

Common European birds are declining rapidly whilst less abundant species' numbers are rising

Les oiseaux communs d'Europe déclinent rapidement tandis que les espèces moins abondantes s'accroissent.

(NDT. L'approche statistique est complexe.
La lecture de la **Discussion** donne les grandes lignes.
Traduction Christian Pacteau LPO
Relecture de Martine Prodhomme)

Richard Inger^{1*}, Richard Gregory², James P. Duffy¹, Iain Stott¹, Petr Voříšek^{3,4}, & Kevin J. Gaston¹

¹Environment and Sustainability Institute, University of Exeter, Penryn, Cornwall TR10 9FE, U.K. ²RSPB Centre for Conservation Science, RSPB, The Lodge, Sandy, Bedfordshire, SG19 2DL. ³Pan-European Common Bird Monitoring Scheme, Czech Society for Ornithology, Na Bělidle 252/34, CZ-150 00 Prague 5, Czech Republic. ⁴Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacký University Olomouc, 17. listopadu 50, 771 43 Olomouc, Czech Republic

*Corresponding author, +447795095051.

Author's email. RI: richinger@gmail.com, RG: richard.gregory@rspb.org.uk, JPD: j.duffy@exeter.ac.uk, IS: i.stott@exeter.ac.uk, PV: euromonitoring@birdlife.cz, KJG: k.j.gaston@exeter.ac.uk.

Running Title. Changes in European Avian Abundances

Key Words. Abundance, avian, biomass, birds, common, conservation, declines, ecosystem services, rare, rarity.

Type of Article – Letter.

Statement of Authorship. RI, RG & KJG designed the study. JPD, RG & PV collected and collated the data. RI, KJG, JPD & IS performed the analysis. RI wrote the manuscript and all authors contributed to subsequent revisions.

Word Count. Abstract 150. Main text 4207. 2 Tables. 3 Figures. 50 References.

RESUME

La biodiversité subit un déclin global sans précédent. Les efforts visant à ralentir ce taux ont porté avant tout sur les espèces rares, lesquelles sont les plus à risque d'extinction. Moins d'intérêt a été accordé aux espèces les plus communes, malgré leur plus grande importance en termes de fonctionnement de l'écosystème et de fourniture de services écosystémiques. Les raisons pour lesquelles les taux de déclin sont différents entre les espèces communes et les moins abondantes demeure incertaines. Utilisant un ensemble de données de 30 ans et de 144 espèces d'oiseaux, nous avons examiné à l'échelle européenne les tendances de l'abondance et de la biomasse aviaire. Globalement, l'abondance et la biomasse aviaire sont toutes deux en baisse, la plus importante part de cette baisse étant attribuable aux espèces les plus communes, tandis qu'au contraire les espèces les moins abondantes sont globalement en augmentation tant au niveau abondance qu'au niveau biomasse. Si la baisse aviaire globale est principalement due à des régressions de population chez un petit nombre d'espèces communes, les efforts

de conservation ciblés sur les espèces plus rares doivent être adaptés en mettant l'accent sur l'accroissement du nombre global d'oiseaux, si les impacts écologiques des oiseaux doivent être maintenus.

INTRODUCTION

Le nombre d'espèces communes est relativement peu élevé alors qu'un plus grand nombre d'espèces sont moins abondantes a été érigé en une «loi» de l'écologie suivant ce qui a été observé dans toutes les communautés qui ont été étudiées (Gaston 1994 ; McGill et al 2007 & Henderson Magurran 2010). La biodiversité mondiale subit un déclin sans précédent (Butchart et al. 2010) et les efforts de conservation pour renverser, ou au moins ralentir, le rythme ont porté avant tout sur les espèces les moins abondantes, lesquelles, par définition, étaient confrontées aux plus grandes menaces d'extinction (Baillie et al 2004 ; Caughley & Gunn 1995 ; Gaston 2010). Beaucoup moins d'attention a été accordée à la diminution des espèces les plus communes, ce qui est troublant car celles-ci sont importantes pour les fonctions des

écosystèmes et la fourniture de biens et services écosystémiques à un niveau optimum (Grime 1998; Geider et al. 2001 ; Gaston 2008, 2011). En effet, même si elles peuvent ne constituer qu'une petite proportion de la richesse en espèces, les espèces communes définissent souvent la structure, le caractère et la dynamique des écosystèmes (Ellison et al 2005 ; Gaston 2010). Même relativement faibles, les déclin proportionnels dans l'abondance des espèces communes entraîneront la perte d'un grand nombre d'individus et de quantités substantielles de biomasse, avec des conséquences considérables sur les écosystèmes (Ellison et al 2005 ; Gaston 2010). Ceci suggère qu'une question clé dans l'allocation stratégique des ressources forcément limitées de la conservation est de savoir comment les changements de direction de taille des populations sont distribués entre les espèces communes et les espèces rares, et en particulier s'il y a des modèles systématiques de variation.

Les oiseaux fournissent une excellente occasion d'étudier les asymétries possibles dans les modifications de population entre les espèces communes et les espèces moins abondantes car ces espèces varient largement en abondance et ont fait l'objet de vastes programmes de surveillance depuis un certain nombre de décennies, offrant ainsi un ensemble de données géographiquement vastes et robustes, à long terme (Gregory et al 2005 ; Gregory & van Strien 2010). Le déclin potentiel des oiseaux communs est également important en tant qu'il accroît le nombre de preuves suggérant que les oiseaux jouent un rôle essentiel dans la structuration et le fonctionnement des écosystèmes et que la baisse de leur nombre va probablement réduire les processus et les services écosystémiques vitaux, dont la décomposition, le contrôle des parasites, la pollinisation et la dispersion des semences (Sekercioglu et al. 2004 ; Whelan et al 2008 ; Wenny et al 2011 ; Gangoso et al 2013). Dans cette étude, nous utilisons les données du système paneuropéen de surveillance des oiseaux communs (PECBMS) pour construire un ensemble de données de 30 ans dans 25 pays (documents supplémentaires Fig. S1), pour 144 espèces d'oiseaux, et pour examiner comment les trajectoires (à la fois en termes de populations, d'abondance et de biomasses) diffèrent entre les espèces en fonction de leur abondance.

