

**UNIVERSITE MONTPELLIER 2
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

T H E S E

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER 2

Discipline : Biologie de l'évolution et écologie

Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences, Environnement

présentée

par

Guillaume GAYET

Titre :

**COLONISATION D'UN ECOSYSTEME D'EAU DOUCE HETEROGENE
PAR UN OISEAU D'EAU HERBIVORE :
LE CYGNE TUBERCULE (*CYGNUS OLOR*) DANS LES ETANGS PISCICOLES
DE DOMBES.**

JURY

Soutenue publiquement le 15 décembre 2010 devant le jury composé de :

Bernard Godelle , Professeur, Ecole Doctorale SIBAGHE, Montpellier, France	, Président
Michael William Eichholz , Professeur associé, Université de Carbondale, Illinois, USA,	Rapporteur
Charles-André Bost , Directeur de recherche, CNRS, Chizé, France	, Rapporteur
François Sarrazin , Professeur, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France	, Examineur
Matthieu Guillemain , Ingénieur, ONCFS, Arles, France	, Directeur
Hervé Fritz , Directeur de recherche, CNRS, Lyon, France	, Co-directeur

**UNIVERSITE MONTPELLIER 2
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

T H E S E

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER 2

Discipline : Biologie de l'évolution et écologie

Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences, Environnement

présentée

par

Guillaume GAYET

Titre :

**COLONISATION D'UN ECOSYSTEME D'EAU DOUCE HETEROGENE
PAR UN OISEAU D'EAU HERBIVORE :
LE CYGNE TUBERCULE (*CYGNUS OLOR*) DANS LES ETANGS PISCICOLES
DE DOMBES.**

JURY

Soutenue publiquement le 15 décembre 2010 devant le jury composé de :

Bernard Godelle , Professeur, Ecole Doctorale SIBAGHE, Montpellier, France	, Président
Michael William Eichholz , Professeur associé, Université de Carbondale, Illinois, USA,	Rapporteur
Charles-André Bost , Directeur de recherche, CNRS, Chizé, France	, Rapporteur
François Sarrazin , Professeur, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France	, Examineur
Matthieu Guillemain , Ingénieur, ONCFS, Arles, France	, Directeur
Hervé Fritz , Directeur de recherche, CNRS, Lyon, France	, Co-directeur

REMERCIEMENTS

Je remercie Messieurs Johanny Griffon, Président de la Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain (FDC01) et Daniel Rousset, Directeur de la FDC01, pour m'avoir accordé leur confiance et leur soutien lors de la conduite de cette étude. En effet, ils ont su mettre à disposition les moyens nécessaires pour réussir au mieux cette thèse et m'assurer les meilleures conditions de travail possibles. Merci également à Madame Marie-Noëlle Bois pour son accompagnement, sa disponibilité et son efficacité qui ont permis une grande facilité dans la gestion des aspects administratifs de cette étude. Je remercie également tous les employés de la FDC01 pour avoir facilité le déroulement de la soutenance.

Cette thèse a bénéficié du financement du Conseil Général de l'Ain, de la Direction Régionale de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement Rhône-Alpes (DREAL), de la Fédération Nationale des Chasseurs et de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Je les remercie d'avoir cru en ce projet, d'avoir mis les moyens nécessaires pour comprendre une problématique locale mais avec d'évidentes extensions nationales et d'avoir suivi la réalisation des travaux avec le plus grand intérêt. De plus, je remercie la DREAL pour avoir financé la phase de pré-étude en 2007, qui a permis à cette thèse de démarrer. Je remercie également tous les acteurs de la Dombes qui se sont déplacés lors du comité local de thèse annuel, pour avoir donné leur avis sur l'étude et pour avoir validé les questions sur lesquelles nous avons travaillé.

Je tiens à remercier et associer les trois stagiaires qui ont travaillé avec moi sur cette étude : Clément Bégnis, Alice Costiou et Vincent Vaux. J'ai certainement plus appris à leur contact qu'ils n'ont appris de moi. Leur contribution sur le terrain fut extrêmement précieuse, tant sur le plan pratique qu'intellectuel et pour tous les autres aspects qui font de ce même terrain un espace de travail et de convivialité. Sans leur contribution ce travail n'aurait pas pu aboutir.

Je tiens à sincèrement remercier Mike Eichholz et Charles-André Bost pour avoir accepté de consacrer du temps à l'évaluation de mon travail en tant que rapporteurs. Merci également à François Sarrazin et Bernard Godelle pour avoir bien voulu être membres de mon jury en tant qu'examineurs.

Un immense merci à Matthieu Guillemain, pour avoir accepté de diriger cette thèse, en particulier pour son soutien, sa rapidité de lecture et la qualité de ses critiques sur le travail réalisé. Son soutien fut précieux, en particulier durant le long marathon de la dernière année de thèse avec la phase intensive de rédaction. Je le remercie également pour m'avoir donné des conditions idéales de travail lors de mes séjours à la Tour du Valat. Je remercie sincèrement la Fondation de la Tour du Valat pour sa grande hospitalité et pour m'avoir permis de travailler temporairement dans ses locaux.

Merci à Hervé Fritz d'avoir codirigé cette thèse et d'avoir vérifié certaines analyses.

Merci à Joël Broyer et Laurence Curtet, à l'origine de cette étude, d'avoir suivi ce travail avec intérêt.

Un grand merci aux membres de mon comité de thèse : François Mesléard et Thierry Boulinier, toujours disponibles à mes sollicitations et pour m'avoir fait profiter de leurs connaissances et de leurs expériences respectives pour améliorer la qualité de mes travaux.

Merci également à Cyril Eraud et Clément Calenge, pour avoir accepté de travailler sur cette étude en rapport avec leurs spécialités respectives.

Un grand merci à Jean-Yves Fournier. En effet, j'ai pu entrevoir ce que la Dombes a été il y a quelques décennies au travers des discussions que nous avons eues. Je le remercie pour m'avoir conforté dans certaines de mes initiatives et intuitions grâce à ses irremplaçables connaissances du terrain. Merci également à Jean-Baptiste Mouronval pour avoir accepté de partager avec moi ses connaissances sur les macrophytes aquatiques, et à Maurice Benmergui pour m'avoir permis de mieux connaître les acteurs présents en Dombes, et partagé ses connaissances sur la biologie du cygne, ce qui fut également un élément de réussite de ce travail.

Je remercie également tous les gardes du Service Départemental de l'Ain de l'ONCFS, notamment pour m'avoir permis de les accompagner lors de missions techniques, et m'avoir initié aux techniques de baguage des bécassines et des sarcelles d'hiver. Merci également à Dominique Bellette et Françoise Jasseron pour leur convivialité et leur humeur toujours au beau fixe.

Je tiens sincèrement à remercier les nombreux stagiaires et vacataires que j'ai pu côtoyer durant toute la durée de ma thèse pour leur convivialité et pour les soirées passées à Saint-Nizier-le-Désert. Plus particulièrement, merci à Sylvain Paligot, pour m'avoir aidé à confectionner les exclos, que ce soit la nuit, le week-end ou sous la neige. Merci également à Virginie Guyot et Guillaume Body pour leur aide respective sur le terrain et en statistiques, et à Jean-Philippe Bienvenu pour sa collaboration.

Merci également à Anne-Laure Brochet, pour avoir répondu avec patience à mes innombrables questions, et pour son soutien.

Je remercie sincèrement les propriétaires d'étangs de m'avoir accordé leur confiance pour mettre en place un protocole expérimental sur leurs propriétés.

Merci également à Francis Raoul de l'Université de Franche-Comté, pour m'avoir fait découvrir le monde de la recherche et m'avoir encouragé à poursuivre dans cette voie durant mes études.

Un grand merci aussi à ma famille pour m'avoir soutenu durant mes longues années d'études. Merci également à mes camarades de toutes les promotions passées (BTSA de Montmorot, IUP de Besançon et Master de Mâcon) pour leur soutien et leurs encouragements.

TABLE DES MATIERES

LISTE DES PUBLICATIONS	10
LISTE DES ANNEXES	12
INTRODUCTION	13
I. Dynamique des écosystèmes.....	13
1. Equilibre relatif des écosystèmes et perturbations.	13
2. La colonisation : une perturbation majeure dans les écosystèmes.	14
a. Echelles des changements opérés.....	15
i. L'aire de répartition.....	15
ii. La communauté.....	15
b. Colonisation et enjeux contemporains de conservation de la biodiversité.	17
i. Enjeux à large échelle.	17
ii. Enjeux au sein des zones humides.	19
II. Processus induits par la colonisation.....	20
1. La sélection de l'habitat.	20
2. De la coexistence à la compétition.	22
3. La prédation au travers de la relation herbivore-plante.....	25
III. La présence du cygne tuberculé dans les étangs piscicoles comme sujet d'interrogations.....	27
1. Le cygne tuberculé : une espèce en pleine expansion démographique et géographique.....	27
2. La colonisation des étangs d'eau douce.	28
3. La relation cygne - oiseaux d'eau.....	30
4. La relation cygne - macrophytes aquatiques.	31
IV. Problématique de la thèse.....	32
 CHAPITRE 1 : SÉLECTION DE L'HABITAT PAR LE CYGNE TUBERCULÉ DANS UNE RÉGION D'ÉTANGS PISCICOLES.	36
Article 1 : Effects of seasonality, isolation and patch quality for habitat selection processes by Mute swans (<i>Cygnus olor</i>) in a fishpond landscape.	40

Article 2 : Mute swans (<i>Cygnus olor</i>) seasonal stay on fishponds over the annual cycle.	53
Article 3 : Breeding Mute Swan habitat selection when accounting for detectability : a plastic behaviour consistent with rapidly expanding populations.	67
CHAPITRE 2 : INTERACTIONS DU CYGNE TUBERCULÉ AVEC LES COMMUNAUTÉS DES ÉTANGS PISCICOLES.	78
Article 4 : Are Mute Swans (<i>Cygnus olor</i>) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, Eastern France.	81
Article 5 : Do breeding Mute swans (<i>Cygnus olor</i>) exclude the other waterbirds from some fishpond areas ? An analysis based on spatial point patterns.	91
Article 6: Combined effects of Mute swan (<i>Cygnus olor</i>) grazing intensity, plant growth stage and fishponds trophic status on macrophyte abundance and diversity.	107
DISCUSSION GENERALE	125
I. Sélection de l’habitat par les cygnes dans les étangs piscicoles.	125
1. Répartition de la population de cygne tuberculé dans le paysage d’étangs piscicoles.	126
a. En période de reproduction.	126
b. Hors période de reproduction.	128
c. Séjour des cygnes sur les étangs.	129
2. De la question d’étudier un système en mouvement.	130
3. Implications en termes de conservation.	131
4. Perspectives.	133
II. La place du cygne dans la communauté d’oiseaux d’eau.	135
1. Relations entre la présence des couples de cygnes et la distribution des oiseaux d’eau.	135
2. Implications en termes de conservation.	137
3. Perspectives.	138
III. Conséquences du cygne sur les herbiers de macrophytes aquatiques.	139
1. Relation cygne - macrophytes.	139
2. Implications en termes de conservation.	141
3. Perspectives.	143

IV. L'intégration d'une espèce colonisatrice aux écosystèmes.....	144
CONCLUSION	147
BIBLIOGRAPHIE	150

LISTE DES PUBLICATIONS

CHAPITRE 1 : SELECTION DE L'HABITAT PAR LE CYGNE TUBERCULE DANS UNE REGION D'ETANGS PISCICOLES.

