, 95(7):1149–1155.
- Herremans, M. and Herremans-Tonnoeyr, D. (2000). Land use and the conservation status of raptors in Botswana. *Biological Conservation*, 94(1):31–41.
- Hiley, J. R., Bradbury, R. B., Holling, M., and Thomas, C. D. (2013). Protected areas act as establishment centres for species colonizing the UK. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1760):20122310–20122310.
- Hiley, J. R., Bradbury, R. B., and Thomas, C. D. (2016). Impacts of habitat change and protected areas on alpha and beta diversity of Mexican birds. *Diversity and Distributions*, 22(12):1245–1254.
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., Filstrup, C. T., Harpole, W. S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A. M., Seabloom, E. W., Waal, D. B. V. d., and Ryabov, A. B. (2018). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1):169–184.
- Hinds, J. and Sparks, P. (2008). Engaging with the natural environment: The role of affective connection and identity. *Journal of Environmental Psychology*, 28(2):109–120.
- Hines, J. M., Hungerford, H. R., and Tomera, A. N. (1987). Analysis and Synthesis of Research on Responsible Environmental Behavior: A Meta-Analysis. *The Journal of Environmental Education*, 18(2):1–8.
- Hobbs, R. J., Valentine, L. E., Standish, R. J., and Jackson, S. T. (2018). Movers and Stayers: Novel Assemblages in Changing Environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(2):116–128.
- Horns, J. J., Adler, F. R., and Şekercioğlu, a. H. (2018). Using opportunistic citizen science data to estimate avian population trends. *Biological Conservation*, 221:151–159.
- IBGE - EMBRAPA (2001). Mapa de Solos do Brasil. Rio de Janeiro - Escala 1:5.000.000. The original vegetation map (shapefile format) can be downloaded for Brazil or Brazilian Legal Amazon limits.
- IPBES (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). Technical report, IPBES Secretariat, Bonn, Germany.
- IUCN (2016a). *Anodorhynchus hyacinthinus*: BirdLife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22685516A93077457. Technical report, International Union for Conservation of Nature. type: dataset.
- IUCN (2016b). A Global Standard for the Identification of Key Biodiversity Areas, Version 1.0. Technical report, IUCN, Gland, Switzerland.
- IUCN (2016c). *Torgos tracheliotos*: BirdLife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T22695238A155542069. Technical report, International Union for Conservation of Nature. type: dataset.
- IUCN (2017a). *Bubo scandiacus*: BirdLife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22689055A127837214. Technical report, International Union for Conservation of Nature. type: dataset.
- IUCN (2017b). *Lanius meridionalis*: BirdLife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22729533A118845180. Technical report, International Union for Conservation of Nature. type: dataset.

RÉFÉRENCES

- IUCN (2018a). *Ardeotis nigricaps*: BirdLife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22691932A134188105. Technical report, International Union for Conservation of Nature. type: dataset.
- IUCN (2018b). *Lophornis brachylophus*: BirdLife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22687196A130649157. Technical report, International Union for Conservation of Nature. type: dataset.
- IUCN (2018c). *Sternula nereis*: BirdLife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22694691A132568135. Technical report, International Union for Conservation of Nature. type: dataset.
- IUCN (2020). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 19 March 2020. Technical report.
- Ives, A. R. and Garland, T. (2010). Phylogenetic logistic regression for binary dependent variables. *Systematic Biology*, 59(1):9–26.
- Jenkins, C. N., Van Houtan, K. S., Pimm, S. L., and Sexton, J. O. (2015). US protected lands mismatch biodiversity priorities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(16):5081–5086.
- Jenouvrier, S. (2013). Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology*, 19(7):2036–2057.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., and Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424):444–448.
- Jiguet, F., Gregory, R. D., Devictor, V., Green, R. E., Vorisek, P., Van Strien, A., and Couvet, D. (2010). Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Global Change Biology*, 16(2):497–505.
- Johnston, A., Fink, D., Hochachka, W. M., and Kelling, S. (2018). Estimates of observer expertise improve species distributions from citizen science data. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(1):88–97.
- Jones, K. R., Venter, O., Fuller, R. A., Allan, J. R., Maxwell, S. L., Negret, P. J., and Watson, J. E. M. (2018). One-third of global protected land is under intense human pressure. *Science*, 360(6390):788–791.
- Joppa, L. N. and Pfaff, A. (2009). High and far: biases in the location of protected areas. *PLOS ONE*, 4(12):e8273.
- Joppa, L. N. and Pfaff, A. (2010). Global protected area impacts. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278:rsob20101713.
- Keenan, R. J., Reams, G. A., Achard, F., de Freitas, J. V., Grainger, A., and Lindquist, E. (2015). Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 352:9–20.
- Kelling, S., Johnston, A., Hochachka, W. M., Iliff, M., Fink, D., Gerbracht, J., Lagoze, C., La Sorte, F. A., Moore, T., Wiggins, A., Wong, W.-K., Wood, C., and Yu, J. (2015). Can Observation Skills of Citizen Scientists Be Estimated Using Species Accumulation Curves? *PLOS ONE*, 10(10):e0139600.
- Kendall, W. L., Peterjohn, B. G., and Sauer, J. R. (1996). First-time observer effects in the North American breeding bird survey. *The Auk*, 113(4):823–829.
- Kerbirou, C., Azam, C., Touroult, J., Marmet, J., Julien, J.-E., and Pellissier, V. (2018). Common bats are more abundant within Natura 2000 areas. *Biological Conservation*, 217:66–74.
- Kroner, R. E. G., Qin, S., Cook, C. N., Krithivasan, R., Pack, S. M., Bonilla, O. D., Cort-Kansinall, K. A., Coutinho, B., Feng, M., Garcia, M. I. M., He, Y., Kennedy, C. J., Lebreton, C., Ledezma, J. C., Lovejoy, T. E., Luther, D. A., Parmanand, Y., Ruíz-Agudelo, C. A., Yerena, E., Zambrano, V. M., and Mascia, M. B. (2019). The uncertain future of protected lands and waters. *Science*, 364(6443):881–886.
- Kruse, C. K. and Card, J. A. (2004). Effects of a Conservation Education Camp Program on Campers' Self-Reported Knowledge, Attitude, and Behavior. *The Journal of Environmental Education*, 35(4):33–45.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, E., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., and Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(10):564–571.
- Larson, L. R., Stedman, R. C., Cooper, C. B., and Decker, D. J. (2015). Understanding the multi-dimensional structure of pro-environmental behavior. *Journal of Environmental Psychology*, 43:112–124.