MATERIELS et METHODES

Estimation de l'abondance des oiseaux

Deux sources de données, les estimations de populations de Birdlife International et les indices démographiques européens du système pan-européen de surveillance des oiseaux communs (PECBMS) ont été utilisées pour calculer les estimations

d'abondance des oiseaux utilisées dans l'analyse. Birdlife International (2004) a fourni l'estimation du nombre de couples reproducteurs pour 520 espèces dans 52 pays et régions d'Europe. Les estimations pour 144 espèces et 25 pays couverts par PECBMS ont été extraites. Ces données sont basées sur des données d'enquêtes avec une moyenne de début en 1997 et une moyenne de fin en 2000, données à partir desquelles nous supposons que les estimations de la population reflètent la taille de la population en l'an 2000. Les données se composent d'une taille minimale et d'une taille maximale de la population, en nombre de couples, pour chaque pays, dont la moyenne géométrique a été prise et multipliée par deux pour donner une estimation de l'abondance pour chaque espèce et pays en termes d'individus. Comme ces estimations sont fondées sur le nombre de couples reproducteurs, elles ne prennent pas en compte la population non-reproductive, même si nous supposons que la population reproductrice reflète la taille de la population réelle. Une estimation de l'abondance unique a ensuite été produite par espèce, par la somme des estimations de la population dans tous les pays. PECBMS recueille des données de l'enquête de tous les pays participants et intègre ces données dans un seul indice européen supranational pour chaque espèce pour la période 1980-2009. Ces indices ont ensuite été appliqués aux estimations de populations calculées à partir des données de BirdLife International pour produire des estimations d'abondance pour chaque espèce de 1980 à 2009. Le site de European Bird Census Council (<http://www.ebcc.info/index.php?ID=509>) fournit plus de détails sur les méthodes utilisées pour calculer ces indices. Les estimations de biomasse ont été calculées en utilisant les données de masse corporelle (la moyenne de la masse des mâles et de celle des femelles) reprises à partir de Snow & Perrins (1998), Dunning (2007) et BirdLife International (2012). Les deux ensembles de données sont accessibles au public et notre jeu de données dérivé est disponible sur demande.

Pour 28 espèces, nous ne disposons pas des indices de changement pour certaines des années précédentes (allant de 8 à 19 ans (moyenne = 14.07, SD = 4,25), voir matériel supplémentaire, Tableau S1). Dans ces cas, nous avons calculé les estimations de populations pour les années manquantes sur la base des abondances pour les années pour lesquelles des indices de changement étaient disponibles. Trois méthodes ont été utilisées : en prenant la moyenne géométrique de l'abondance disponible, en utilisant cette valeur pour les années manquantes, le rapport de régression linéaire / régression exponentielle de l'abondance disponibles, puis en utilisant les prédictions de la régression pour combler les années manquantes. En outre, nous avons répété l'analyse

avec les données interpolées retirées. Enfin, pour réduire le bruit lié aux fluctuations annuelles, les données ont été lissées en utilisant un modèle additif général avec des degrés de liberté à 0,3 fois le nombre d'années dans l'ensemble des données (Fewster et al., 2000). Les effets de la méthode d'interpolation et de lissage des données ont été examinés par le calcul des valeurs R^2 et les estimations des paramètres pour les différentes manipulations de données (tableau S2). Une fois que les données ont été lissées et que le meilleur ajustement du modèle a été réalisé à partir des données où la régression linéaire a été utilisée pour interpoler les données pour les années manquantes, ces données ont été utilisées dans toute l'analyse ultérieure.

Facteurs affectant les trajectoires des populations des espèces

Pour détecter des différences de changements de direction dans les tailles de populations entre les espèces communes et moins communes, nous avons attribué toutes les espèces d'oiseaux à un quartile en fonction de leur abondance, les espèces les moins abondantes occupant le quartile 1 et les plus abondantes le quartile 4 (ici appelés Q1, Q2, Q3 et Q4). Les espèces ont été affectées à deux quartiles, l'un variable, l'autre fixe. Pour les quartiles variables l'affectation a été faite sur une base annuelle permettant aux espèces de se déplacer entre les quartiles en fonction de leurs changements en abondance, d'où une composition des espèces des quartiles dynamique. Tous les détails d'affectation et de déplacements entre les quartiles sont disponibles (Matériel supplémentaire, Tableau S3). Pour les quartiles fixes, les espèces ont été affectées à un quartile en fonction de leur abondance dans la première année de l'étude.

Pour chaque espèce d'oiseaux, nous avons également identifié trois facteurs supplémentaires susceptibles d'affecter leurs trajectoires de population : la guildes d'alimentation majeure, l'habitat et la taille du corps. La guildes alimentaire a été basée sur les préférences alimentaires utilisées durant la majorité de l'année, non compris les variations saisonnières (repris de Snow & Perrins 1998 ; Handbook of the Birds of the World Alive 2013) : insectivore aérien ($n = 9$), carnivore ($n = 5$), granivore ($n = 32$), herbivore ($n = 6$), insectivore ($n = 79$) & omnivore ($n = 13$). Le type d'habitat a été repris à partir de la PECBMS : terres agricoles ($n = 36$), forêt ($n = 32$), eaux intérieures ($n = 8$) et autres habitats ($n = 68$).

Pour étudier le rôle des différentes variables pour déterminer les changements dans l'abondance des espèces au sein de l'étude, nous avons utilisé des Modèles généraux linéaires des effets d'interactions croisés avec une structure d'erreur Gaussienne. Tous

les modèles ont été équipés du langage R (v3.0.2) et de son environnement (R core team 2012), en utilisant le logiciel « lme4 » (Bates et al. 2013). L'abondance a été utilisée comme une variable dépendante dans le modèle, avec un point de données pour chaque espèce ($n = 144$) par an ($n = 30$). Comme un rang absolu est formulé à partir de l'abondance absolue, ils sont évidemment corrélés. Afin de minimiser cette corrélation, nous avons transformé en z l'abondance de chaque espèce indépendamment en utilisant les moyennes spécifiques des espèces et les écarts-types, les abondances standards obtenues étaient proches d'une distribution gaussienne et ont été utilisées pour la suite des analyses. Les facteurs fixes inclus dans un maximum de modèle étaient : le temps (année, variable entière ou continue), la guildes d'alimentation majeure (variable catégorielle à six niveaux), l'habitat (variable catégorielle à quatre niveaux), et la masse corporelle (variable continue). Tous les effets fixes ont également été normalisés en utilisant le logiciel de « dépendance » (Gelman et al. 2009) pour assurer qu'ils soient sur une échelle commune, ce qui augmente les possibilités d'interprétation des paramètres estimés, en particulier lorsque les interactions sont impliquées (Schielzeth 2010). Dans tous les cas, les modèles avec les quartiles variables se sont révélés meilleurs en termes de parcimonie (basé sur AIC) et de variance expliquée (voir ci-dessous), d'où cette méthode qui a été utilisée pour tous les modèles suivants à effets mixtes. La structure des effets fixes inclut les interactions bidirectionnelles de l'année avec chacune des autres variables. L'espèce a été modélisée avec une pente aléatoire et interception.