Article 1, page 40-52

GAYET, G., GUILLEMAIN, M., BENMERGUI, M., MESLÉARD, F., BOULINIER, T., BIENVENU, J.P., FRITZ, H. & BROYER, J. Effects of seasonality, isolation and patch quality for habitat selection processes by Mute swans (*Cygnus olor*) in a fishpond landscape. *Oikos*, in press.

Article 2, page 53-66

GAYET, G., GUILLEMAIN, M., MESLÉARD, F., FRITZ, H., CURTET, L. & BROYER, J. Mute swans (*Cygnus olor*) seasonal stay on fishponds over the annual cycle. En préparation.

Article 3, page 67-80

GAYET, G., ERAUD, C., BENMERGUI, M., BROYER, J., MESLÉARD, F., FRITZ, H. & GUILLEMAIN, M. Breeding Mute Swan habitat selection when accounting for detectability : a plastic behaviour consistent with rapidly expanding populations. *European Journal of Wildlife Research*, en révision.

CHAPITRE 2 : INTERACTIONS DU CYGNE TUBERCULE AVEC LES COMMUNAUTES DES ETANGS PISCICOLES.

Article 4, page 81-90

GAYET, G., GUILLEMAIN, M., MESLÉARD, F., FRITZ, H., VAUX, V. & BROYER, J. (2011) Are Mute Swans (*Cygnus olor*) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, Eastern France ? *Journal of Ornithology* 152 : 45-53.

Article 5, page 91-106

GAYET, G., GUILLEMAIN, M., MESLÉARD, F., FRITZ, H., VAUX, V. & BROYER, J. Do breeding Mute swans (*Cygnus olor*) exclude the other waterbirds from some fishpond areas ? An analysis based on spatial point patterns. En préparation.

Article 6, page 107-124

GAYET, G., GUILLEMAIN, M., FRITZ, H., MESLÉARD, F., BÉGNIS, C., COSTIOU, A., BODY, G., CURTET, L. & BROYER, J. Combined effects of Mute swan (*Cygnus olor*) grazing intensity, plant growth stage and fishpond trophic status on macrophyte abundance and diversity. *Aquatic Botany*, en révision.

Remarque : la bibliographie a la fin du manuscrit inclus aussi les références présentes dans les articles.

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 :

GAYET, G., BROYER, J., VAUX, V. & GUILLEMAIN, M. 2010. Impact du cantonnement des couples reproducteurs de cygne tuberculé (*Cygnus olor*) sur l'avifaune des étangs : le cas de la Dombes. Bourgogne nature 11.

Acte du 44^{ème} colloque interrégional d'ornithologie 5^{èmes} rencontres Bourgogne faune sauvage. 28 novembre 2008, St-Brisson (58).

Annexe 2 : Affiliations des co-auteurs des articles présentés dans le manuscrit.

INTRODUCTION

I. Dynamique des écosystèmes.

Les écosystèmes forment des ensembles cohérents où les espèces interagissent sous les contraintes d'un environnement physico-chimique donné. La structure des communautés animales et végétales dépend non seulement de leurs propres relations mais aussi des facteurs abiotiques, qu'elles peuvent aussi influencer en retour. L'un des facteurs majeurs à l'origine de la dynamique temporelle des écosystèmes réside dans leur colonisation par de nouvelles espèces. Les conséquences de telles colonisations sont perceptibles à différentes échelles (spatiale ou temporelle) et à différents niveaux structurels (population, communauté, écosystème).

1. Equilibre relatif des écosystèmes et perturbations.

A un temps t , la structure des communautés animales et végétales d'un écosystème présente une certaine cohérence. **L'écosystème est considéré comme stable si les changements opérés dans le temps sont minces** (« equilibrium stability »), **et s'il recouvre rapidement son état initial après une perturbation** (« equilibrium resilience ») (McCann 2000). En réponse à des facteurs extérieurs les systèmes, mêmes stables, demeurent néanmoins inscrits dans une dynamique qui le plus souvent est lente et graduelle (Scheffer *et al.* 2001), sous la forme de successions générant à terme une communauté stable, c'est à dire un état climacique (Krebs 2001).

Les communautés animales et végétales ne sont donc pas figées. En effet, leurs deux principales caractéristiques sont d'être inscrites dans des systèmes dynamiques et de former des ensembles hétérogènes dans l'espace (Sousa 1984). Au temps $t+1$, l'écosystème considéré n'a donc plus exactement la même structure, même sans l'effet d'agents extérieurs. Un facteur externe à l'écosystème, sous la forme d'une perturbation, peut aussi avoir animé la dynamique à l'origine des changements opérés, et ce de manière plus marquée et ponctuelle (Pickett *et al.* 1989).

Les perturbations qui affectent en partie la dynamique des écosystèmes diffèrent tant par leur nature (stress hydrique, herbivorie, apport de ressources nutritives...), leur intensité,

que par l'échelle des bouleversements occasionnés. Ces perturbations peuvent être à l'origine de modifications profondes dans la structure des communautés. Elles animent le flux d'espèces dans les écosystèmes (ex : Glenn & Collins 1992 ; Frenot *et al.* 2001), d'autant plus si elles sont importantes (voir Platt & Connell 2003). A titre d'exemple, un incendie en forêt, la raréfaction des herbivores en milieu prairial, la gestion du régime hydrique en milieu lacustre peuvent causer des modifications radicales au sein des communautés végétales (Scheffer *et al.* 2001). L'immigration et l'émigration des espèces sont parmi les facteurs susceptibles d'animer cette dynamique, pouvant tour à tour initier ou accompagner les perturbations (Strayer *et al.* 2006).

Il est indispensable de préciser l'échelle spatiale et temporelle à laquelle sont perçus les changements opérés dans la structure d'un écosystème. En effet, le procédé par lequel les espèces colonisent un habitat puis s'éteignent se déroule sur des pas de temps et des échelles spatiales très variables. Une éruption volcanique est une perturbation si brutale qu'en quelques heures la quasi totalité des organismes disparaissent (Del Moral & Grishin 1999). A l'échelle de plusieurs années, suite au réchauffement climatique, Hickling *et al.* (2006) ont montré que de nombreuses espèces occupaient désormais au Royaume-Uni des habitats plusieurs dizaines de kilomètres plus au nord et à des altitudes plus élevées qu'auparavant.

En fonction de la fréquence des perturbations et de leur étendue spatiale, les changements induits peuvent considérablement varier (voir Romme *et al.* 1998). Ils peuvent aussi avoir lieu sur des pas de temps brefs et à petite échelle dans les milieux naturels. En quelques instants les berges d'un cours d'eau peuvent s'effondrer et créer des habitats pionniers sur quelques mètres. Le cours d'une rivière peut être obstrué en quelques jours par des castors *Castor fiber* favorisant la création de nouveaux habitats en amont, favorables à certains anatidés comme les sarcelles d'hiver *Anas crecca* (Nummi & Pöysä 1997).

2. La colonisation : une perturbation majeure dans les écosystèmes.

Dans la mesure où l'arrivée d'une espèce trouve son origine hors d'un espace donné, elle peut être considérée comme une forme de perturbation. Elle peut trouver son origine dans deux phénomènes : la colonisation spontanée par les individus à la faveur de conditions environnementales favorables, ou l'introduction d'individus par l'homme au-delà de leur aire de répartition. Ainsi, le réchauffement climatique a permis récemment à de nombreuses espèces de coloniser de nouveaux espaces, c'est ainsi que l'aire de répartition du renard roux

Vulpes vulpes a progressé vers le Nord du Canada (voir Walther *et al.* 2002). L'introduction par l'homme de quelques erismatures à tête rousse *Oxyura jamaicensis*, originaires du continent américain, a permis à l'espèce d'être aujourd'hui assez répandue en Europe de l'Ouest (Munoz-Fuentes *et al.* 2006a).

a. Echelles des changements opérés.

i. L'aire de répartition.

Selon qu'une espèce initie, accompagne, ou subisse une perturbation, les changements induits peuvent être observés jusqu'à l'échelle de son aire de répartition. En effet, l'aire de répartition d'une espèce n'est pas figée, sa contraction ou son extension font partie intégrante des communautés naturelles, même si elles sont parfois accélérés par l'activité humaine (Lodge 1993). **Les changements subis dépendent de relations étroites entre les facteurs propres à l'espèce** (ex : paramètres de dispersion) **et les caractéristiques de son environnement** (ceux limitant la distribution de l'espèce dans le temps et l'espace, notamment) (Brown *et al.* 1996). En Amérique du Nord, la contraction, l'extension ou la stabilisation de l'aire de répartition des Ongulés et des Carnivores suite à l'arrivée massive et récente de l'homme (Laliberte & Ripple 2004) est un bon exemple du comportement variable des espèces en réponse à une perturbation donnée.

Dans le cas d'une colonisation, les changements peuvent être perçus sur des échelles très variables en fonction du mode de dispersion des espèces. La **dispersion séculaire** se déroule sur des temps géologiques et est associée à des procédés d'évolution (ex : dérive des continents). La **diffusion** a lieu au rythme de l'arrivée de nouvelles générations et l'aire de répartition s'étend lentement. Enfin, la **dispersion par saut** se déroule rapidement en franchissant des zones que l'espèce ne peut pas occuper (Krebs 2001).

ii. La communauté.

Trois phases sont distinguées lors de la colonisation de l'espace par une espèce (Moyle & Light 1996) : **l'arrivée** où l'espèce est confrontée à la résistance de l'environnement, **l'établissement** qui dépendra de la résistance démographique (taux d'extinction versus fertilité) et biotique de l'espèce (compétition, prédation, parasitisme et disponibilité en ressources), et **l'intégration** qui succédera à une colonisation réussie et qui aboutira à une communauté différente du fait de changements de comportement, de niche et d'interactions entre les espèces présentes. Une fois la population établie, les individus d'une espèce peuvent

se disperser dans l'espace et potentiellement entamer un nouveau processus de colonisation (Hastings 1996).