- Laurance, W. F., Useche, D. C., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C. J. A., Sloan, S. P., Laurance, S. G., Campbell, M., Abernethy, K., Alvarez, P., Arroyo-Rodriguez, V., Ashton, P., Benítez-Malvido, J., Blom, A., Bobo, K. S., Cannon, C. H., Cao, M., Carroll, R., Chapman, C., Coates, R., Cords, M., Danielsen, E., Dijn, B. D., Dinerstein, E., Donnelly, M. A., Edwards, D., Edwards, F., Farwig, N., Fashing, P., Forget, P.-M., Foster, M., Gale, G., Harris, D., Harrison, R., Hart, J., Karpanty, S., Kress, W. J., Krishnaswamy, J., Logsdon, W., Lovett, J., Magnusson, W., Maisels, E., Marshall, A. R., McClearn, D., Mudappa, D., Nielsen, M. R., Pearson, R., Pitman, N., Ploeg, J. v. d., Plumptre, A., Poulsen, J., Quesada, M., Rainey, H., Robinson, D., Roetgers, C., Rovero, F., Scatena, E., Schulze, C., Sheil, D., Struhsaker, T., Terborgh, J., Thomas, D., Timm, R., Urbina-Cardona, J. N., Vasudevan, K., Wright, S. J., Arias-G, J. C., Arroyo, L., Ashton, M., Auzel, P., Babaasa, D., Babweteera, F., Baker, P., Banki, O., Bass, M., Bila-Isia, I., Blake, S., Brockelman, W., Brokaw, N., Brühl, C. A., Bunyavechewin, S., Chao, J.-T., Chave, J., Chellam, R., Clark, C. J., Clavijo, J., Congdon, R., Corlett, R., Dattaraja, H. S., Dave, C., Davies, G., Beisiegel, B. d. M., Silva, R. d. N. P. d., Fiore, A. D., Diesmos, A., Dirzo, R., Doran-Sheehy, D., Eaton, M., Emmons, L., Estrada, A., Ewango, C., Fedigan, L., Feer, E., Fruth, B., Willis, J. G., Goodale, U., Goodman, S., Guix, J. C., Guthiga, P., Haber, W., Hamer, K., Herbing, I., Hill, J., Huang, Z., Sun, I. F., Ickes, K., Itoh, A., Ivanauskas, N., Jackes, B., Janovec, J., Janzen, D., Jiangming, M., Jin, C., Jones, T., Justiniano, H., Kalko, E., Kasangaki, A., Killeen, T., King, H.-b., Klop, E., Knott, C., Koné, I., Kudavidanage, E., Ribeiro, J. L. d. S., Lattke, J., Laval, R., Lawton, R., Leal, M., Leighton, M., Lentino, M., Leonel, C., Lindsell, J., Ling-Ling, L., Linsenmair, K. E., Losos, E., Lugo, A., Lwanga, J., Mack, A. L., Martins, M., McGraw, W. S., McNab, R., Montag, L., Thompson, J. M., Nabe-Nielsen, J., Nakagawa, M., Nepal, S., Norconk, M., Novotny, V., O'Donnell, S., Opiang, M., Ouboter, P., Parker, K., Parthasarathy, N., Pisciotta, K., Prawiradilaga, D., Pringle, C., Rajathurai, S., Reichard, U., Reinartz, G., Renton, K., Reynolds, G., Reynolds, V., Riley, E., Rödel, M.-O., Rothman, J., Round, P., Sakai, S., Sanaiotti, T., Savini, T., Schaab, G., Seidensticker, J., Siaka, A., Silman, M. R., Smith, T. B., Almeida, S. S. d., Sodhi, N., Stanford, C., Stewart, K., Stokes, E., Stoner, K. E., Sukumar, R., Surbeck, M., Tobler, M., Tschardtke, T., Turkalo, A., Umaphathy, G., Weerd, M. v., Rivera, J. V., Venkataraman, M., Venn, L., Vereza, C., Castilho, C. V. d., Waltert, M., Wang, B., Watts, D., Weber, W., West, P., Whitacre, D., Whitney, K., Wilkie, D., Williams, S., Wright, D. D., Wright, P., Xiankai, L., Yonzon, P., and Zamzani, F. (2012). Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 489(7415):290–294.
- Laurens, L. (1995). Les Parcs naturels, du concept à la pratique d'une agriculture environnementale. *Annales de Géographie*, 104e Année, (584):339–359.
- Lavergne, S., Evans, M. E. K., Burfield, I. J., Jiguet, F., and Thuiller, W. (2013). Are species' responses to global change predicted by past niche evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1610):20120091.
- Lee, T. M., Sodhi, N. S., and Prawiradilaga, D. M. (2007). The importance of protected areas for the forest and endemic avifauna of Sulawesi (Indonesia). *Ecological Applications*, 17(6):1727–1741.
- Lepart, J. and Marty, P. (2006). Des réserves de nature aux territoires de la biodiversité L'exemple de la France. *Annales de géographie*, 651(5):485.
- Leverington, F., Costa, K. L., Pavese, H., Lisle, A., and Hockings, M. (2010). A global analysis of protected area management effectiveness. *Environmental Management*, 46(5):685–698.
- Lewis, S. L., Edwards, D. P., and Galbraith, D. (2015). Increasing human dominance of tropical forests. *Science*, 349(6250):827–832.
- Maris, V. (2018). *La part sauvage du monde - Penser la nature dans l'Anthropocène*. Paris, France, editions du seuil edition.
- Martin, J.-L., Maris, V., and Simberloff, D. S. (2016). The need to respect nature and its limits challenges society and conservation science. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(22):6105–6112.
- Maxwell, S. L., Cazalis, V., Dudley, N., Hoffmann, M., Rodrigues, A. S. L., Stolton, S., Visconti, P., Woodley, S., Kingston, N., Lewis, E., Maron, M., Strassburg, B. B. N., Wenger, A., Jonas, H. D., Venter, O., and Watson, J. E. M. (2020). Area-based conservation in the twenty-first century. *Nature*, 586(7828):217–227.
- McCarthy, J. L., McCarthy, K. P., Fuller, T. K., and McCarthy, T. M. (2010). Assessing variation in wildlife biodiversity in the Tien Shan mountains of Kyrgyzstan using ancillary camera-trap photos. *Mountain Research and Development*, 30(3):295–301.