Pour évaluer la variance expliquée, nous avons calculé les valeurs de R^2 du modèle global, à savoir le modèle contenant tous les paramètres d'intérêt, en utilisant les méthodes de Nakagawa et Schielzeth (2013). Nous avons calculé $R^2_{\text{glmm}(m)}$, le R^2 marginal qui décrit la variance expliquée par les facteurs fixes, et le $R^2_{\text{glmm}(c)}$, le R^2 conditionnel qui est concerné par la variance expliquée par les deux facteurs fixe et aléatoire (Nakagawa et Schielzeth 2013).

La simplification et la sélection du modèle ont été effectuées en utilisant une approche d'inférence multi-modèle basée sur les méthodes et les recommandations de Burnham et Anderson (2002) et Grueber et al. (2011). Nous avons utilisé le paquet « Mumin » (Barton 2011) pour produire tous les sous-ensembles de modèles basés sur le modèle global et les classer en fonction de AIC. Suivant Richards (2005, 2008) et pour être sûr à 95% que les modèles plus parcimonieux ont été maintenus dans le meilleur jeu de modèles, nous avons retenu tous les modèles où $\Delta \text{AIC} < 6$. Lorsque plusieurs modèles

tout aussi réalisables ont été trouvés dans le jeu de modèle candidat, nous avons utilisé le modèle de la moyenne pour produire les estimations moyennes des paramètres et l'importance relative de chaque paramètre (Burnham et Anderson, 2002) en utilisant le package « Mumin ».

Deux séries d'analyses de sensibilité ont été réalisées pour étudier la robustesse des modèles. Tout d'abord, pour examiner comment les modèles étaient sensibles à la composition des espèces dans l'analyse, des espèces ont été retirées au hasard parmi l'ensemble des données, le modèle global a été exécuté à nouveau et le $R^2_{\text{glmm}(m)}$ a été calculé pour 100 itérations. Ce processus a été répété avec entre 1 et 50 espèces retirées (pour un total de 5000 modèles ré-exécutés). Deuxièmement, nous reconnaissons que nos données d'abondance sont fondées sur des estimations de la population, avec une variation et une incertitude inconnues associées, excluant ainsi le calcul des intervalles de confiance autour des données. Par conséquent, pour simuler les effets de variation de l'ensemble de données, nous avons modifié aléatoirement chaque estimation d'abondance, répétant le modèle et calculant le $R^2_{\text{glmm}(m)}$ pour 100 itérations (pour un total de 3000 modèles ré-exécutés). L'ampleur de la modification a été choisie au hasard à partir d'une distribution uniforme entre 1 et jusqu'à 30% de l'abondance estimée pour chaque espèce et année (Voir le matériel supplémentaire, la sensibilité des méthodes d'analyse et codes R pour plus de détails). Les estimations d'abondance et de biomasse calculées dans les simulations ont été utilisées pour fournir la variabilité autour des estimations moyennes.

Pour déterminer s'il y avait des différences dans le nombre d'espèces qui montrent des déclin de population significatifs ou des augmentations entre quartiles d'abondance, nous avons produit des modèles de régression linéaire (de l'abondance par rapport à l'année) pour chaque espèce individuellement puisque nous n'avons pu déterminer l'importance du modèle à effets mixtes pour les pentes spécifiques des espèces. Des modèles généraux additifs ont été utilisés pour illustrer les tendances sur les graphiques réalisés en utilisant le package « gam ». Les valeurs F et p ont été calculées en utilisant Satterthwaite (1946) d'approximation ns pour déterminer les degrés de liberté du dénominateur dans le paquet lmerTest (Kuznetsova et al. 2013).

Résultats

Tendances générales

Additionnant toutes les espèces, nous avons constaté une tendance négative en abondance totale des oiseaux estimée entre 1980 et 2009, entraînant

une diminution de 421 millions d'individus (tableau 1, figure 1A). Les modèles linéaires généraux soulignent de fortes baisses au cours de la première moitié de l'étude (1980-1994), suivie d'une période de plus grande stabilité au cours de la seconde moitié (figure 1a). Lorsque ces abondances estimées ont été converties en biomasse, une diminution totale de plus de 7000 tonnes a été constatée (tableau 2; Figure 2b). Comme pour les données sur l'abondance, la biomasse aviaire a diminué au cours des 20 premières années (1980-1999) de l'étude, mais a montré une reprise dans les dix dernières années. Voir matériel supplémentaire, Fig. S2 pour les espèces individuelles les graphiques d'abondance.

Facteurs affectant les trajectoires des populations

Le modèle global explique environ 82% de la variation dans les données ($R^2_{\text{glmm}(c)} = 0,817$) dont environ 30% s'expliquent par les facteurs fixes et leurs interactions ($R^2_{\text{glmm}(m)} = 0,299$). Nous avons produit un ensemble de modèles candidats constitués de toutes les versions simplifiées du modèle global et les avons comparés en fonction de leur AICc. Les 11 modèles avec $\Delta \text{AICc} < 6$ (Tableau S4) ont été utilisés pour produire le modèle des estimations moyennes des paramètres.

Importance relative des paramètres. Le quartile d'abondance, le temps, et la masse corporelle ont tous été retenus dans chaque modèle dans le jeu de modèle candidat ayant une importance relative (RI) de 1 dans le modèle final moyen. La guild alimentaire a été retenue dans 82% des modèles de haut de gamme avec un RI de 0,97. L'habitat a toutefois été retenu seulement dans 46% des modèles de haut de gamme avec un RI de 0,18. L'interaction du temps et des autres effets principaux a été utilisée pour déterminer la façon dont l'abondance a changé avec le temps par rapport à ces facteurs. L'interaction du quartile d'abondance avec le temps a été maintenue dans tous les modèles avec une importance relative de 1, tandis que l'interaction de la guild d'alimentation et du temps a été trouvée dans 36% des modèles (RI = 0,43); l'interaction de la masse corporelle et du temps a été également conservée dans 56% des modèles, mais avec un RI de 0,46. Enfin, l'interaction entre l'habitat et le temps a été conservée dans 9% de l'ensemble du modèle candidat (RI = 0,01). Ces résultats suggèrent que le quartile d'abondance est un meilleur prédicteur de la trajectoire que celui de la guild majeure d'alimentation, du type d'habitat ou de la masse du corps.