L'évolution des relations induites par l'arrivée d'une espèce peut être à l'origine du passage d'une succession écologique à une autre dans l'écosystème récepteur. De nouveaux espaces sont alors ouverts au sein d'un habitat, impliquant des changements dans la composition des communautés (Connell & Slatyer 1977). Les nouvelles espèces peuvent alors être responsables d'effets sur tout l'écosystème, au travers de cascades trophiques (Pace *et al.* 1999). De manière radicale, l'introduction de la truite *Salmo trutta* en Nouvelle-Zélande a affecté toute la structure des communautés aquatiques par sa consommation d'invertébrés herbivores : la production primaire aquatique a ainsi considérablement augmenté, jusqu'à affecter profondément la structure des communautés algales (Townsend 2003). Les espèces non associées à une invasion biologique disparaissent ou subsistent dans l'aire géographique colonisée, leurs populations s'intégrant alors aux communautés locales. Le silure glane *Silurus glanis* ne semble ainsi pas avoir supplanté les poissons d'eau douce après son introduction dans les cours d'eau européens, excepté lorsque les populations de ceux-ci étaient déjà menacées par l'activité humaine (Copp *et al.* 2009). L'invasion biologique est donc un cas particulier de colonisation. Vu la multiplicité des covariables à l'origine du déclin d'une population, une grande vigilance est donc requise pour attribuer ce phénomène à la simple arrivée de nouvelles espèces (Didham *et al.* 2005).

La colonisation de nouveaux espaces par une espèce est considérée comme une **invasion biologique** lorsque la disparition d'une barrière géographique ou d'un facteur biotique limitant a permis l'extension de son aire de répartition, avant la phase de colonisation, dont le stade ultime est la dominance de l'espèce dans le milieu récepteur (Valéry *et al.* 2008), les espèces autochtones étant complètement ou partiellement supplantées. Même si le phénomène d'invasion est souvent associé à la dispersion des espèces allochtones (Wilson *et al.* 2009a), les espèces autochtones peuvent aussi procéder à des invasions biologiques, notamment en raison de l'activité humaine qui peut favoriser à la fois leur expansion démographique et la colonisation de nouveaux habitats (voir Valéry *et al.* 2009). **Une multitude d'effets peuvent survenir suite à une invasion biologique :** dans certains cas, les espèces introduites s'hybrident avec les espèces natives et sont source d'introgession. En Europe, l'erismature rousse et l'erismature à tête blanche *Oxyura leucocephala* s'hybrident, allant jusqu'à menacer l'intégrité génétique des populations natives de cette dernière (Munoz-Fuentes *et al.* 2006b). Par compétition, certaines espèces peuvent supplanter les espèces natives, c'est le cas de la jussie américaine *Ludwigia uruguayensis*

avec la flore aquatique en Europe (voir Dandelot *et al.* 2005). L'effet le plus fort lié à l'invasion d'un espace par une espèce est l'extinction des espèces natives (Mooney & Cleland 2001). Par prédation, les rats *Rattus sp.* ont ainsi causé l'extinction ou la diminution de certaines populations aviaires des écosystèmes insulaires (Townes *et al.* 2006 ; Ruffino *et al.* 2009).

Aujourd'hui, la dissociation entre une évolution « naturelle » au sein d'un écosystème et une évolution induite par l'homme n'est pas toujours évidente. Ces procédés surviennent en effet dans un même temps et peuvent se conjuguer. **L'activité humaine peut ainsi faciliter l'intégration des espèces colonisatrices aux communautés natives** en étant à l'origine de changements environnementaux dont les espèces non natives tirent profit (espèce « passager ») (voir MacDougall & Turkington 2005). Des changements importants ont par exemple été observés dans la distribution des populations hivernantes d'Anatidés en Europe de l'Est. Les raisons des modifications opérées seraient la création de réservoirs artificiels libres de tout gel durant l'hiver, combinée à des hivers moins rigoureux au cours du XX^{ème} siècle (Svazas *et al.* 2001). Encore plus à l'Est, l'assèchement de lacs peu profonds en Asie centrale, conjugué à la création d'habitats aquatiques comme les étangs, ont favorisé l'expansion géographique du fuligule milouin *Aythya ferina* depuis l'Europe de l'Est au cours du dernier siècle (Cramp *et al.* 1986).

b. Colonisation et enjeux contemporains de conservation de la biodiversité.

A la fin du XX^{ème} siècle, la fréquence d'apparition de nouvelles espèces et l'aire géographique concernée par ces colonisations semblent avoir été sans précédents par le passé. Ce constat soulève des questions quant à la préservation des écosystèmes, en particulier pour les zones humides, déjà fortement assujetties aux activités humaines. Etant donné leur intérêt tant socio-économique qu'écologique, connaître les conséquences de la colonisation des zones humides par de nouvelles espèces demeure donc une priorité.

i. Enjeux à large échelle.

La préservation de la biodiversité dans son ensemble passe par la conservation des écosystèmes et des espèces. Durant le siècle passé, la colonisation de nouvelles aires géographiques par les espèces animales et végétales a été une des raisons majeures de perte de biodiversité à l'échelle mondiale (Chapin III *et al.* 2000). Parmi d'autres facteurs (évolution

de l'utilisation des terres, hausse de la concentration en CO₂ atmosphérique, changements climatiques ou pluies acides) Osvaldo *et al.* (2000) mentionnent l'introduction des espèces comme une des principales causes de changements de la biodiversité pour le siècle à venir. Les conséquences en seraient l'homogénéisation et la banalisation des communautés natives par différent biais : génétiques, taxonomiques ou fonctionnels (Olden *et al.* 2004).

Aujourd'hui, la colonisation de nouveaux espaces par les espèces présente une telle variabilité dans l'origine des phénomènes observés que **pour qualifier les processus évolutifs en cours, on fait communément appel à une sémantique particulière** : espèces autochtones, férales, invasives... (voir Falk-Petersen *et al.* 2006). Le plus souvent, ce questionnement du statut des espèces répond au besoin de formaliser un cadre réglementaire pour la gestion des populations plus qu'à la nécessité de déterminer la place d'une espèce dans le fonctionnement dynamique d'un écosystème. En effet, connaître les mécanismes de colonisation d'une espèce et le stade ultime de son développement est indispensable pour lui attribuer un statut, cependant ces connaissances manquent le plus souvent. Les connaissances sur la répartition des espèces sont récentes et les méthodes d'analyses rendent délicates l'appréciation des procédés auxquels nous assistons (Brown *et al.* 1996). L'amélioration des connaissances des mécanismes générés lors de l'invasion de nouveaux territoires par les espèces est donc indispensable pour connaître leurs effets tant en termes écologiques qu'économiques (Lodge 1993). **L'une des raisons de l'engouement autour des espèces nouvellement apparues réside dans la concomitance entre enjeux de conservation de la biodiversité, enjeux socio-économiques et flux à large échelle des populations animales et végétales.** Ces préoccupations ont impliqué depuis la fin du XX^{ème} siècle un double objectif : le suivi de la biodiversité et l'expertise scientifique. Le suivi a pour but de dresser un état des lieux dynamique du patrimoine naturel (ex : quelles sont les espèces en expansion ?). En complément, la conduite d'expertise scientifique répond au besoin de comprendre la nature des relations interspécifiques (ex : le déclin d'une espèce est-il tributaire de l'expansion d'une autre ?).

La façon de voir les populations issues de ces phénomènes de colonisation est variable et reste le plus souvent subjective. Dans certains cas, elles sont perçues comme **une forme d'enrichissement** des écosystèmes, c'est à dire que les espèces nouvelles participent d'une certaine manière à la richesse locale et favorisent l'émergence de nouveaux habitats dans l'espace. Ainsi Jaksic (1998) considère que le lapin *Oryctolagus cuniculus* et le lièvre *Lepus europeus*, introduits au Chili, ont eu un effet positif en fournissant des proies aux prédateurs, au bénéfice des espèces natives, prédatées auparavant. Dans la baie de Long Point au Canada,

l'introduction du myriophylle en épi *Myriophyllum spicatum* et de la moule zébrée *Dreissena polymorpha*, toutes deux considérées comme invasives, ont eu un effet majeur sur les herbiers de macrophytes. Alors que *M. spicatum* tend à supplanter les espèces natives *D. polymorpha*, introduit plus tard, a réduit le développement de *M. spicatum* en filtrant les eaux et en réduisant la turbidité favorable au développement de cette plante. La moule zébrée aurait ainsi permis de préserver en partie la richesse de cet écosystème (Knapton & Petrie 1999). A l'inverse, si une espèce représente une menace pour ce qui est perçu comme les communautés autochtones elle sera considérée comme **un facteur d'appauvrissement**.

ii. Enjeux au sein des zones humides.

Les zones humides ne représentent que 1,5 % de la superficie de la planète (Fustec & Lefeuvre 2000). Etant donnée leur faible représentation à la surface du globe, **la préservation des communautés animales et végétales inféodées aux zones humides représente un enjeu écologique mondial**. En effet, en plus de permettre le développement et la maintenance des écosystèmes (par la préservation d'espèces qui leurs sont inféodées), elles assurent diverses fonctions et services pour l'activité humaine (Gren *et al.* 1994). L'intérêt de ces écosystèmes est reconnu par différents traités internationaux comme la convention de Ramsar (Secrétariat de la Convention de Ramsar 2006) ou la directive « habitats » dans l'union européenne (Directive Habitats – Annexe I). Les principales menaces qui pèsent sur ces milieux naturels sont la surexploitation des ressources, la modification du fonctionnement hydrique, les changements climatiques, la pollution, les invasions biologiques et l'extinction d'espèces (Brinson & Malvarez 2002). Dans les zones humides, l'introduction d'espèces s'est généralisée et a induit des changements dans la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes, faisant peser un risque d'homogénéisation des communautés aquatiques (Lodge *et al.* 1998a). Pour déterminer les politiques de conservation les plus adéquates, une mesure précise de la contribution respective des différentes menaces à l'œuvre est nécessaire. Si certains facteurs sont aisément chiffrables d'autres, comme ceux liés à l'arrivée de nouvelles espèces, restent plus difficiles à estimer dans les zones humides et nécessitent des études plus approfondies.

II. Processus induits par la colonisation.

La structure d'une communauté animale ou végétale dépend essentiellement des exigences écologiques propres aux espèces qui la composent. A terme, ces caractéristiques définissent la distribution spatio-temporelle des individus et leurs interactions. Définir les relations entre les espèces nouvellement apparues et les autres composantes biologiques de leur environnement est de nature à permettre la compréhension des processus écologiques générés par leur présence.

1. La sélection de l'habitat.

Il n'y a pas de systèmes écologiques où l'individu, la population ou la communauté puissent être étudiés indépendamment de leur environnement (Begon *et al.* 1990). **Il est donc indispensable de comprendre le comportement des individus dans l'espace et dans le temps pour déterminer à large échelle les circonstances dans lesquelles ils interagissent avec les autres composantes du système.** Une telle démarche repose notamment sur l'étude de la sélection de l'habitat, c'est à dire la compréhension du mécanisme par lequel les individus occupent un ensemble non aléatoire d'habitats au sein d'un espace (Morris 2003).