RÉFÉRENCES

- McClure, C. J. W., Westrip, J. R. S., Johnson, J. A., Schulwitz, S. E., Virani, M. Z., Davies, R., Symes, A., Wheatley, H., Thorstrom, R., Amar, A., Buij, R., Jones, V. R., Williams, N. P., Buechley, E. R., and Butchart, S. H. M. (2018). State of the world's raptors: Distributions, threats, and conservation recommendations. *Biological Conservation*, 227:390–402.
- McGill, B. J., Dornelas, M., Gotelli, N. J., and Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(2):104–113.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3):247–260.
- McKinney, M. L. and Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11):450–453.
- McRae, L., Freeman, R., and Marconi, V. (2016). 'The Living Planet index' in: Living Planet Report 2016: Risk and resilience in a new era (ed. Oerlemans N). Technical report, Gland, Switzerland.
- Mittermeier, R. A., Robles Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J. F., and Da Fonseca, G. A. B. (2004). Hotspot revisited. Technical report, Cemex, Mexico.
- MNHN-INPN (2017). Cartes et information géographique. Technical report.
- Mobley, J. (2020). Tropical Kingbird (*Tyrannus melancholicus*). In Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D., and de Juana, editors, *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <https://www.hbw.com/node/57478> on 17 April 2020).
- Moore, J. F., Mulindahabi, F., Masozera, M. K., Nichols, J. D., Hines, J. E., Turikunkiko, E., and Oli, M. K. (2017). Are ranger patrols effective in reducing poaching-related threats within protected areas? *Journal of Applied Ecology*, pages 99–107.
- Mouillot, F. and Field, C. B. (2005). Fire history and the global carbon budget: a 10x 10 fire history reconstruction for the 20th century. *Global Change Biology*, 11(3):398–420.
- Murphy, G. E. P. and Romanuk, T. N. (2014). A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution*, 4(1):91–103.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., and Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772):853–858.
- Naidoo, R. (2004). Species richness and community composition of songbirds in a tropical forest-agricultural landscape. *Animal Conservation*, 7(1):93–105.
- NASA (2017). Net Primary Productivity (Terra/Modis) NASA Earth Observations (monthly data 2004-2015). [downloaded 08.03.2017] <https://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=MOD17A2_m_psn>.
- NASA (2020). Net Primary Productivity (TERRA / MODIS) maps. Technical report, Downloaded at: <https://neo.sci.gsfc.nasa.gov/> on the 25 May 2020.
- National Geophysical Data Center (1999). Global Land One-kilometer Base Elevation (GLOBE), version 1. <<https://www.ngdc.noaa.gov/mgg/topo/gltiles.html>>.
- Neate-Clegg, M. H. C., Horns, J. J., Adler, F. R., Kemahly Aytekin, M. i., and Şekercioğlu, a. H. (2020). Monitoring the world's bird populations with community science data. *Biological Conservation*, 248:108653.
- Nelson, A. and Chomitz, K. (2009). Protected area effectiveness in reducing tropical deforestation. Evaluation Brief 7, Independent Evaluation Group, The World Bank, Washington DC, USA.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Contu, S., Hill, S. L. L., Beck, J., Liu, Y., Meyer, C., Phillips, H. R. P., Scharlemann, J. P. W., and Purvis, A. (2018). Widespread winners and narrow-ranged losers: Land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide. *PLOS Biology*, 16(12):e2006841.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhousseini, T., Ingram, D. J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D. L. P., Martin, C. D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H. R. P., Purves, D. W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S. L., Weiher,