Estimations moyennées des paramètres du modèle. Le modèle des estimations moyennes des paramètres souligne également comment les

changements dans l'abondance avec le temps sont fortement affectées par le quartile d'abondance (Tableau S5; quartile et interaction en temps), avec les plus fortes baisses au Q4 ($\beta = -1,56$, $SE = 0,24$), suivies par Q3 ($\beta = -0,761$, $SE = 0,222$) et Q2 ($\beta = -0,505$, $SE = 0,191$) par rapport au 1er trimestre (Q1, i.e. avec le niveau de base). Lorsque Q2 a été utilisé comme base, le modèle moyen a indiqué une augmentation de l'abondance avec le temps au sein de Q1 ($\beta = 0,718$, $SE = 0,139$). Toutes les interactions des quartiles avec le temps étaient significatives (à $\alpha = 0,001$), et reflétaient les tendances dans les données réelles (figure 2) avec des baisses dans Q2, Q3 et Q4 et des augmentations dans Q1 lorsque les quartiles variables ont été utilisés. Lorsque l'on a pris la Guilde alimentaire, tandis qu'on a trouvé des baisses considérables chez les granivores on n'a trouvé aucun changement statistiquement significatif dans l'abondance avec le temps (Tableau S5; Figure S3). En termes de type d'habitat, nous n'avons constaté aucun changement significatif dans l'abondance avec le temps (Tableau S5 ; Figure S4).

Analyse de la sensibilité. Les modèles se sont avérés être très robustes à la fois dans la composition des espèces utilisées pour l'analyse et dans les changements aléatoires au niveau des estimations de l'abondance utilisées dans les modèles. Le retrait allant jusqu'à 50 espèces réduit le $R^2_{\text{glmm}(m)}$ de 0,299 (SD = 0,0006) à 0,282 (SD = 0,075) (Figure S5, tableau S6). En modifiant toutes les estimations d'abondance entre 1 et jusqu'à un maximum de 30% (le changement en abondance a été choisi au hasard entre 1 et le maximum à chacune des 100 itérations) cela réduit le $R^2_{\text{glmm}(m)}$ de 0,299 (SD = 0,0006) à 0,21 (SD = 0,006, max de changement d'abondance en % = 26) (Figure S6, tableau S7).

Changements par quartile. Lorsque le quartile a été affecté à une base annuelle (méthode 1), 69 espèces sont restées dans le même quartile, 67 espèces ont occupé deux quartiles et 8 espèces ont occupé trois quartiles, sur la période d'étude de 30 ans. Parmi celles qui ne se sont pas déplacées entre les quartiles, 41 espèces étaient la dernière année dans le même quartile qu'au début de l'étude. 21 espèces se sont déplacées dans un quartile plus abondant et 16 espèces se sont déplacées dans un quartile moins abondant. En considérant le quartile d'abondance et comme prédit par notre modèle, on a constaté des asymétries considérables dans les trajectoires de population entre les différents quartiles d'abondance.

Pour la grande majorité des changements dans l'abondance et la biomasse, les espèces ont été déplacées vers le quartile des espèces les plus

communes, Q4, ce qui représente 83% du déclin total en abondance lorsque la composition des espèces était variable (méthode 1, Tableau 1. a, Fig 2. I. d.). Lorsque des espèces étaient fixées dans le quartile de leur première année, les changements dans le quartile Q4 représentaient 92% de la variation totale en abondance (tableau 1b, Fig. 2.IId). Parmi les 36 espèces les plus communes, 24 étaient en baisse (22 statistiquement significatives $\alpha = 0,05$) et 12 étaient en augmentation (10 significativement, Tableau 1. C). Les espèces appartenant à Q3, ce qui représente le deuxième groupe le plus abondant, ont également démontré une baisse globale, bien que ces changements ne représentent qu'une petite fraction de la baisse globale (Tableau 1. A & C, fig. 2. I & II c). Lorsque la composition du quartile était flexible, les espèces du Q2 ont également montré des baisses (tableau 2. A, fig. 2. I. b). Cependant, lorsque les espèces affectées à Q2 en 1980 ont été prises en considération, elles ont montré une légère augmentation en abondance (Tableau 1. b, figure 2. II. B). De la même façon, et à la différence des espèces les plus communes, les espèces en Q1 ont montré une augmentation globale de l'abondance, que ce soit avec la composition variable ou fixe des espèces (tableau 1 a & b, Fig. 2 I & II a). Parmi ces espèces moins abondantes, 24 se sont révélées être en augmentation (17 de façon significative) et 12 en baisse (8 significativement, Tableau 1. c).

Biomasse

Lorsqu'ils sont calculés en termes de biomasse, les modèles reflètent largement ceux de l'abondance (tableau 2, figure 3) : bien que ces deux valeurs soient en baisse, ce déclin est plus raide quand il est considéré en terme d'abondance plutôt qu'en termes de biomasse. Cela peut s'expliquer en partie par le fait que les oiseaux les plus abondants ont tendance à être plus petits (il existe une corrélation négative entre la masse corporelle et l'abondance, $r_s = -0,4077$, $p < 0,001$, matériel supplémentaire Figure S8). Ainsi les réductions de l'abondance des oiseaux les plus légers ne se traduisent pas en termes de biomasse. En outre, lorsque la biomasse pour les espèces les plus courantes, Q4, a été calculée, permettant une composition en espèces variable, nous n'avons trouvé effectivement qu'une modeste diminution de la biomasse (Fig. 3 I D). Ceci est largement dû au fait que les espèces les plus communes dans la première année de l'étude (moyenne = biomasse 138.4g SD = 146) ont été remplacées par des espèces plus lourdes (moyenne de la biomasse = 173.6g SD = 164,2) à la fin (Matériel supplémentaire Fig. S9)

Discussion

Les oiseaux d'Europe sont en déclin à un rythme alarmant, et une grande part de ce déclin a été attribuée à une diminution du nombre d'oiseaux des champs résultant de l'intensification agricole (Donald, Green & Heath 2001). En outre, il y a eu un certain nombre de baisses très médiatisées d'oiseaux européens très courants tels que le moineau domestique (Delaet & Summers-Smith 2007) et l'étourneau sansonnet (Smith, Ryegard & Svensson 2012). Dans le même temps un certain nombre des espèces rares ont montré une augmentation spectaculaire au cours des dernières années, probablement en raison de l'impact des actions directes de conservation (Gregory et al 2003; Holling 2011). Il est toutefois resté difficile de savoir si le caractère d'espèce commune était en lui-même un facteur qui influe sur la trajectoire de la population. Ce travail démontre pour la première fois comment les oiseaux les plus communs sont généralement en déclin plus rapide que les espèces moins abondantes tout en tenant compte d'autres facteurs qui ont été postulés comme étant responsables du déclin de la population aviaire. Ce déclin est particulièrement inquiétant car, par définition, les oiseaux les plus communs sont les plus nombreux et donc le déclin de ces espèces a un impact beaucoup plus grand en termes de fonctions de l'écosystème et de services écosystémiques fournis. Nos résultats sont basés sur les données de plusieurs milliers d'enquêtes individuelles d'oiseaux nicheurs dans toute l'Europe, chacune avec des variations associées et des incertitudes et donc nous insistons sur le fait que ces résultats sont des estimations de l'abondance et de la biomasse ; que les données utilisées dans cette étude ont été soumises à des vérifications et des contrôles de qualité considérables et que nos conclusions ne sont pas affectées par des niveaux élevés d'une variation aléatoire ajoutée, ce qui nous donne confiance dans les modèles que nous décrivons.