Différentes théories apportent des éléments de connaissance pour expliquer le déroulement de ce processus. Ainsi, **la théorie classique de l'approvisionnement optimal** prédit l'utilisation de l'espace par les consommateurs. Elle est basée sur deux principales questions pour le consommateur : quelle unité d'habitat occuper, et quand la quitter ? (Schoener 1971 ; Charnov 1976). A terme, ces considérations permettent au consommateur d'ordonner les unités d'habitat selon leur profitabilité respective. C'est ainsi que la présence des grands herbivores, par exemple, dépend non seulement des propriétés des unités d'habitat occupées, mais aussi des propriétés des unités adjacentes (Searle *et al.* 2006). Ce processus de sélection n'est pas figé dans le temps. La comparaison effectuée par les consommateurs dépend non seulement de la dynamique des ressources exploitées, mais aussi de leur vitesse et du degré de déplétion. Les Bernaches nonnettes *Branta leucopsis* quittent ainsi les polders pour les prés salés des Pays-Bas au moment précis où la production des prés salés atteint celle des polders (en ressources protéiques) à l'entame de la croissance printanière (Prins & Ydenberg 1985), comme le prédirait le théorème de la valeur marginale (voir Charnov 1976). La déplétion des herbiers d'algues et de la végétation des marais salés par les Bernaches cravants *Branta bernicla bernicla* en Angleterre est de même à l'origine d'une utilisation subséquente des terres cultivées et des pâtures (Vickery *et al.* 1995).

L'approche fournie par le théorème de la valeur marginale offre un premier cadre théorique pour comprendre les décisions prises par les consommateurs au niveau individuel. Cependant, pour les grands herbivores, Senft *et al.* (1987) recommandent d'aller plus loin et de **combiner cette théorie avec les approches liées à l'écologie du paysage et la hiérarchie des choix**. En effet, pour les espèces qui utilisent les ressources sur de grands espaces, les paysages doivent être considérés dans leur ensemble plutôt que les unités d'habitat isolément si l'on veut comprendre l'utilisation de l'habitat (Naugle *et al.* 2001a). Ceci passe notamment par la considération d'autres variables que la ressource et son hypothétique déplétion, telles que l'agencement des unités d'habitat dans l'espace. Ainsi, l'utilisation des prairies de montagne par les passereaux (bruant à couronne blanche *Zonotrichia leucophrys*, bruant vespéral *Pooecetes gramineus* et bruant de Brewer *Spizella breweri*) dépend non seulement de leur surface mais aussi de leur isolement dans le paysage (Wilson *et al.* 2009b). Chez les communautés d'oiseaux d'eau, l'effet combiné de ces paramètres est reconnu. La taille ainsi que l'isolement des zones humides ont par exemple une influence importante sur la richesse (Brown & Dinsmore 1986), la présence et l'abondance d'oiseaux (Fairbairn & Dinsmore 2001). Sebastian-Gonzalez *et al.* (2010) ont démontré sur les petits étangs d'irrigation du sud-est de l'Espagne que la taille des étangs, leur connectivité et la qualité de l'habitat affectent tous le processus de sélection de l'habitat par les oiseaux d'eau, avec une sélectivité plus forte en période de reproduction que pendant l'hiver.

Selon leurs exigences écologiques, les espèces ne présentent évidemment pas toutes une sensibilité comparable à ces paramètres de taille et d'isolement de l'habitat (nombre d'unités, distance, taille et indices dérivés) (Wilson *et al.* 2009b). Outre l'hétérogénéité de l'habitat, le mécanisme de sélection de celui-ci est souvent affecté par de nombreux **facteurs propres à la biologie et aux exigences des individus**, comme l'âge, le sexe, l'activité comportementale (Manly *et al.* 2002) ou les traits d'histoire de vie des espèces considérées (Naugle *et al.* 2001b). Ainsi, la taille des oiseaux d'eau herbivores et les exigences alimentaires qui leurs sont propres sont à l'origine d'une sélection différenciée des unités d'habitat en fonction de la ressource nutritive (Durant *et al.* 2004). D'autre part, les canards peuvent aussi changer de méthodes d'alimentation en fonction de la ressource dans les unités d'habitats et d'éventuels phénomènes de déplétion pour maximiser leur gain énergétique (Guillemain *et al.* 2000).

La répartition spatiale des individus reflète donc **l'adaptation d'une espèce à son environnement** compte tenu de ses besoins écologiques, du risque de prédation, de la compétition et des perturbations causées par l'homme. L'espèce est alors absente des unités

d'habitat qui lui sont défavorables (Hanski 1998). Ce procédé par lequel les espèces sélectionnent alternativement des unités d'habitats au profit d'autres est associé à des **phénomènes d'invasion** (l'espèce immigré) **et d'extinction** (elle émigre ou les organismes meurent). La période intermédiaire entre colonisation et extinction correspond à celle de présence de l'espèce dans le milieu considéré (Tingley & Beissinger 2009).

Excepté pour les oiseaux et certains grands mammifères, **la sélection de l'habitat reste un domaine relativement méconnu** en écologie (Krebs 2001). Même si les études de sélection de l'habitat ont gagné en importance durant les dernières décennies (grâce à l'amélioration des outils d'analyses statistiques et spatiales, en particulier), les interprétations issues de tels travaux demeurent soumises à de fortes contraintes. Selon l'échelle à laquelle la population est considérée (individus versus population) et la manière dont l'utilisation de l'habitat est décrite (utilisé ou non utilisé versus disponible), les analyses statistiques (voir Boyce *et al.* 2002, Keating & Cherry 2004) et les inférences qui en résulteront (Manly *et al.* 2002) sont fortement limitées. Malgré les progrès réalisés récemment, les connaissances sur la sélection de l'habitat par les oiseaux d'eau restent donc relativement limitées. Du fait du comportement migratoire de la plupart d'entre eux, la majeure partie des travaux n'ont en outre été effectués que sur une partie de leur cycle annuel. Ainsi, l'étendue des connaissances sur l'écologie des oiseaux d'eau est limitée dans le temps. L'écologie des oiseaux d'eau durant certaines périodes de l'année comme le printemps reste méconnue, bien qu'il s'agisse d'une période cruciale pour ces oiseaux (Arzel *et al.* 2006). Ces études ne permettent pas une compréhension sur le long terme de leur répartition spatio-temporelle, qui tiendrait compte simultanément des variations temporelles dans les propriétés de l'habitat et des exigences écologiques d'une espèce.

2. De la coexistence à la compétition.

L'hétérogénéité spatiale (exemple Tilman 1982) et les dissemblances entre espèces (Oksanen *et al.* 1979 ; Orians 2000 ; Leyequien *et al.* 2007) conditionnent leurs relations (Case & Gilpin 1974 ; Calsbeek & Sinervo 2002) et définissent leurs niches écologiques respectives dans un écosystème (Pearman *et al.* 2007). Ces processus complexes permettent à des espèces exploitant une même ressource de **coexister et de constituer un assemblage** de populations, sous la forme d'une communauté avec une certaine cohérence qui évolue dans le temps. La **théorie relative à l'assemblage des espèces** vise à expliquer les différences dans la structure des communautés dans un espace donné (voir Weiher 1999). Dans ce cadre

théorique, on évoque des états multiples stables en référence aux circonstances où les populations ont le même accès à la communauté, mais où les différences dans la composition des communautés résultent de différents moments de colonisation (Young *et al.* 2001). Le nombre d'états stables dépend étroitement du nombre d'espèces déjà présentes, de la connectivité au sein de l'espace considéré, de sa productivité tout comme du régime de perturbations qui y règne (Chase 2003). Ainsi, en l'absence d'une espèce, d'autres occupent l'espace vacant, suggérant qu'elles puissent étendre leur niche mais sont constamment contenues par la présence d'autres espèces (Orians & Willson 1964). La théorie de l'assemblage des espèces place donc la compréhension de la structure d'une communauté dans un cadre dynamique, où la communauté est considérée comme un processus continu d'invasion et d'extinction (Moyle & Light 1996). Les communautés d'herbivores dans la savane ou les milieux aquatiques sont de bons exemples de tels procédés. Dans les savanes africaines, la ressource végétale (espèces ligneuses versus herbacées, strate herbacée versus arborescente), l'accessibilité à cette ressource (mégaherbivores versus mésoherbivores) et les besoins alimentaires des herbivores (espèces avec un régime quantitatif versus qualitatif) (voir McNaughton & Georgiadis 1986) permettent à un large éventail de populations de coexister (de l'éléphant *Loxodonta africana* au dik-dik *Madoqua kirki*). Lors de la disparition ou de la raréfaction d'une espèce, d'autres peuvent profiter d'une partie de la niche écologique laissée vacante pour se développer ou changer de comportement. De tels mécanismes existent chez les herbivores africains, où la raréfaction des populations d'éléphants aurait permis à d'autres herbivores de se développer (Valeix *et al.* 2008). Dans les milieux aquatiques continentaux d'Europe et d'Amérique du Nord, on observe une ségrégation similaire chez les herbivores, dépendant de leur accessibilité à la ressource et de leurs besoins alimentaires (par exemple le castor *Castor spp.*, la foulque *Fulica spp.*, le cygne *Cygnus spp.* et l'élan *Alces alces*). L'assemblage des populations dans cette vaste communauté a cependant fait l'objet de moins de travaux que pour les herbivores terrestres.

Les relations tissées entre ces espèces sympatriques peuvent avoir un effet positif (mutualisme ou commensalisme) ou négatif (par exemple compétition) pour au moins l'une d'elles. La **compétition** survient lorsque les espèces exploitent la même ressource, et que son utilisation se fait au détriment de l'une d'elles (Krebs 2001) qui voit son taux de survie, de croissance ou de reproduction réduit (Begon *et al.* 1990). Une relative proximité écologique entre les espèces ou la faible quantité de ressources figurent parmi les principaux facteurs à l'origine d'une telle relation. La compétition sera d'autant plus forte entre deux espèces que les quantités de ressources sont faibles (DuBow 1988). Ainsi, DuBow (1988) suggère que

dans les communautés d'oiseaux d'eau des zones tempérées la compétition puisse être plus forte en hiver, quand les ressources sont moins abondantes. Le mode de sélection de l'habitat par deux espèces peut être un des facteurs limitant la compétition. Chez deux espèces très sélectives, ceci peut contribuer à expliquer que la compétition interspécifique soit contenue aux habitats intermédiaires parmi ceux occupés (Orians & Willson 1964).

La compétition repose sur deux processus distincts que sont **la déplétion des ressources** et **l'interférence** entre les individus. L'interférence se distingue de la déplétion par son caractère réversible. Alors que le gain énergétique est recouvré une fois l'interférence levée (après la diminution de la densité d'individus, par exemple), la déplétion de la ressource ne se restore pas ou alors sur le long terme (Goss-Custard 1980). Ainsi, alors que la **compétition par exploitation** (pour la ressource) porte sur la manière dont les individus interagissent pour une ressource donnée, la **compétition par interférence** inclut des interactions comportementales négatives et des effets sur l'environnement par lesquels une espèce réduit l'accessibilité des ressources pour une autre espèce (Latham 1999).