-
- E., White, H. J., Ewers, R. M., Mace, G. M., Scharlemann, J. P. W., and Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545):45–50.
- Newbold, T., Scharlemann, J. P. W., Butchart, S. H. M., Şekerciöglu, a. H., Alkemade, R., Booth, H., and Purves, D. W. (2013). Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1750):20122131.
- Noss, R. F., Dobson, A. P., Baldwin, R., Beier, P., Davis, C. R., Dellasala, D. A., Francis, J., Locke, H., Nowak, K., Lopez, R., Reining, C., Trombulak, S. C., and Tabor, G. (2012). Bolder Thinking for Conservation. *Conservation Biology*, 26(1):1–4.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., and Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on EarthA new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11):933–938.
- OpenStreetMap (2015). Découpage administratif communal français - Export simple de janvier 2015 vérifié et simplifié à 5 m. <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/decoupage-administratif-communal-francais-issu-d-openstreetmap>. Technical report.
- Pacifici, K., Simons, T. R., and Pollock, K. H. (2008). Effects of vegetation and background noise on the detection process in auditory avian point-count surveys. *The Auk*, 125(3):600–607.
- Pardieck, K. L., Ziolkowski, D. J., Lutmerding, M., Campbell, K., and Hudson, M.-A. R. (2017). North American Breeding Bird Survey Dataset 1966 - 2016, version 2016.0. U.S. Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center. <<https://www.pwrc.usgs.gov/bbs/RawData/>>; doi:10.5066/F7W0944J.
- Pellissier, V., Schmucki, R., Pe'er, G., Aunins, A., Breton, T. M., Brotons, L., Carnicer, J., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Moral, J. C. d., Escandell, V., Evans, D., Foppen, R., Harpke, A., Heliölä, J., Herrando, S., Kuussaari, M., Kühn, E., Lehtikoinen, A., Lindström, ., Moshøj, C. M., Musche, M., Noble, D., Oliver, T. H., Reif, J., Richard, D., Roy, D. B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Teufelbauer, N., Touroult, J., Trautmann, S., Strien, A. J. v., Swaay, C. A. M. v., Turnhout, C. v., Vermouzek, Z., Voříšek, P., Jiguet, E., and Julliard, R. (2020). Effects of Natura 2000 on nontarget bird and butterfly species based on citizen science data. *Conservation Biology*, n/a(n/a).
- Pellissier, V., Touroult, J., Julliard, R., Sibley, J. P., and Jiguet, E. (2013). Assessing the Natura 2000 network with a common breeding birds survey: Assessing Natura 2000 with a common breeding birds survey. *Animal Conservation*, 16(5):566–574.
- Peres, C. A., Barlow, J., and Laurance, W. F. (2006). Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(5):227–229.
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., and Green, R. E. (2011). Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. *Science*, 333(6047):1289–1291.
- Phillips, A. (2004). The history of the international system of protected area management categories. *Parks*, 14:4–14.
- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., and Li, B. V. (2018). How to protect half of Earth to ensure it protects sufficient biodiversity. *Science Advances*, 4(8):eaat2616.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and R Core Team (2020). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-144, <URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>. Technical report.
- Pollock, L. J., Thuiller, W., and Jetz, W. (2017). Large conservation gains possible for global biodiversity facets. *Nature*, 546(7656):141–144.
- Pressey, R. L., Visconti, P., and Ferraro, P. J. (2015). Making parks make a difference: poor alignment of policy, planning and management with protected-area impact, and ways forward. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1681):20140280.
- Pringle, R. M. (2017). Upgrading protected areas to conserve wild biodiversity. *Nature*, 546(7656):91–99.
- Prévot, A.-C., Cheval, H., Raymond, R., and Cosquer, A. (2018). Routine experiences of nature in cities can increase