En plus des changements dans l'abondance aviaire, nous fournissons également des preuves d'un changement dans la distribution de masse corporelle des oiseaux d'Europe, avec une tendance générale au déclin plus rapide pour les petits oiseaux que pour les grands et, inversement, pour les grands oiseaux une abondance qui s'accroît, ce qui est susceptible d'être la principale raison pour laquelle la biomasse aviaire n'a pas baissé aussi rapidement que l'abondance. Ces changements dans la distribution de masse corporelle auront probablement également des impacts en termes de services écosystémiques fournis par les oiseaux car les niveaux de bon nombre de ces services écosystémiques sont liés à des taux de consommation (par exemple la lutte antiparasitaire, les services charognards), qui dépendent de taux métaboliques, lesquels sont à leur tour fonction de la

masse corporelle. Comme l'exposant moyen de la loi de puissance du champ des taux métaboliques en relation avec la masse corporelle a été estimé à 0,64 pour les oiseaux (Hudson et al. 2013), une réduction de l'abondance des espèces de masse corporelle inférieure conduira à une perte disproportionnée des services écosystémiques même si cette perte est, dans une certaine mesure, compensée par une augmentation de l'abondance des espèces ayant une plus grande masse corporelle. Nos résultats confirment les tendances pour un certain nombre d'espèces d'oiseaux des terres agricoles, dont beaucoup sont communes et ont subi un fort déclin dans un certain nombre de pays européens au cours des dernières années (Chamberlain et al. 2000; Fox 2004 ; Wretenberg et al. 2006). Une partie des modèles que nous présentons peut être attribuée à des changements décrits précédemment tels que la baisse des espèces d'oiseaux des terres agricoles et les déclinés associés chez les oiseaux granivores (Moorcroft et al. 2002). En effet, Q4 contient une plus grande proportion de granivores des terres agricoles que les autres quartiles, bien qu'il existe plus d'oiseaux insectivores utilisant des habitats autres que les terres agricoles dans ce quartile.

Alors que la politique de conservation vise à identifier les baisses dans un éventail d'espèces aussi large que possible, y compris les espèces les plus communes, il est presque inévitable, étant donné les ressources limitées, que l'action de conservation ait eu une longue histoire consistant à mettre l'accent sur les espèces rares et cette approche a eu quelques notables succès (Homme & Bean 2005 ; Donald et al. 2007 ; Hoffman et al. 2010). Toutefois, les espèces communes ne bénéficient pas d'une immunité contre le déclin futur et l'extinction possible. En effet, la littérature fournit de nombreux exemples d'espèces autrefois courantes qui ont été conduites à l'extinction ou ont cessé d'être communes, dans des périodes relativement courtes (Gaston et Fuller 2007 ; Lindenmayer et al. 2011). Dans cette étude, nous avons démontré que la grande majorité du déclin des oiseaux européens s'explique par des pertes considérables pour un nombre relativement faible d'espèces d'oiseaux communs. Inversement, les espèces moins abondantes sont généralement de plus en plus nombreuses. Alors que nos résultats ne contiennent pas de données sur les espèces considérées comme particulièrement rares en Europe (<1500 couples reproducteurs ; Holling et oiseaux nicheurs rares Panel 2011), ceux du quartile Q1 reflètent les tendances de population qui ont été signalées à l'échelle régionale pour ces espèces, avec, au Royaume-Uni, un indicateur des espèces rares démontrant par exemple une augmentation entre 1973 et 1998 (Gregory et al. 2003) de 260%, ces

augmentations étant dues à l'action de conservation ciblée dans beaucoup de cas.

Un indice possible de la baisse des espèces les plus abondantes est que, presque par définition, les espèces communes sont très répandues et que leur nombre est lié à la détérioration de la qualité de l'environnement à l'échelle du paysage. (Gaston et Fuller 2007). La gestion de la conservation tend à cibler localement pour augmenter l'abondance des espèces rares, souvent par la mise en place et l'entretien d'aires protégées. Ces plans de gestion offrent cependant peu de protection pour les espèces

les plus communes et les plus répandues (Hoffman et al. 2010). Alors que les aires protégées sont essentielles à la conservation des espèces rares et menacées, nous suggérons qu'une proportion croissante de financements et d'efforts de conservation soit accordée aux programmes d'amélioration de l'environnement à plus large échelle, tel qu'un agroenvironnement efficace et des projets d'espaces verts urbains.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to national monitoring coordinators and to others for their cooperation and data provision within the PECBMS: N. Teufelbauer, A. Weiserbs, Ch. Vansteenwegen, J.-P. Jacob, T. Kinet, J.-Y. Paquet, I. Hristov, S. Spasov, D. Pomeroy, M. Hellicar, Z. Vermouzek, J. Chytil, T. Telenský, H. Heldbjerg, M. Lerche-Jørgensen, A. Eskildsen, A. Kuresoo, J. Elts, A. Lehikoinen, R. A. Väisänen, F. Jiguet, T. Kominos, S. Trautmann, M. Flade, J. Schwarz, T. Szep, K. Nagy, O. Crowe, D. Coombes, P. Rossi, L. Fornasari, E. de Carli, G. Tellini Florenzano, A. Aunins, I. Mardega, O. Keišs, C. van Turnhout, A. van Dijk, A. Boele, W. Teunissen, C. Plate, M. Husby, J. Atle Kålås, B. Archita, T. Chodkiewicz, P. Chylarecki, D. Leitão, R. Martins, A. Meirinho, J. Figelj, P. Kmecl, K. Slabeyová, J. Ridzoň, J. Topercer, V. Escandell, J. C. del Moral, M. Anton, S. Herrando, Å. Lindström, H. Schmid, K. Risely, D. G. Noble, A. R. Renwick. J. Škorpilová contributed significantly to the collation of PECBMS data, data quality control and analysis, while A. van Strien, A. Gmelig Meyling and T. van der Meij (Statistics Netherlands) contributed with PECBMS final data analysis and computation procedure. We also thank N. Schäffer, D. W. Gibbons, J. Tavares, D. Richard and A. Teller for help and general support to the PECBMS. PECBMS has been supported by the RSPB and European Commission. Many thanks to Matthew & Keith Silk for providing photographs.