Lorsque les individus sont libres d'occuper tout point de l'espace sans contraintes, avec possibilité d'exploiter les habitats où leurs chances de succès sont les plus fortes, on parle de **distribution libre et idéale** (Fretwell & Lucas 1970) lorsque à l'équilibre tous les individus atteignent la même vitesse d'ingestion des ressources. Ce mode de distribution peut être altéré par des **comportements de territorialité** : lorsque les premiers individus à occuper un site ou les individus les « dominants » le monopolisent pour en tirer profit (ou un plus grand profit), on parle de **distribution despotique idéale** (Fretwell & Lucas 1970), la finalité d'un comportement territorial pour un individu étant d'éviter que d'autres se comportent de la même manière dans la zone donnée. Dans ce cas, l'exclusion des congénères et d'individus appartenant à d'autres espèces tient au fait que les individus défendent leur territoire contre les autres, indépendamment de leur espèce (Mikami & Kawata 2004). Les anatidés comptent parmi les oiseaux où ce comportement est courant en période de reproduction (exemple : le brassemer *Tachyeres patachonicus* (Nuechterlein & Storer 1985), le garrot à œil d'or *Bucephala clangula* (Savard 1984) ou le cygne tuberculé *Cygnus olor* (Conover & Kania 1994)). Dans ce cas, les espèces subordonnées peuvent soit changer de comportement (les individus peuvent alors continuer à occuper l'habitat optimal en sympatrie avec l'espèce dominante, mais de manière différente), soit occuper l'habitat optimal de la même manière que l'espèce dominante au prix d'interactions négatives, ou s'adapter à l'habitat suboptimal (Murray & Bertram 1971). Généralement, la conséquence de la territorialité sur les populations subordonnées est l'augmentation des phénomènes d'émigration et du taux de

mortalité dans les zones occupées (Brown 1969). Un **comportement d'exclusion passive**, dû à des modifications dans la structure des habitats, peut aussi illustrer une compétition par interférence. Ainsi, chez les Ongulés africains Fritz *et al.* (2002) ont démontré que les mésoherbivores (ex : le buffle *Syncerus caffer*) pouvaient être affectés par la déplétion massive des ressources par les éléphants.

3. La prédation au travers de la relation herbivore-plante.

La **prédation** est la relation par laquelle un organisme (le prédateur) prélève tout ou partie d'un autre organisme, la proie, qui est consommée ou tuée (Begon *et al.* 1990). La relation prédateur-plante est un cas particulier de prédation, car la plante n'est souvent que partiellement consommée. A la surface du globe, la moitié des espèces macroscopiques sont des plantes, une bonne partie des interactions développées dans les écosystèmes correspondent donc à une relation herbivore-plante (« herbivorie »). Souvent considérée comme une perte pour l'organisme végétal au profit de l'herbivore (Krebs 2001), les conséquences de cette relation peuvent être plus complexes.

Les conséquences de la relation entre l'herbivore et les organismes végétaux s'expriment sur différentes échelles écologiques et des pas de temps variables. En effet, les herbivores peuvent accroître la valeur sélective (McNaughton 1983) ou limiter la biomasse produite par les organismes végétaux (Idestam-Almquist 1998, Rodriguez-Perez & Green 2006, Schmieder *et al.* 2006). Des relations de mutualisme entre herbivores et certaines espèces végétales sont même avancées (ex : Sandsten & Klaassen 2008). A l'échelle de la communauté, ils peuvent également agir sur l'hétérogénéité des formations végétales (voir Adler *et al.* 2001, Bakker *et al.* 2003) en promouvant le développement de certaines espèces au détriment d'autres (Setälä & Mäkelä 1991 ; Van Donk & Adrie 1996 ; Santamaria 2002 ; Rodriguer-Villafane *et al.* 2007).

Bien sûr, **les herbivores s'inscrivent dans un réseau complexe de mécanismes affectant le développement des végétaux** (Perrow *et al.* 1997) (voir Figure 1, ci-dessous). Dans les milieux aquatiques, ces facteurs (les nutriments, le paysage environnant, l'hydrologie, la compétition entre plante, ...) interviennent sous des formes diverses dans le développement des herbiers (listé dans Lacoul & Freedman 2006).

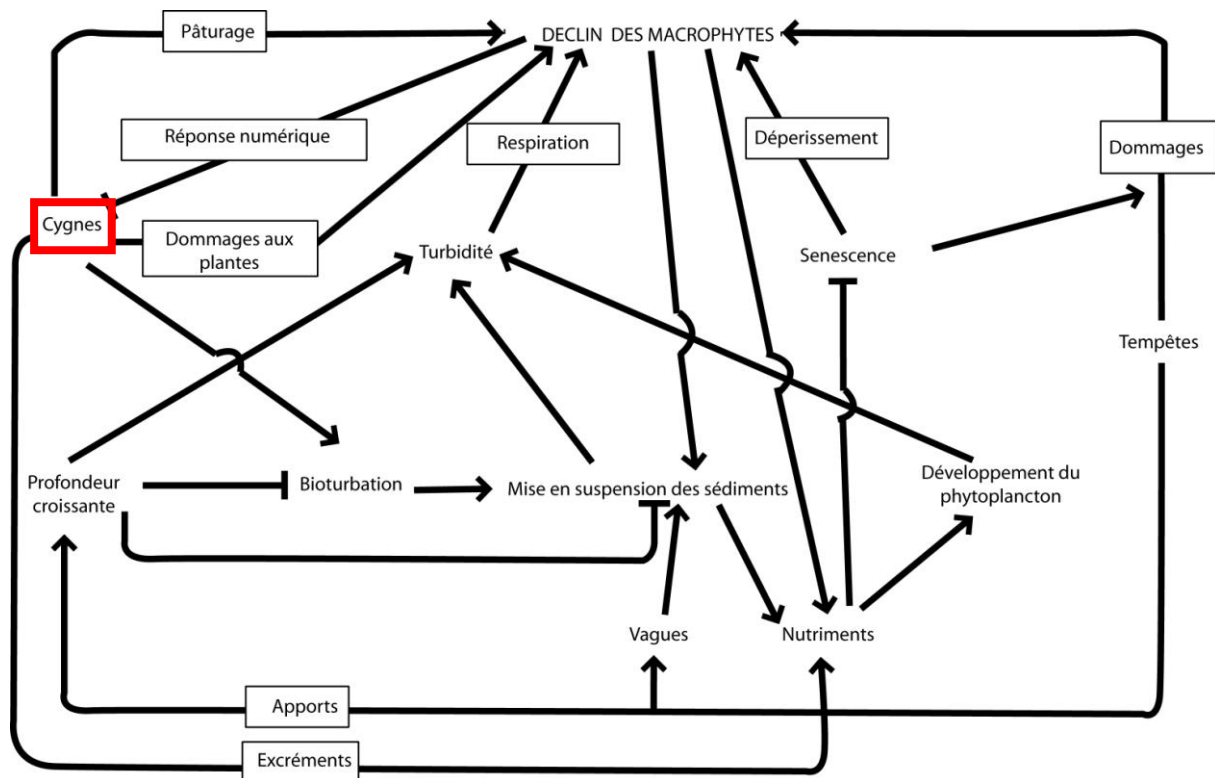


Figure 1: Modèle conceptuel du rôle des cygnes noirs (*Cygnus atratus*, indiqué par « cygnes ») et d'autres facteurs non saisonniers dans le déclin de la biomasse de macrophytes aquatiques des lacs peu profonds. Effets stimulants →; effets inhibiteurs --|. L'effet des détritivores, des nutriments extérieurs et du relargage des sédiments, certains éléments sur les apports en nutriments et les interactions au sein de la chaîne alimentaire affectant le phytoplancton ne sont pas présentés (adapté de Mitchell & Wass 1996).

Dans les milieux aquatiques, l'effet des herbivores a été sous-estimé pendant longtemps. Le postulat d'un effet mineur des herbivores sur les communautés végétales aquatiques a été formulé par l'approche Shelfordienne et a été suivi pendant la majeure partie du XX^{ème} siècle. Il est encore courant que la variable « herbivorie » soit omise des modélisations de développement des macrophytes et des algues (exemple Carr *et al.* 1997), alors qu'elle est reconnue comme un facteur limitant pour les macrophytes aquatiques (Lodge 1991). Les dommages sont d'autant plus forts sur les végétaux aquatiques que les pertes résultant de la recherche alimentaire (par arrachage) s'additionnent à la matière végétale ingérée par les herbivores (Lodge 1991). Les conséquences des herbivores sur les macrophytes aquatiques ont été étudiées sur une grande variété de groupements animaux dans des contextes écologiques très variables. Que ce soit dans les milieux tropicaux côtiers avec le dugong *Dugong dugon* et la tortue verte *Chelonia mydas* (Aragones & Marsh 2000), dans les lacs peu profonds tempérés avec les oiseaux et les poissons herbivores (Van Donk & Adrie 1996 ; Marklund *et al.* 2002) ou l'écrevisse *Orconectes rusticus* (Lodge & Lorman 1987), les

herbivores peuvent considérablement réduire la quantité et affecter la structure des herbiers de macrophytes aquatiques.

Tout comme les relations de compétition chez des espèces sympatriques, le résultat d'un comportement de prédation par les herbivores sur une communauté végétale dépend du contexte dans lequel l'herbivorie survient. L'identification de ces rapports et l'estimation de ses conséquences nécessitent des études stratifiées en fonction de deux gradients : la structure des communautés concernées et l'environnement au sens large des systèmes en question.

III. La présence du cygne tuberculé dans les étangs piscicoles comme sujet d'interrogations.

1. Le cygne tuberculé : une espèce en pleine expansion démographique et géographique.

Le cygne tuberculé est inscrit dans l'annexe III de la convention de Berne et l'annexe II de la Directive Oiseaux en Europe. Il est protégé en France par la loi de protection de la nature (1976). Un récent inventaire ne mentionne pas le cygne comme faisant partie de la faune holocène de France. Il considère l'espèce comme allochtone, bien que l'espèce soit absente auparavant, les individus se reproduisent et forment aujourd'hui des populations pérennes (Pascal *et al.* 2003). Les populations actuelles semblent trouver leur origine dans deux principaux phénomènes : les opérations d'introductions par l'homme et l'accroissement des effectifs issu de l'extension de l'aire de répartition de la population sauvage d'Europe de l'Est. Les principaux facteurs à l'origine de l'expansion démographique et de la colonisation de nouveaux habitats par le cygne tuberculé pourraient être l'eutrophisation des milieux aquatiques, la création de nouveaux habitats (ex : réservoirs) et l'attribution d'un statut de protection (Wieloch 1991 ; Kirby *et al.* 1994 ; Fouque *et al.* 2007 ; Ward *et al.* 2007). Dans tous les cas, il est évident qu'aucune barrière géographique n'a été franchie artificiellement pour que le cygne soit présent en France. Son stade ultime de développement étant méconnu, **il est difficile de qualifier la population actuelle de férale ou d'associer sa présence à une invasion biologique.** A l'inverse, l'espèce n'est pas native de l'Amérique du Nord, et elle y est considérée comme invasive (voir Perry 2004), alors que tout comme en Europe son stade ultime de développement et ses conséquences sur l'écosystème restent peu étudiées. Le statut

du cygne tuberculé présente des similarités en Amérique du Nord avec celui de la Bernache du Canada *Branta canadensis* en Europe (voir DAISIE 2010).