RÉFÉRENCES

- personal commitment toward biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 226:1–8.
- Prévoit-Julliard, A.-C., Clavel, J., Teillac-Deschamps, P., and Julliard, R. (2011). The Need for Flexibility in Conservation Practices: Exotic Species as an Example. *Environmental Management*, 47(3):315–321.
- Pyle, R. M. (2003). Nature matrix: reconnecting people and nature. *Oryx*, 37(02).
- QGIS Development Team (2017). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>. Technical report.
- Ramankutty, N. and Foley, J. A. (1999). Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4):997–1027.
- Ramkissoon, H., Weiler, B., and Smith, L. D. G. (2012). Place attachment and pro-environmental behaviour in national parks: the development of a conceptual framework. *Journal of Sustainable Tourism*, 20(2):257–276.
- Revilla, E., Palomares, E., and Delibes, M. (2001). Edge-Core Effects and the Effectiveness of Traditional Reserves in Conservation: Eurasian Badgers in Doñana National Park. *Conservation Biology*, 15(1):148–158.
- Robinson, O. J., Ruiz-Gutierrez, V., Fink, D., Meese, R. J., Holyoak, M., and Cooch, E. G. (2018). Using citizen science data in integrated population models to inform conservation. *Biological Conservation*, 227:361–368.
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, s., Chapin, F. S., Lambin, E., Lenton, T. M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H. J., Nykvist, B., de Wit, C. A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P. K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R. W., Fabry, V. J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., and Foley, J. (2009). Planetary Boundaries: Exploring the Safe Operating Space for Humanity. *Ecology and Society*, 14(2).
- Rodrigues, A. S., Akçakaya, R., Andelman, S., Bakarr, M., Boitani, L., Brooks, T., Chanson, J., Fishpool, L., Da Fonseca, G., Gaston, K., Hoffmann, M., Marquet, P., Pilgrim, J., Pressey, R., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S., Underhill, L., Waller, R., Watts, M., and Yan, X. (2004a). Global gap analysis: priority regions for expanding the global protected-area network. *BioScience*, 54(12):1092–1100.
- Rodrigues, A. S. L., Andelman, S. J., Bakarr, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Cowling, R. M., Fishpool, L. D. C., da Fonseca, G. A. B., Gaston, K. J., Hoffmann, M., Long, J. S., Marquet, P. A., Pilgrim, J. D., Pressey, R. L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S. N., Underhill, L. G., Waller, R. W., Watts, M. E. J., and Yan, X. (2004b). Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*, 428(6983):640–643.
- Rodrigues, A. S. L. and Cazalis, V. (2020). The multifaceted challenge of evaluating protected area effectiveness. *Nature Communications*, 11(1):5147.
- Rodrigues, A. S. L., Charpentier, A., Bernal-Casasola, D., Gardeisen, A., Nores, C., Pis Millán, J. A., McGrath, K., and Speller, C. F. (2018). Forgotten Mediterranean calving grounds of grey and North Atlantic right whales: evidence from Roman archaeological records. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1882):20180961.
- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, J. C., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., and Marra, P. P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461):120–124.
- Roxburgh, S. H., Shea, K., and Wilson, J. B. (2004). The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85(2):359–371.
- République Française (2018). Datagouv: Plateforme ouverte des données publiques françaises (Datagouv: Open platform for french public data). <http://www.data.gouv.fr> [consulted 5.03.2018]. Technical report.
- Runge, C. A., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Hanson, J. O., Possingham, H. P., and Fuller, R. A. (2015). Protected areas and global conservation of migratory birds. *Science*, 350(6265):1255–1258.
- Rutt, C. L., Jirinec, V., Cohn-Haft, M., Laurance, W. F., and Stouffer, P. C. (2019). Avian ecological succession in the Amazon: A long-term case study following experimental deforestation. *Ecology and Evolution*, 9(24):13850–13861.
- Sacre, E., Bode, M., Weeks, R., and Pressey, R. L. (2019). The context dependence of frontier versus wilderness conservation priorities. *Conservation Letters*, 12(3):e12632.
- Sauer, J. R., Niven, D. K., Hines, J. E., Ziolkowski, D. J. J., Pardieck, K. L., Fallon, J. E., and Link, W. A. (2017). The North American breeding bird survey, results and analysis 1966 - 2015. Version 2.07.2017. Technical report, USGS Patuxent

Wildlife Research Center, Laurel, MD.