References

1. Baillie, J.E.M., Hilton-Taylor, C. & Stuart, S.N. 2004 *IUCN Red List of threatened species. A global species assessment*. IUCN (World Conservation Union), Gland, Switzerland.
2. Bartoň, K. (2011) Model selection and model averaging based on information criteria (AICc and alike). R package, version 1.9.5. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>. Last accessed 21 Feb 2014.
3. Bates, D., Bolker, B., Maechler, M. & Walker, S. (2013) lme4: linear mixed-effect models using Eigen and S4. R package, version 1.0-4. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>. Last accessed 21 Feb 2014.
4. BirdLife International. 2004. *Birds in Europe: Population Estimates, Trends and Conservation Status*. BirdLife Conservation Series no. 12. BirdLife International. Cambridge, UK.
5. BirdLife International (2012). Species factsheets: *Oenanthe isabellina* & *Oenanthe leucura*. Available at: <http://www.birdlife.org> Last accessed 21 Feb 2014.
6. Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd edn. Springer, Berlin.
7. Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A. et al. (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328 1164-1168.
8. Caughley, G. and Gunn, A. (1995). *Conservation biology in theory and practice*. Blackwell Science, Oxford.
9. Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.H., Duckworth, J.C. & Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *J. Appl. Ecol.*, 37, 771– 788.
10. De Laet, J. & Summers-Smith, J.D. (2007) The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review. *J. Ornithol.*, 148 (Suppl 2), S275-278
11. Donald, P.F., Green, R.E. & Heath, M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 268, 25-29
12. Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., Bierman, S.M., Gregory, R.D. & Waliczky, Z. (2007) International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. *Science*, 317, 810-813.

13. Dunning Jr., J.B. (2007). *CRC Handbook of Avian Body Masses*. 2nd edn. Taylor & Francis, Boca Raton.
14. Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R. et al. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Front. Ecol. Environ.*, 3, 479-486.
15. Fewster, R.M., Buckland, S.T., Siriwardena, G.M., Baillie, S.R. & Wilson, J.D. (2000) Analysis of population trends for farmland birds using generalized additive models. *Ecology*, 81, 1970-1984
16. Fox, A.D. (2004). Has Danish agriculture maintained farmland bird populations? *J. Appl. Ecol.*, 41, 427-439.
17. Gangoso, L., Agudo, R., Anadon, J.D., de la Riva, M., Suleyman, A.S., Porter, R. and Donazar, J.A. (2013) Reinventing mutualism between humans and wild fauna: insights from vultures as ecosystem service providers. *Conserv. Lett.*, 6, 172-179.
18. Gaston, K.J. (1994). *Rarity*. Chapman and Hall, London.
19. Gaston, K.J. (2008). Biodiversity and extinction: the importance of being common. *Prog. Phys. Geog.*, 32, 73-79.
20. Gaston, K.J. (2010). Valuing common species. *Science*, 154-155.
21. Gaston, K.J. 2011. Common ecology. *BioScience*, 61, 354-362.
22. Gaston, K.J. & Fuller, R.A. (2007). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends Ecol. Evol.*, 23, 14-19.
23. Geider, R.J. et al. (2001) Primary productivity of planet Earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats. *Glob. Change Biol.*, 7, 849-882.
24. Gelman, A., Su, Y.S., Yajima, M., Hill, J., Pittau, M.G., Kerman, J. Zheng, T. & Dorie, V. (2013). arm: data analysis using regression and multi-level / hierarchical models. R package, version 1.6-09. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/arm>. Last accessed 21 Feb 2014.
25. Gregory, R.D., Noble, D., Field, R., Marchant, J., Raven, M. & Gibbons, D.W. (2003). Using birds as indicators of biodiversity. *Ornis. Hung.*, 12-13, 12-24.
26. Gregory, R.D. and van Strien, A. (2010). Wild bird indicators: using composite population trends of birds as measures of environmental health. *Ornithol. Sci.*, 9, 3-22.
27. Gregory, R.D., van Strien, A., Vorisek, P., Gmelig, A.W., Noble, D.G., Foppen, R.P.B., et al. (2005). Developing indicators for European birds. *Phil Trans. R. Soc. B.*, 360, 269-288.
28. Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate filter and founder effects. *J. Ecol.*, 86, 902-910.
29. Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. & Jamieson, I.G. (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *J Evolution. Biol.*, 24, 699-711.
30. Handbook of the Birds of the World Alive (2013) Available at: <http://www.hbw.com/>. Last accessed 21 Feb 2014.
31. Henderson, P.A. and Magurran, A.E. (2010). Linking species abundance distributions in numerical abundance and biomass through simple assumptions about community structure. *P. Roy. Soc. B.*, 277, 1561-1570.
32. Hoffman, M. et al. (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*, 330, 1503-1509.
33. Holling, M. & Rare Breeding Birds Panel (2011). Rare breeding birds in the United Kingdom 2009. *Brit. Birds*, 104, 476-537.
34. Hudson, L.N., Isaac, N.J.B. & Reuman, D.C. (2013) The relationship between body mass and field metabolic rate among individual birds and mammals. *J. Anim. Ecol.*, 82, 1009-1020
35. Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B. & Christensen, R.H.B. (2013) lmerTest: Tests for random and fixed effects for linear mixed effect models. R package, version 2.0-3. Available at <http://cran.r-project.org/web/packages/lmerTest/index.html>. Last accessed 21 Feb 2014.
36. Lindenmayer, D.B., Wood, J.T., McBurney, L., MacGregor, C., Youngentob, K. & Banks, S.C. (2011) How to make a common species rare: A case against conservation complacency. *Biol. Conserv.*, 144, 1663-1672.
37. Male, T.D. & Bean, M.J. (2005) Measuring progress in US endangered species conservation. *Ecol. Lett.*, 8, 986-992.
38. McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Kassa Benecha, H. et al. (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.* 10, 995-1015.
39. Moorcroft, D., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B. & Wilson, J.D. (2002) The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *J. App. Ecol.*, 39, 535-547.
- Nakagawa and Schielzeth 2013
40. R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Available at: <http://www.R-project.org/>. Last accessed 21 Feb 2014.

41. Richards, S.A. (2005) Testing ecological theory using the information- theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology*, 86, 2805–2814.
42. Richards, S.A. (2008) Dealing with overdispersed count data in applied ecology. *J. Appl. Ecol.*, 45, 218–227.
43. Satterthwaite, F. E. (1946) An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics Bull.*, 2, 110–114.
44. Schielzeth H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods Ecol. Evol.*, 1, 103-113
45. Sekercioglu, C.H., Daily, G. and Ehrlich, P.R. (2004) Ecosystem consequences of bird declines. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 99, 263-267.
46. Smith, H.G., Ryegard, A. & Svensson, S. (2012) Is the large-scale decline of the starling related to local changes in demography? *Ecography*, 35, 741-748
47. Snow, D.W. & Perrins, C.M. (1998). *The Birds of the Western Palearctic Concise Edition*. Oxford University Press, Oxford.
48. Wenny, D.G., DeVault, T.L., Johnson, M.D., Kelly, D., Sekercioglu, C.H., Tomback, D.F. and Whelan, C.J. (2011) The need to quantify ecosystem services provided by birds. *Auk*, 128, 1-14.
49. Whelan, C.J., Wenny, D.G., and Marquis, R.J. (2008) Ecosystem services provided by birds. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1134, 25-60.
50. Wretenberg, J., Lindström, Å., Svensson, S., Thierfelder, T. & Pärt, T. (2006). Population trends of farmland birds in Sweden and England: similar trends but different patterns of agricultural intensification. *J. Appl. Ecol.*, 43, 1110–1120.