De part l'expansion de son aire de répartition au cours du dernier siècle, le cygne tuberculé figure comme **un élément récent dans les écosystèmes aquatiques** d'Europe de l'Ouest, qui peut entraîner des changements majeurs dans ces habitats. En effet, les relations de cette espèce avec les autres compartiments des habitats aquatiques sont multiples, alors même que sa morphologie (en particulier sa grande taille) lui confère un avantage compétitif vis à vis des autres oiseaux d'eau. La présence récente de cygnes et l'établissement de véritables populations ont soulevé de nombreuses interrogations quant à leur intégration aux communautés d'oiseaux d'eau et aux potentiels phénomènes de déplétion des herbiers de macrophytes aquatiques. Dans de nombreuses régions françaises, le cygne tuberculé est accusé de causer des dommages importants à la fois aux habitats naturels (Dombes, Brenne, Vendée, Camargue, Somme, Bassin d'Arcachon) et aux activités qui en dépendent (le maraîchage en Audomarois, la culture de céréales en Seine-Maritime, Eure, Moselle, Côte d'Or, Camargue, la pisciculture et la chasse en Brenne et Dombes ou les activités de loisirs sur le cours du Rhône). Dans le cas de la pisciculture, les cygnes pourraient détruire les frayères que constituent les herbiers aquatiques. En ce qui concerne la chasse, les cygnes pourraient être en compétition et affecter négativement d'autres espèces d'oiseaux d'eau, elles chassables.

Les phénomènes de compétition et de prédation causés par les cygnes sont d'autant plus importants à estimer qu'il s'agit là d'une espèce longévive, avec un fort potentiel d'accroissement démographique (Petrie & Francis 2003), sans véritables prédateurs à l'état naturel en Europe de l'Ouest. Ceci implique que les phénomènes générés par les cygnes ont une forte probabilité d'être des perturbations chroniques sur les écosystèmes. De plus, la forte plasticité écologique de l'espèce (Wieloch 1991) suggère également que les écosystèmes sujets à la présence du cygne sont divers, impliquant des conséquences variées sur les communautés en présence.

2. La colonisation des étangs d'eau douce.

Les régions d'étangs piscicoles forment des zones humides singulières. En effet, les étangs sont des écosystèmes aquatiques créés de toutes pièces par la main de l'homme. Les écoulements aquatiques de surface ont été endigués dans les dépressions au sous-sol imperméable pour créer des étendues d'eau stagnantes de faible profondeur (inférieure à 1 mètre pour l'essentiel). Cette pratique est issue du double objectif d'assainir des zones

humides (considérées comme insalubres autrefois) et d'utiliser les terres à des fins agricoles. En effet, la plupart des étangs sont exploités pour la pisciculture. Bien que les étangs forment des entités aquatiques distinctes dans le paysage, avec des caractéristiques propres, ils sont connectés les uns aux autres par des fossés et forment un réseau complexe dans l'espace. Ce réseau permet aux gestionnaires de gérer les apports en eau dans chaque étang.

Les étangs sont inondés durant toute l'année à l'exception de l'automne où ils sont vidangés afin de procéder à la récolte annuelle des poissons. Aujourd'hui, les activités socioéconomiques (chasse et pisciculture principalement) et les enjeux écologiques sont étroitement liés sur ces zones humides puisque les premières dépendent directement des ressources naturelles présentes et assurent en retour les revenus nécessaires à l'entretien des étangs. La France compte dix principales régions d'étangs continentales dont les plus célèbres sont la Dombes, la Brenne, la Lorraine, la Sologne, le Forez ou encore la Bresse. L'intérêt écologique de ces zones humides pour sa biodiversité (avifaune et flore) est indéniable. A titre d'exemple, les régions d'étangs représentent des haltes migratoires et des sites de reproduction importants pour les populations de canards. L'intérêt du patrimoine biologique dans les régions d'étangs est reconnu par différents réseaux internationaux (Ramsar, Natura 2000).

La Dombes est une des plus vastes régions d'étangs en France, située à l'Est du pays, au Nord-Est de la ville de Lyon. La gestion des étangs dombistes se singularise par les pratiques agricoles exercées sur les étangs. Les étangs sont vidangés pour la pêche tous les ans mais, en moyenne tous les trois ans, les étangs ne sont pas remis en eau après la pêche. Ils sont alors asséchés durant une année entière avant d'être remis en eau l'automne suivant. L'assèchement temporaire de l'étang durant un an présente notamment l'avantage de permettre la minéralisation de la matière organique contenue dans l'étang, et permet également de stopper le cycle de développement d'espèces de poissons indésirables. Cela permet également au propriétaire de conduire différentes opérations d'aménagement dans la surface qui est ordinairement inondée. Le plus souvent, les étangs sont cultivés durant l'année d'assèchement.

Les étangs continentaux d'eau douce figurent certainement parmi les zones humides ayant la plus forte imprégnation anthropique. Alors que les enjeux écologiques y sont forts (habitats et espèces patrimoniales) et dépendent fortement de l'activité humaine (exemple : la pisciculture), **le fonctionnement écologique des étangs reste relativement méconnu** comparé à celui d'autres milieux aquatiques comme les lacs, rivières, marais ou gravières. L'une des raisons de ce désintérêt relatif réside probablement dans le fait que ces habitats sont

très imprégnés par l'activité humaine, générant un fonctionnement écologique extrêmement complexe et variable selon la nature des activités humaines. Ainsi, l'engouement pour l'étude de tels systèmes n'a émergé que récemment (ex : 4th European Pond Conservation Network en 2010), de part le fait qu'ils offrent des perspectives de recherche nouvelles en écologie aquatique lentique, et qu'ils représentent des zones humides avec un enjeu de conservation important. En effet, les étangs d'eau douce constituent des sites de nidification importants pour les oiseaux d'eau comme les anatidés et revêtent une grande importance pour la conservation de la flore inféodée aux milieux humides.

Au même titre que de nombreuses zones humides, les étangs d'Europe de l'Ouest ont fait l'objet **d'une colonisation importante par de nouvelles espèces** au cours des dernières décennies (le grand cormoran, la jussie ou le ragondin *Myocastor coypus*). Le cygne tuberculé figure parmi les espèces à avoir récemment colonisé ces habitats (Musil & Fuchs 1994 ; Fouque *et al.* 2007). Toute question relative à l'insertion du cygne dans les habitats aquatiques doit être considérée dans son ensemble, en envisageant simultanément le moment et l'échelle spatiale à laquelle les phénomènes observés se produisent. Prendre en compte les modes de sélection de l'habitat par l'espèce est donc fondamental. En effet, ceci permet de mettre en perspective la manière selon laquelle l'insertion de l'espèce dans les communautés va se dérouler dans le temps et dans l'espace. La pertinence d'intégrer ces informations résulte dans le besoin simultané de connaître les habitats susceptibles d'être affectés par l'espèce considérée, mais aussi de définir les modalités temporelles des interactions entre l'espèce et les communautés dans leur ensemble.

3. La relation cygne - oiseaux d'eau.

Par le terme « oiseaux d'eau » nous entendons désigner ici exclusivement les anatidés (canards, oies, cygnes) et rallidés (la foulque *Fulica atra* dans ce dernier cas). **Les oiseaux d'eau sont parmi les populations aviaires dont le cycle de vie dépend évidemment le plus étroitement de la ressource en eau.** Le rôle des oiseaux d'eau a longtemps été sous-estimé par rapport à celui d'autres groupements comme les plantes, les poissons ou les invertébrés, alors qu'ils assurent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (voir Elmberg 2009). Ils interviennent dans l'apport d'éléments nutritifs (Kitchell *et al.* 1999, Post *et al.* 1998), ils facilitent la dispersion des organismes (Brochet *et al.* 2009a ; Brochet *et al.* 2009b ; Brochet *et al.* 2010), la germination (Agami & Waisel 1986) ou la croissance des végétaux (Hidding 2009). Les populations d'oiseaux d'eau représentent donc un enjeu de conservation à part entière tant économique (ex : chasse, tourisme) qu'écologique au sein des

zones humides. Comparativement à d'autres groupements faunistiques, ces espèces ont des besoins variés et représentent une information facile d'accès sur l'état de conservation des habitats aquatiques (productivité, fonctionnement et stabilité biologique). Ils sont de ce fait souvent utilisés comme indicateurs (Frochot & Roché 2000). A l'échelle mondiale, les menaces qui pèsent sur les oiseaux d'eau sont principalement la perte d'habitat, la chasse et les espèces exotiques (Green 1996).

Il se pourrait que le cygne tuberculé occupe une niche écologique laissée vacante dans les habitats colonisés (voir Oksanen *et al.* 1979 ; Pöysä & Sorjonen 2000) ou au contraire qu'il utilise la niche d'autres espèces, qu'il exclurait par sa territorialité (exemple Conover & Kania 1994). Les interactions entre les cygnes et les autres espèces d'oiseaux d'eau restent peu documentées, bien que le cygne soit largement réputé comme étant territorial et agressif en période de reproduction. De part ses caractéristiques, on peut supposer que dans un habitat donné le cygne tuberculé s'insérera de deux manières différentes ; (1) grâce à sa morphologie et à une relative plasticité écologique il pourrait bénéficier d'un avantage compétitif sur les autres espèces. Cet effet sera d'autant plus fort que l'habitat récepteur est limité en ressources, favorisant d'éventuels mécanismes de compétition ou d'exclusion ; (2) la différence avec le reste de la communauté peut également être si importante que le cygne s'y insère sans préjudice à sa structure, ce phénomène étant d'autant plus facile que les ressources ne sont pas limitées pour les oiseaux dans l'habitat récepteur.

4. La relation cygne - macrophytes aquatiques.

Les herbiers de macrophytes aquatiques sont la **clef de voûte du fonctionnement** biogéochimique des milieux aquatiques. Ils assurent le recyclage des nutriments, qu'ils fixent (Conley 2000) et restituent, réduisant par là même le développement du phytoplancton, ce qui est de nature à accroître la transparence des milieux aquatiques (Van Donk & Van de Bund 2002). De nombreuses populations animales dépendent de ces communautés végétales. Les macrophytes aquatiques sont une source de nourriture directe ou indirecte qui revêt une grande importance pour les invertébrés (Gregg & Rose 1985 ; Jeppesen *et al.* 1998 ; Mitchell & Perrow 1998), les oiseaux d'eau (Staicer *et al.* 1994 ; Perrow *et al.* 1997) ou les poissons (Crivelli 1983 ; Rozas & Odum 1988). Ils constituent aussi un habitat favorable pour un grand nombre d'invertébrés, eux-mêmes proies d'oiseaux ou de poissons, qui à leur tour utilisent parfois les herbiers de macrophytes comme support lors du frai ou de la ponte.