- Saura, S., Bastin, L., Battistella, L., Mandrici, A., and Dubois, G. (2017). Protected areas in the world's ecoregions: How well connected are they? *Ecological Indicators*, 76:144–158.
- Saura, S., Bertzky, B., Bastin, L., Battistella, L., Mandrici, A., and Dubois, G. (2018). Protected area connectivity: Shortfalls in global targets and country-level priorities. *Biological Conservation*, 219:53–67.
- SCBD (2010). Aichi Biodiversity Targets. In: COP 10 Decision X/2: Strategic Plan for Biodiversity 2011-2020. Technical report, Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Nagoya, Japan.
- SCBD (2019). Recommendation adopted by the Subsidiary Body on Scientific, Technical and Technological Advice. CBD/SBSTTA/REC/23/1, Twenty-third meeting, Montréal, Canada. Technical report.
- SCBD (2020). Zero draft of the post-2020 global biodiversity framework. CBD/WG2020/2/3. Technical report, Kunming China.
- Schorger, A. (1955). *The passenger pigeon: its natural history and extinction*. University of Oklahoma Press.
- Schultz, P. W., Nolan, J. M., Cialdini, R. B., Goldstein, N. J., and Griskevicius, V. (2007). The Constructive, Destructive, and Reconstructive Power of Social Norms. *Psychological Science*, 18(5):429–434.
- Simard, M., Pinto, N., Fisher, J. B., and Baccini, A. (2011). Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(G4):G04021.
- Sinclair, A., Mduma, S., and Arcese, P. (2002). Protected areas as biodiversity benchmarks for human impact: agriculture and the Serengeti avifauna. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269(1508):2401–2405.
- Skandrani, Z., Daniel, L., Jacquelin, L., Leboucher, G., Bovet, D., and Prévot, A.-C. (2015). On Public Influence on People's Interactions with Ordinary Biodiversity. *PLOS ONE*, 10(7):e0130215.
- Small, M. F., Veech, J. A., and Jensen, J. L. R. (2012). Local landscape composition and configuration around North American Breeding Bird Survey routes: *Ecological Archives* E093-215. *Ecology*, 93(10):2298–2298.
- Soga, M. and Gaston, K. J. (2016). Extinction of experience: the loss of human-nature interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(2):94–101.
- Soulé, M. (1985). What Is Conservation Biology? *BioScience*, 35(11):727–734.
- Spence, A., Poortinga, W., and Pidgeon, N. (2012). The Psychological Distance of Climate Change: Psychological Distance of Climate Change. *Risk Analysis*, 32(6):957–972.
- Spracklen, B. D., Kalamandeen, M., Galbraith, D., Gloor, E., and Spracklen, D. V. (2015). A Global Analysis of Deforestation in Moist Tropical Forest Protected Areas. *PLOS ONE*, 10(12):e0143886.
- Stern, M. J. (2008). The Power of Trust: Toward a Theory of Local Opposition to Neighboring Protected Areas. *Society & Natural Resources*, 21(10):859–875.
- Stockdale, A. (2006). The role of a 'retirement transition' in the repopulation of rural areas. *Population, Space and Place*, 12(1):1–13.
- Stockdale, A. and MacLeod, M. (2013). Pre-retirement age migration to remote rural areas. *Journal of Rural Studies*, 32:80–92.
- Stoll-Kleemann, S. (2001). Opposition to the Designation of Protected Areas in Germany. *Journal of Environmental Planning and Management*, 44(1):109–128.
- Strimas-Mackey, M., Hochachka, W. M., Ruiz-Gutierrez, V., Robinson, O. J., Miller, E. T., Auer, T., Kelling, S., Fink, D., and Johnston, A. (2020). Best Practices for Using eBird Data. Version 1.0. <https://cornelllabofornithology.github.io/ebird-best-practices/>. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3620739>. Technical report.
- Strimas-Mackey, M., Miller, E., and Hochachka, W. (2017). *auk: eBird Data Extraction and Processing with AWK*.
- Sullivan, B. L., Aycrigg, J. L., Barry, J. H., Bonney, R. E., Bruns, N., Cooper, C. B., Damoulas, T., Dhondt, A. A., Dietterich, T., Farnsworth, A., Fink, D., Fitzpatrick, J. W., Fredericks, T., Gerbracht, J., Gomes, C., Hochachka, W. M., Iliff, M. J.,

RÉFÉRENCES

- Lagoze, C., La Sorte, F. A., Merrifield, M., Morris, W., Phillips, T. B., Reynolds, M., Rodewald, A. D., Rosenberg, K. V., Trautmann, N. M., Wiggins, A., Winkler, D. W., Wong, W.-K., Wood, C. L., Yu, J., and Kelling, S. (2014). The eBird enterprise: An integrated approach to development and application of citizen science. *Biological Conservation*, 169:31–40.
- Sullivan, B. L., Wood, C. L., Iliff, M. J., Bonney, R. E., Fink, D., and Kelling, S. (2009). eBird: A citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation*, 142(10):2282–2292.
- Supp, S. R. and Ernest, S. K. M. (2014). Species-level and community-level responses to disturbance: a cross-community analysis. *Ecology*, 95(7):1717–1723.
- Truelove, H. B., Carrico, A. R., Weber, E. U., Raimi, K. T., and Vandenberg, M. P. (2014). Positive and negative spillover of pro-environmental behavior: An integrative review and theoretical framework. *Global Environmental Change*, 29:127–138.
- Tung Ho, L. S. and Ané, C. (2014). A linear-time algorithm for Gaussian and non-Gaussian trait evolution models. *Systematic Biology*, 63(3):397–408.
- Turner, W. R., Nakamura, T., and Dinetti, M. (2004). Global Urbanization and the Separation of Humans from Nature. *BioScience*, 54(6):585.
- Turvey, S. T. and Fritz, S. A. (2011). The ghosts of mammals past: biological and geographical patterns of global mammalian extinction across the Holocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1577):2564–2576.
- UNEP-WCMC (2019). User Manual for the World Database on Protected Areas and world database on other effective area-based conservation measures:1.6. Available at: http://wcmc.io/WDPA_manua. Technical report, UNEP-WCMC, Cambridge, UK.
- UNEP-WCMC and IUCN (2018). Protected Planet: [WDPA-shapefile-polygons; The World Database on Protected Areas (WDPA)/The Global Database on Protected Areas Management Effectiveness (GD-PAME)] [On-line, downloaded 02/10/2018], Cambridge, UK. <www.protectedplanet.net>. Technical report.
- UNEP-WCMC and IUCN (2019). Calculating protected area coverage. [On-line, consulted 06/02/2019]. <www.protectedplanet.net/c/calculating-protected-area-coverage>. Technical report.
- UNEP-WCMC & IUCN (2020). Protected Planet: [WDPA-shapefile-polygons; The World Database on Protected Areas (WDPA)/The Global Database on Protected Areas Management Effectiveness (GD-PAME)] [On-line, downloaded 16/01/2020], Cambridge, UK. <www.protectedplanet.net>. Technical report.
- UNEP-WCMC IUCN (2016). Protected Planet Report. Technical report, UNEP-WCMC and IUCN, Cambridge UK and Gland, Switzerland.
- UNEP-WCMC, IUCN and NGS (2018). Protected Planet Report 2018. Technical report, UNEP-WCMC, IUCN and NGS, Cambridge UK; Gland, Switzerland and Washington, D.C., USA.
- UNEP-WCMC, IUCN and NGS (2020). Protected Planet Live Report 2020. Technical report, UNEP-WCMC, IUCN and NGS, Cambridge UK; Gland, Switzerland and Washington, D.C., USA.
- United Nations (2018). World Urbanization Prospects: The 2018 revision. Technical report, New-York.
- Uren, H. V., Dzidic, P. L., and Bishop, B. J. (2015). Exploring social and cultural norms to promote ecologically sensitive residential garden design. *Landscape and Urban Planning*, 137:76–84.
- van Swaay, C. A. M., Nowicki, P., Settele, J., and van Strien, A. J. (2008). Butterfly monitoring in Europe: methods, applications and perspectives. *Biodiversity and Conservation*, 17(14):3455–3469.
- van Winden, W., van den Berg, L., and Pol, P. (2007). European Cities in the Knowledge Economy: Towards a Typology. *Urban Studies*, 44(3):525–549.
- Venter, O., Magrach, A., Outram, N., Klein, C. J., Possingham, H. P., Marco, M. D., and Watson, J. E. M. (2018). Bias in protected-area location and its effects on long-term aspirations of biodiversity conventions. *Conservation Biology*, 32(1):127–134.
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrach, A., Allan, J. R., Beher, J., Jones, K. R., Possingham, H. P., Laurance, W. F., Wood,