Figure Legends

Figure 1. Total changes in abundance and biomass of birds considered by the PECBMS. Each point represents the totalled abundance estimates of 144 species over a thirty-year period from 1980 to 2009. Lines represent the fitted values from a general additive model (red degrees of freedom = 10, blue, degrees of freedom = 3). Linear regression reveals a significant decrease of both abundance ($\beta = -9.89 \times 10^6$, $t = -6.127$, $p < 0.0001$) and for biomass ($\beta = -133.51$, $t = -2.074$, $p = 0.0474$) over the 30 year study period. Box and whisker plots represent the variation generated by randomly altering each abundance estimate ± 1 & 20% for 100 iterations.

Figure 2. Total estimates of abundance separated into quartiles based on abundance on a yearly basis hence quartiles have a variable species composition I). Based on abundance in year one of the study (1980). Lines represent the fitted values from a general additive model (red degrees of freedom = 10, blue, degrees of freedom = 3). Species representing each quartile are; Q1 Grey Heron (*Ardea cinerea*), Q2 Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*), Q3 Jackdaw (*Corvus monedula*) & Q4 House Sparrow (*Passer domesticus*). Box and whisker plots represent the variation generated by randomly altering each abundance estimate ± 1 & 20% for 100 iterations.

Figure 3. Total estimates of biomass separated into quartiles based on abundance on a yearly basis hence quartiles have a variable species composition I). Based on abundance in year one of the study (1980). Lines represent the fitted values from a general additive model (red degrees of freedom = 10, blue, degrees of freedom = 3). Box and whisker plots represent the variation generated by randomly altering each abundance estimate ± 1 & 20% for 100 iterations.

Table Legends

Table 1. Changes in estimated avian abundance within Europe between 1980 and 2009. a) Total changes and changes by quartile when species composition of each quartile is allowed to vary with time. b) Changes by quartile when species composition of each quartile is fixed in year one. c) Number of species increasing or decreasing and the number of species for which these changes were significant ($\alpha = 0.005$).

Table 2. Changes in estimated avian biomass (Tonnes) within Europe between 1980 and 2000. Total biomass changes and changes by quartile when species composition of each quartile is allowed to vary with time. b) Changes by quartile when species composition of each quartile is fixed in year one.

Tables

Table 1.

a)

Quartile	Year 1	Year 30	Change	Proportion of total change
All	2063173982	1641329711	-421844271	
Q1	13576444	13597987	21543	0.000
Q2	88694609	79127422	-9567187	0.023
Q3	293659205	232800545	-60858660	0.144
Q4	1667243724	1315803757	-351439967	0.833

b)

Quartile	Year 1	Year 30	Change	Proportion of total change
Q1	13576444	18390981	4814537	0.011
Q2	88694609	91421345	2726736	0.006
Q3	293659205	266209319	-27449886	0.063
Q4	1667243724	1265308066	-401935658	0.920

c)

	Increase	Decrease	Significant increase	Significant decrease
Total	74	70	55	62
Q1	24	12	17	8
Q2	21	15	17	14
Q3	17	19	11	18
Q4	12	24	10	22

Table 2.

a)

Quartile	Year 1 (Tonnes)	Year 30 (Tonnes)	Change (Tonnes)	Proportion of change
Total	93084	86037	-7047	
Q1	3476	4274	798	0.092
Q2	9225	7637	-1588	0.184
Q3	18223	13141	-5082	0.588
Q4	62159	60986	-1174	0.136

b)

Quartile	Year 1 (Tonnes)	Year 30 (Tonnes)	Change (Tonnes)	Proportion of change
Q1	3476	5298	1823	0.102
Q2	9225	11066	1841	0.103
Q3	18223	19988	1765	0.099
Q4	62159	49685	-12475	0.697

Figures
Figure 1.

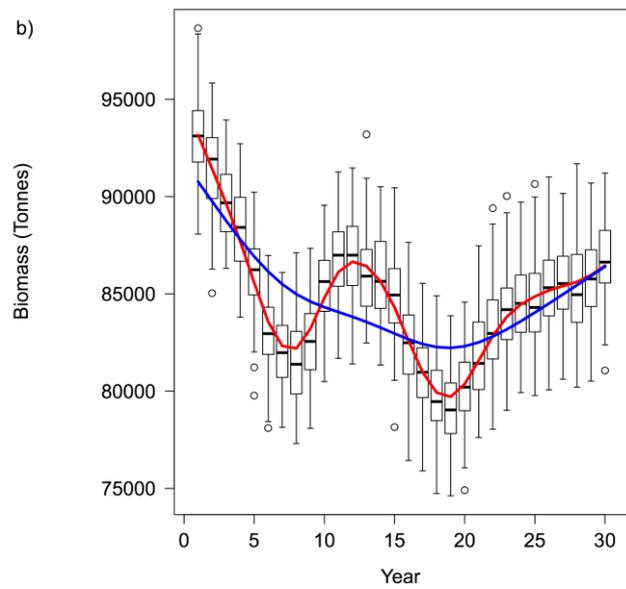
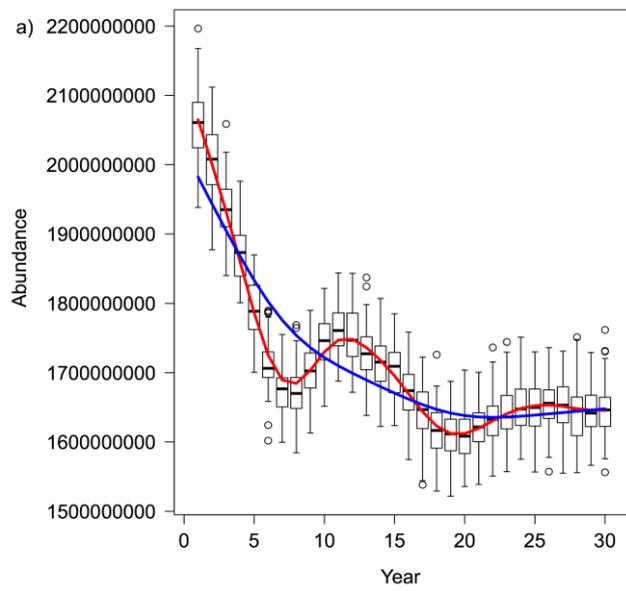


Figure 2.