En termes de conservation, **les formations d’herbiers de macrophytes aquatiques** comme les Magnopotamions (ex : *Potamogeton sp.*, *Najas sp.*, *Lemna sp.*, ...), Hydrocharition (ex : *Hydrocharis morsus ranae*) ou les Characées **ont un intérêt patrimonial certain**, et sont reconnues d’importance européenne (DOCOB 2004). D’autres espèces comme la Marsilée à quatre feuilles *Marsilea quadrifolia*, les naïades *Najas sp.*, le potamot acutifolius *Potamogeton acutifolius* ou la châtaigne d’eau *Trapa natans* sont listées à différentes échelles parmi les espèces protégées ou sont répertoriées par la Convention de Berne.

Les cygnes sont les plus grands herbivores sauvages aquatiques d’Europe de l’Ouest. Ils se nourrissent de macrophytes aquatiques (Bailey *et al.* 2007) à raison de 3 à 4 kg de matière fraîche quotidienne (Cramp *et al.* 1986). Le cygne tuberculé pourrait donc faire disparaître de grandes quantités de végétation aquatique par ingestion et arrachage. La plupart des travaux effectués sur la relation cygne– macrophytes aquatiques ont été réalisés dans les milieux côtiers et les grands lacs. Les résultats de ces travaux aboutissent à des conclusions variées. Ainsi, Badzinski *et al.* (2006) n’ont pas démontré d’effets négatifs de la présence du cygne de Bewick et de la bernache du Canada sur les herbiers de *Chara spp.*, *Vallisneria americana* et *Potamogeton pectinatus* durant la migration sur le lac Erie (Ontario). De même, malgré une déplétion significative des organes de réserve de macrophytes par les cygnes trompettes *Cygnus buccinator* sur les étangs occupés dans l’Alberta pendant la migration, la production végétale estivale n’est pas affectée (LaMontagne *et al.* 2003a). Sandsten & Klaassen (2008) évoquent même des relations de mutualisme entre les cygnes et le potamot pectiné. Dans un même temps, Hidding (2009) émet l’hypothèse que certaines espèces à développement végétatif tardif comme les naïades *Najas spp.* pourraient tirer profit du pâturage d’autres espèces végétales par les cygnes. A l’inverse, Tatu *et al.* (2007) ont démontré un effet négatif du cygne tuberculé dans la baie de Chesapeake (Maryland), tout comme O’Hare *et al.* (2007) dans les milieux lotiques.

IV. Problématique de la thèse.

Comme nous avons pu le voir, les connaissances sur l’écologie du cygne tuberculé et celles sur les populations animales et végétales des écosystèmes d’étangs restent très lacunaires. Dans ce contexte, étudier l’écologie du cygne tuberculé offre la double opportunité de comprendre comment une population sédentaire d’oiseau d’eau occupe un tel habitat

aquatique, mais aussi de connaître la nature de ses relations avec les communautés végétales et animales. L'intérêt d'explorer ces relations converge avec les attentes d'acteurs socioprofessionnels préoccupés par les conséquences de la présence du cygne sur les étangs.

Au-delà des ajustements écologiques que pourrait impliquer leur présence, les cygnes figurent comme de bons sujets d'étude pour comprendre le fonctionnement des populations d'oiseaux dans les milieux aquatiques. Ces propriétés ont suscité la réalisation de travaux en écologie aquatique basés sur les différentes espèces de cygnes (*Cygnus spp.*), notamment au NIOO KNAW - Netherlands (Klaassen 2006 ; Hidding 2009). D'autre part, des travaux ayant une vocation plus appliquée sont en cours aux USA (Université de Carbondale sous la direction de M. Eichholz) et au Royaume-Uni (Université de Bournemouth sous la direction de R. Stillmann) pour comprendre la nature des relations cygne - oiseaux d'eau et cygne – macrophytes.

Pour la présente étude, nous avons choisi la Dombes comme terrain d'expertise, en raison de la multiplicité des enjeux présents et de la sollicitation des acteurs socioprofessionnels de la région. Le but de notre étude a été d'apporter les éléments de connaissance pour comprendre comment un oiseau d'eau herbivore comme le cygne tuberculé sélectionne l'habitat dans un paysage hétérogène tel que celui-ci, avant d'entamer une réflexion sur la manière dont cette espèce s'insère au sein des communautés animales et végétales (Figure 2).

L'habitat aquatique dans les régions d'étangs présente une forte hétérogénéité spatiale et temporelle. Parallèlement, les exigences écologiques du cygne tuberculé varient en fonction des saisons. Ces oiseaux sont donc susceptibles de répondre de manière différenciée à la configuration de l'habitat. La compréhension des modes de sélection de l'habitat par une telle espèce est primordiale pour déterminer ses exigences écologiques et les sites où les interactions entre le cygne tuberculé et le reste de la communauté ont lieu. Le chapitre 1 traite donc de la sélection de l'habitat par le cygne tuberculé dans une région d'étangs. Dans un premier temps, nous avons étudié la manière dont le cygne tuberculé se répartissait sur les étangs en périodes hivernale et estivale selon la configuration spatiale (l'aire et l'isolement) et les ressources des étangs (**Article 1**). Dans un deuxième temps, sur les sites favorables à la présence des cygnes tuberculés, nous avons tenté de comprendre comment se répartissait le séjour des cygnes sur les sites durant un cycle annuel afin de mesurer la pression exercée par les oiseaux au cours du temps (**Article 2**). Finalement, pour clore ce volet, nous avons examiné plus précisément la sélection des sites de nidification par les cygnes tuberculés sur les étangs en tenant compte des paramètres de détectabilité (**Article 3**).

Introduction

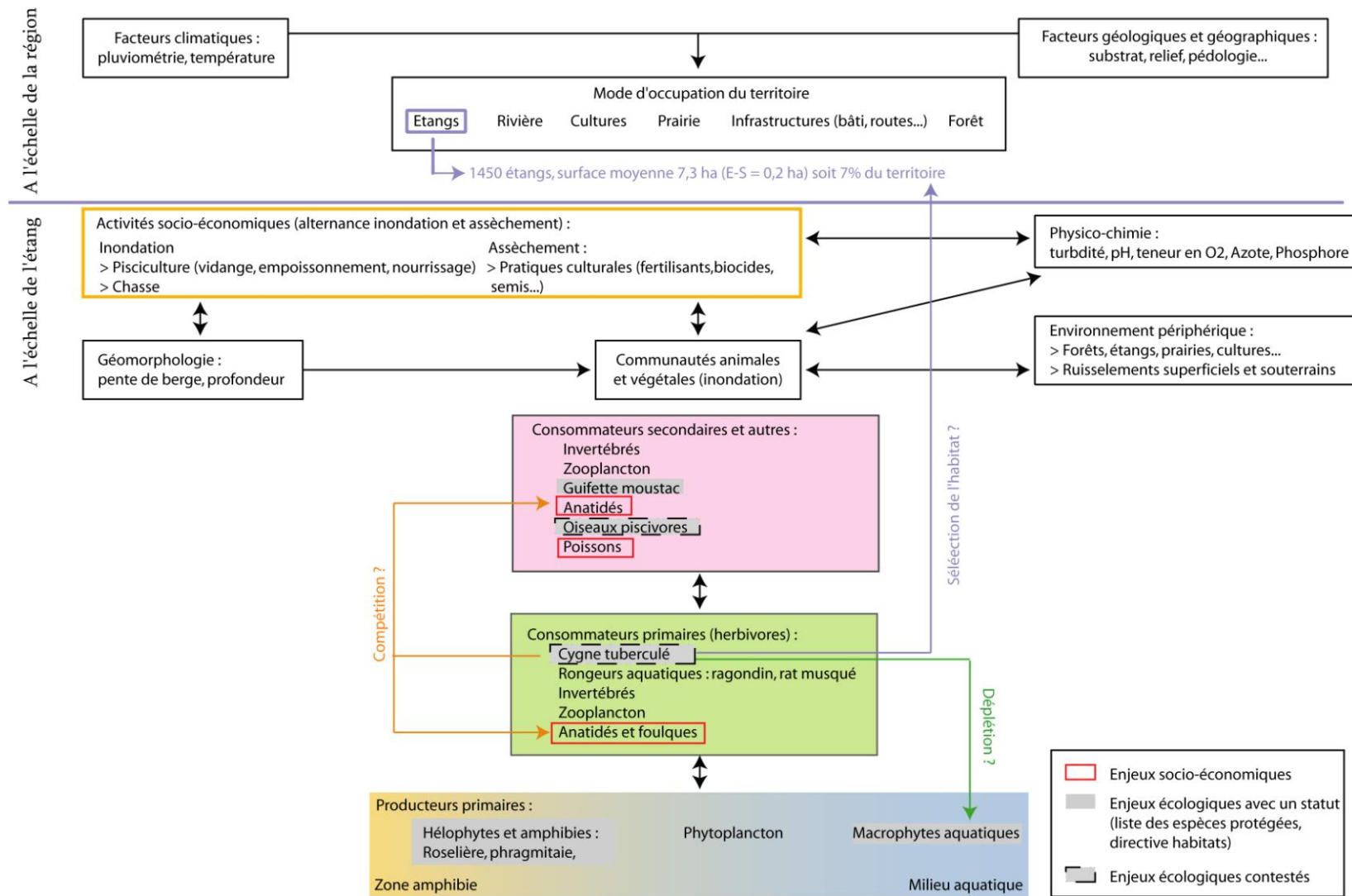


Figure 2 : Modèle simplifié du fonctionnement des écosystèmes d'étang (en Dombes, France) et des principales interrogations d'ordre écologique que pose la présence du cygne tuberculé (Gayet, 2010).

Le chapitre 2 a pour but d'identifier la nature des relations entre le cygne tuberculé et les autres populations des étangs. Nous avons étudié si les autres populations d'oiseaux d'eau semblaient affectées par la présence des couples de cygnes tuberculés. Tout d'abord, nous avons mesuré si l'abondance en oiseaux d'eau était moindre sur les étangs avec des couples de cygne tuberculé cantonnés, grâce à une comparaison des effectifs d'oiseaux d'eau entre les étangs avec et sans cygnes en période de reproduction (**Article 4**). Ensuite, sur les étangs où des couples de cygnes étaient présents, nous avons étudié par des analyses spatiales de semis de points si la présence des couples de cygnes tuberculés pouvait être à l'origine d'une ségrégation spatiale des autres espèces au sein même de l'étang (**Article 5**). Enfin, nous avons exploré le résultat de la déplétion par les cygnes tuberculés sur les herbiers de macrophytes aquatiques de pleine eau. Cette dernière étude a été conduite à l'aide d'une approche expérimentale durant la période végétative des macrophytes (**Article 6**).

Ce travail se termine par une discussion sur la place du cygne tuberculé au sein de l'écosystème d'étang dans son ensemble. Après avoir synthétisé l'essentiel des résultats obtenus, nous avons voulu replacer cette étude dans un cadre plus général pour finalement dégager des perspectives de recherche future grâce aux nouvelles questions formulées à l'issue de ces travaux.