-
- P., Fekete, B. M., Levy, M. A., and Watson, J. E. (2016a). Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. *Scientific Data*, 3:160067.
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrath, A., Allan, J. R., Beher, J., Jones, K. R., Possingham, H. P., Laurance, W. E., Wood, P., Fekete, B. M., Levy, M. A., and Watson, J. E. M. (2016b). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications*, 7:12558.
- Vié, J.-C., Hilton-Taylor, C., and Stuart, S. N. (2009). *Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN red list of threatened species*. IUCN ; Lynx Edicions, Gland, Switzerland : Barcelona, Spain. OCLC: ocn406142674.
- Virkkala, R., Heikkinen, R. K., Lehikoinen, A., and Valkama, J. (2014). Matching trends between recent distributional changes of northern-boreal birds and species-climate model predictions. *Biological Conservation*, 172:124–127.
- Visconti, P., Butchart, S. H. M., Brooks, T. M., Langhammer, P. F., Marnewick, D., Vergara, S., Yanosky, A., and Watson, J. E. M. (2019). Protected area targets post-2020. *Science*, page eaav6886.
- Wasiolka, B. and Blaum, N. (2011). Comparing biodiversity between protected savanna and adjacent non-protected farmland in the southern Kalahari. *Journal of Arid Environments*, 75(9):836–841.
- Watson, J. E. M., Dudley, N., Segan, D. B., and Hockings, M. (2014). The performance and potential of protected areas. *Nature*, 515(7525):67–73.
- Watson, J. E. M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J. C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J. G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W. F., Houghton, R. A., Maxwell, S., Grantham, H., Samper, C., Wang, S., Laestadius, L., Runting, R. K., Silva-Chávez, G. A., Ervin, J., and Lindenmayer, D. (2018). The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4):599–610.
- Weiss, D. J., Nelson, A., Gibson, H. S., Temperley, W., Peedell, S., Lieber, A., Hancher, M., Poyart, E., Belchior, S., Fullman, N., Mappin, B., Dalrymple, U., Rozier, J., Lucas, T. C. D., Howes, R. E., Tusting, L. S., Kang, S. Y., Cameron, E., Bisanzio, D., Battle, K. E., Bhatt, S., and Gething, P. W. (2018). A global map of travel time to cities to assess inequalities in accessibility in 2015. *Nature*, 553(7688):333–336.
- Williams, B. A., Venter, O., Allan, J. R., Atkinson, S. C., Rehbein, J. A., Ward, M. S., Marco, M. D., Grantham, H. S., Ervin, J., Goetz, S., Hansen, A. J., Jantz, P., Pillay, R., Rodríguez-Buritica, S., Supples, C., Virnig, A. L. S., and Watson, J. E. (2020). Change in terrestrial human footprint drives continued loss of intact ecosystems. preprint, Ecology.
- Williams, D. R., Alvarado, F., Green, R. E., Manica, A., Phalan, B., and Balmford, A. (2017). Land-use strategies to balance livestock production, biodiversity conservation and carbon storage in Yucatán, Mexico. *Global Change Biology*, 23(12):5260–5272.
- Wood, S. N. (2011). Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models: Estimation of Semiparametric Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 73(1):3–36.
- Wunderle, J. M., Henriques, L. M. P., and Willig, M. R. (2006). Short-term responses of birds to forest gaps and understory: an assessment of reduced-impact logging in a lowland amazon forest: reduced-impact logging effects on amazon birds. *Biotropica*, 38(2):235–255.
- WWF (2018). *Living Planet Report - 2018. Aiming higher. Grooten, M. and Almond, R.E.A. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.*
- Zabel, F., Putzenlechner, B., and Mauser, W. (2014). Global Agricultural Land Resources – A High Resolution Suitability Evaluation and Its Perspectives until 2100 under Climate Change Conditions. *PLoS ONE*, 9(9):e107522.
- Zuckerberg, B., Fink, D., Sorte, F. A. L., Hochachka, W. M., and Kelling, S. (2016). Novel seasonal land cover associations for eastern North American forest birds identified through dynamic species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 22(6):717–730.
- Zuur, A. F., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., and Smith, G. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Statistics for biology and health. Springer, New York, NY. OCLC: 288985460.