I. Variable species composition

II. Fixed species composition

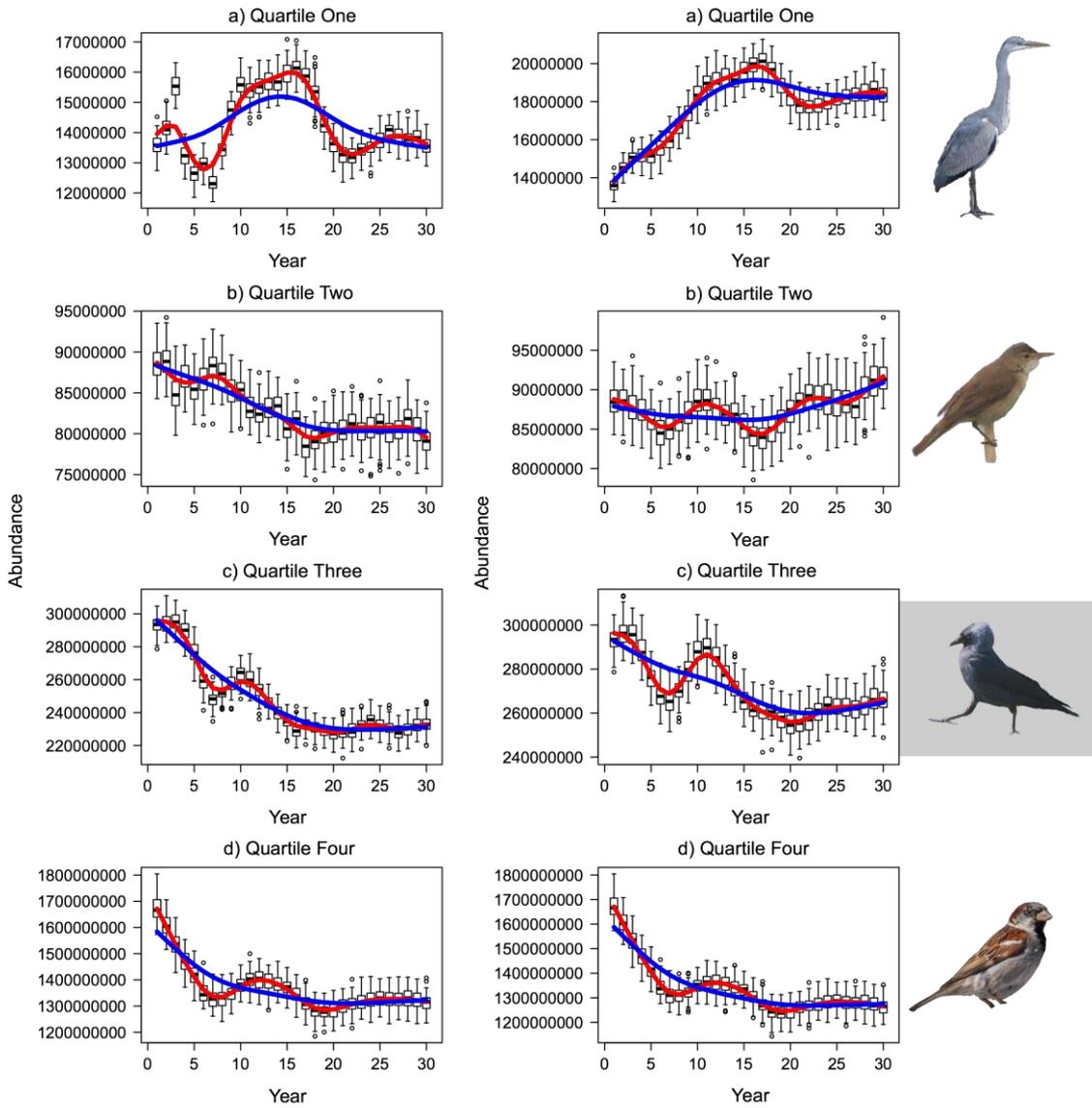
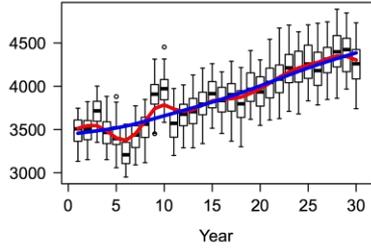


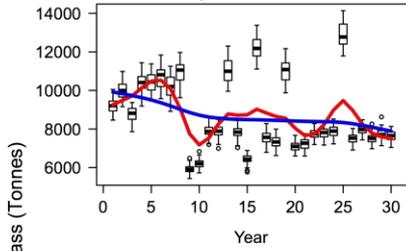
Figure 3.

I. Variable species composition

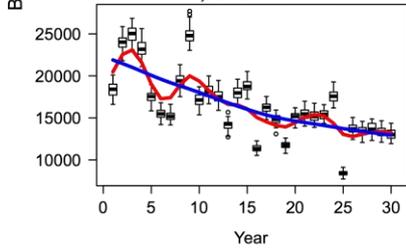
a) Quartile One



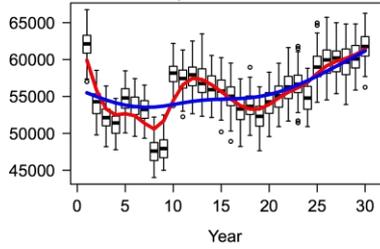
b) Quartile Two



c) Quartile Three

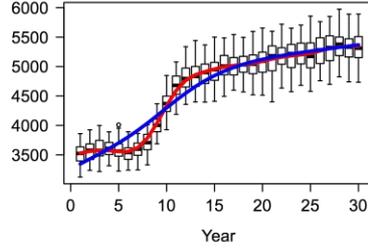


d) Quartile Four

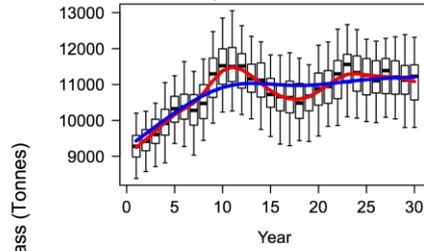


II. Fixed species composition

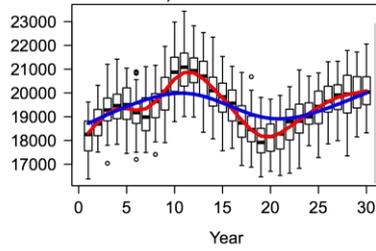
a) Quartile One



b) Quartile Two



c) Quartile Three



d) Quartile Four