Effectiveness of Protected Areas: is the cornerstone of biodiversity conservation really enabling the protection of nature?

Humanity's main hope to halt the ongoing dramatic biodiversity declines is to buffer and restrict human activities from some sites, called protected areas. Despite the central role that protected areas have in biodiversity conservation strategies, there have been surprisingly few studies evaluating their practical effects in terms of avoiding biodiversity loss. Measuring the difference protected areas make is challenging, as it requires substantial datasets that enable comparing biodiversity from protected versus unprotected counterfactual sites (differing only in their protection status). In this thesis, I take advantage of extensive publicly available datasets, mainly from citizen science programs, to measure the effectiveness of protected areas. In the first chapter, I use bird data from the North American Breeding Bird Survey and show that protected areas do not increase overall species richness or abundance but that they favour specialist species. In the second chapter, I focus on tropical forests from eight biodiversity hotspots and use eBird data (a global network of bird observations) to show that protected areas mitigate declines from forest-dependent, endemic, and threatened species. I additionally show that this positive effect on birds is due to the mitigating effect that protected areas have on both forest loss and forest degradation. In the third chapter, I model the sensitivity to human pressure of all bird species breeding in the Americas and explore the ability of the protected area network to conserve the most sensitive species. I show that protected area intactness is not higher where species need it the most, leaving many high-sensitivity species with null coverage of their distribution by intact protected habitats. Finally, in the fourth chapter, I question the effects that protected areas can have on human behaviours, showing that inhabitants from municipalities that are located close to natural parks in France are more likely to adopt pro-environmental behaviours. Globally, this thesis emphasises that protected areas can be an effective tool to conserve biodiversity and highlights the need to, and the complexity of, measuring their effectiveness.

Keywords: Protected Areas; Conservation effectiveness; Birds; Citizen science; Habitat quality; Pro-environmental behaviours

Efficacité des aires protégées : la pierre angulaire de la conservation de la biodiversité permet-elle réellement de protéger la nature ?

Les espoirs de stopper la crise actuelle de biodiversité reposent principalement sur les aires protégées, qui visent à écarter ou restreindre les activités humaines de ces sites. Malgré le rôle central que jouent les aires protégées dans les stratégies de conservation de la biodiversité, les études mesurant leur efficacité réelle à limiter la perte de biodiversité restent rares. Mesurer cette différence n'est pas si évident qu'il y paraît puisque cela nécessite de comparer la biodiversité de sites protégés et de sites témoins non-protégés (qui ne diffèrent que par leur statut de protection) et requiert donc l'utilisation de gros jeux de données, qui sont rares. Dans cette thèse, j'utilise plusieurs jeux de données publics, principalement issus de programmes de sciences participatives, pour mesurer l'efficacité des aires protégées. Dans le premier chapitre, j'utilise des données d'abondance d'oiseaux issues de la « *North American Breeding Bird Survey* » et je montre que les aires protégées n'ont pas d'effet sur la richesse spécifique ou l'abondance totale mais qu'elles favorisent les espèces spécialistes. Dans le second chapitre, je me concentre sur les forêts tropicales de huit points chauds de biodiversité et j'utilise les données eBird pour montrer que les aires protégées ralentissent les déclin d'espèces d'oiseaux dépendantes des forêts, endémiques et menacées. De plus, je montre que cet effet sur les oiseaux est induit par le double effet qu'ont les aires protégées sur la réduction de la déforestation et de la dégradation de la forêt. Dans le troisième chapitre, je modélise la sensibilité à la pression humaine de chaque espèce d'oiseaux se reproduisant en Amérique et j'explore la capacité du réseau d'aires protégées à conserver les espèces les plus sensibles. Je montre que les zones où les espèces sont très sensibles (principalement dans les tropiques) sont souvent trop peu couvertes par des aires protégées intactes, laissant de nombreuses espèces sensibles sans aucun habitat protégé intact sur l'ensemble de leur aire de répartition. Enfin, dans le quatrième chapitre, j'interroge l'effet que peuvent avoir les aires protégées sur les comportements humains, en montrant que les habitants de municipalités françaises qui sont proches de parcs naturels adoptent plus de comportements pro-environnementaux. Dans leur ensemble, ces travaux de thèse soutiennent que les aires protégées peuvent constituer un outil efficace pour conserver la biodiversité et soulignent l'importance et la complexité de mesurer leur efficacité.

Mots-clés : Aires protégées; Efficacité; Oiseaux; Sciences participatives; Qualité d'habitat; Comportements pro-environnementaux