CHAPITRE 1 : SELECTION DE L'HABITAT PAR LE CYGNE TUBERCULE DANS UNE REGION D'ETANGS PISCICOLES.

Les étangs de la Dombes constituent un vaste écosystème d'habitats aquatiques dont le fonctionnement écologique est fortement tributaire de l'activité humaine. La colonisation de ces étangs par le cygne tuberculé est relativement récente, mais les individus présents forment aujourd'hui une véritable population. Nous nous sommes donc intéressés dans ce premier chapitre à la manière dont s'exprime le résultat de ce processus de colonisation dans l'espace, en étudiant la sélection de l'habitat. Dans un premier temps nous avons étudié la répartition de la population de cygne (présence) dans le paysage d'étangs (**Article 1**). Ensuite, nous avons cherché à connaître comment les cygnes séjournent (cygne-jour) sur les étangs durant un cycle annuel (**Article 2**), avant de nous intéresser à la sélection des sites de nidification (**Article 3**).

A partir d'une première approche (**Article 1**), nous avons cherché à comprendre le mécanisme de sélection de l'habitat par les cygnes durant l'été et l'hiver, quand les variations inter-saisonniers des mœurs de l'espèce (grégaire en hiver, grégaire et territoriale en été) et des caractéristiques des étangs (remise en eau hivernale des étangs asséchés l'été) sont les plus fortes. Nous avons suivi plus de 750 étangs durant 6 années (de 2003 à 2008). Les étangs asséchés n'ont pas été étudiés en été, car les cygnes n'occupent jamais en Dombes ce type d'étangs avant qu'ils ne soient ré-inondés. Les étangs asséchés ne sont pas remis en eau avant la fin de l'automne. Chaque année un comptage a été réalisé durant la période de mue et d'élevage des jeunes (juin). Ce suivi correspond donc à une photographie de la répartition des cygnes à une époque de l'année où ils sont établis sur les étangs le plus longtemps. A l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes, nous avons mesuré l'influence de la surface de l'étang et de son environnement aquatique (nombre d'étangs, proximité relative à 2 échelles : 2 km et 0,25 km) sur la répartition des cygnes. Plus en détail, nous avons étudié la répartition de la population dans son ensemble, puis des individus reproducteurs (famille de cygnes – sites de reproduction) et non-reproducteurs (groupes de cygnes – sites de mue). En plus, nous avons mesuré l'indépendance des observations dans l'espace à l'aide de corrélogrammes (indice de Moran). Nous démontrons que les cygnes ne se répartissent pas au hasard sur les étangs et que selon le phénomène considéré (population dans son ensemble, familles ou

groupes), différents critères interviennent pour expliquer la répartition des cygnes sur les étangs. Les cygnes occupent préférentiellement les étangs de taille moyenne à grande (plus de 10 ha) et ceux avec un grand nombre d'étangs ou un environnement aquatique dense dans un rayon de 2 km. Les familles de cygnes occupent préférentiellement les étangs selon leur taille (plus de 10 ha) ou leur faible isolement à large distance (nombre d'étangs dans un rayon de 2 km) alors que la présence des groupes s'explique principalement par la taille des étangs (plus de 30 ha). Bien que la répartition des étangs dans le paysage, au regard de leur surface, ne soit pas aléatoire (i.e. les étangs de taille semblable tendent à être regroupés) et que la présence des cygnes soit corrélée à cette variable, nous ne sommes pas parvenus à démontrer que les observations de cygnes sont agrégées dans l'espace.

En hiver, nous avons suivi un échantillon de 165 étangs, sélectionnés de manière hiérarchique en fonction de leur surface et de la pratique exercée l'été précédent : inondation ou assèchement (cultivé en maïs, cultivé avec d'autres céréales ou non cultivé). Cette méthode d'échantillonnage a permis de prendre en compte l'effet de ces deux paramètres tantôt simultanément, tantôt séparément pour mesurer leur effet sur la sélection des étangs par les cygnes. Chaque étang a été visité tous les 15 jours de décembre 2006 à mars 2007. Durant ces visites, les cygnes ont été comptés et le pourcentage de la surface de l'étang inondée a été estimée. Pour prendre en compte la proportion croissante d'étangs utilisés au cours de l'hiver nous avons utilisé des modèles de risque proportionnel, à l'aide de régressions de Cox. Nous montrons que la présence des cygnes sur les étangs est favorisée par la surface inondée ou la pratique estivale d'assèchement, alors que les groupes de cygnes se forment sur les grands étangs inondés et asséchés l'été précédent. Nous ne sommes pas parvenus à identifier un effet du type de pratique exercée dans les étangs asséchés l'été sur la présence des cygnes et des groupes plus tard en hiver.

Cette première approche a permis de mettre en relation la présence des cygnes sur les étangs avec des caractéristiques de leur habitat au cours de deux saisons. Au-delà de la présence, nous nous sommes ensuite intéressés au séjour des cygnes sur les étangs au cours d'une année complète (nombre d'oiseaux-jours) (**Article 2**). L'intérêt de cette seconde approche est de déterminer les périodes de l'année où le séjour des cygnes sur les étangs est le plus fort et les facteurs favorisant ce séjour. A terme, ce type de connaissance permet de s'interroger sur le développement d'interactions entre les cygnes et les populations animales et végétales des étangs au cours de l'année. A partir des résultats présentés ci-dessus, nous avons donc sélectionné plus de 100 étangs a priori favorables à la présence des cygnes : des

étangs de plus de 10 ha, asséchés ou inondés l'été précédent. Les cygnes ont été comptés sur ces étangs tous les 15 jours de début décembre 2008 à fin novembre 2009. Nous avons calculé l'intensité du séjour des oiseaux (cygne-jour/ha) sur les étangs et la relation entre le séjour des cygnes (cygne-jour) et des variables descriptives de l'habitat durant chaque saison. Nous montrons tout d'abord que l'intensité d'utilisation (cygne-jour/ha) saisonnière observée sur l'ensemble des étangs ne varie pas, i.e. une même proportion d'étangs font l'objet d'un séjour faible, modéré et intense chaque saison.

En hiver, les grands étangs préalablement inondés ou les étangs préalablement asséchés sont ceux sur lesquels le séjour des cygnes est le plus important. Nous ne sommes pas parvenus à détecter de différence de séjour des cygnes entre les types de pratiques exercées sur les étangs asséchés. Au printemps, le séjour des cygnes est positivement corrélé à la surface des étangs. En été, ce séjour croît sur les étangs dont l'environnement aquatique contient de nombreux étangs, ou sur les étangs avec une proximité relative importante dans un rayon de 2 km. De plus, le recouvrement croissant d'herbiers sur les grands étangs favorise également le séjour des cygnes. L'été est la période de l'année où le modèle sélectionné permet la meilleure explication du séjour des cygnes. En automne, le séjour des cygnes est positivement corrélé à la surface des étangs et à un faible isolement des étangs à courte distance (proximité dans un rayon de 0,25 km).

Le cygne tuberculé a connu une rapide expansion démographique et géographique en Europe de l'Ouest. Une des raisons avancées pour expliquer ce phénomène est sa relative plasticité écologique, i.e. sa capacité à satisfaire ses besoins biologiques dans des habitats où les ressources disponibles peuvent fortement varier. Pour mieux comprendre les facteurs pouvant affecter l'expansion du cygne et l'installation de nouvelles populations, nous avons étudié une étape clef de la biologie de toute espèce d'oiseau : la sélection des sites de nidification (**Article 3**). Sur le même échantillon que précédemment nous avons identifié la présence de cygnes reproducteurs (couples ou individu au nid) d'avril à mai (période de cantonnement et de nidification). Des modèles de présence sur une saison (« *single-season occupancy models* ») ont été utilisés pour mesurer la relation entre les couples de cygnes et l'habitat. Les variables prises en compte pour décrire l'habitat étaient le dérangement humain, l'historique de gestion de l'étang (assèchement et inondation), la taille et l'environnement aquatique de l'étang (nombre d'étangs et isolement à 2 échelles : 0,25 et 2 km). Aucun facteur testé n'a eu d'effet significatif sur l'installation des couples de cygnes. Bien que le cygne soit le plus grand des Anatidés et qu'il soit non cryptique (blanc), nous avons aussi démontré que

la détection des évènements associés à la reproduction était imparfaite, i.e. la probabilité de détecter la présence d'un couple reproducteur lors d'une visite sur un étang est inférieure à 1. L'estimation du nombre d'étangs avec des couples cantonnés gagne donc en précision par l'intermédiaire de passages répétés sur les étangs piscicoles.

Article 1 : Effects of seasonality, isolation and patch quality for habitat selection processes by Mute swans (*Cygnus olor*) in a fishpond landscape.

GAYET G., GUILLEMAIN M., BENMERCUI M., MESLEARD F., BOULINIER T.,

BIENVENU J.P., FRITZ H., BROYER J.

In press dans Oikos.





Oikos 000: 001–012, 2010

doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18750.x

© 2010 The Authors. Oikos © 2010 Nordic Society Oikos

Subject Editor: Thorsten Wiegand. Accepted 23 September 2010

Effects of seasonality, isolation and patch quality for habitat selection processes by mute swans *Cygnus olor* in a fishpond landscape

Guillaume Gayet, Matthieu Guillemain, Maurice Benmergui, François Mesleard, Thierry Boulinier, Jean-Philippe Bienvenu, Hervé Fritz and Joël Broyer

G. Gayet (gayet_guillaume@yahoo.fr), Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain, 19 rue du 4 septembre, FR-01000 Bourg en Bresse, France. – GG, M. Benmergui, J.-P. Bienvenu and J. Broyer, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, Montfort, FR-01330 Birieux, France. – M. Guillemain, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, La Tour du Valat, Le Sambuc, FR-13200 Arles, France. – F. Mesleard, La Tour du Valat, Le Sambuc, FR-13200 Arles, France, and: Univ. d'Avignon et des pays du Vaucluse, Inst. Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie, IUT site Agroparc, BP 1207, FR-84 911 Avignon Cedex 9, France. – T. Boulinier, UMR CNRS 5175 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, FR-34293 Montpellier, France. – H. Fritz, UMR CNRS 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive, UCB Lyon 1, Bât. Grégor Mendel, 43 boulevard du 11 novembre 1918, FR-69622 Villeurbanne cedex, France.

Foragers in patchy environments do not only select sites for single patch characteristics, but also have to consider the local environment of such patches. We studied habitat selection by mute swans *Cygnus olor* in a wide and heterogeneous fishpond region (the Dombes, eastern France). In this study, we considered fishpond isolation, resource quality within fishponds and breeding status of mute swans during both summer and winter. Mute swans did not select aquatic habitat randomly within the landscape. During summer, the population spread preferentially on medium to large fishponds, in subregions with numerous or closely related waterbodies, without generating a clumped distribution of birds. In addition to a positive effect of local fishpond number (2 km radius), breeding birds also responded positively to fishpond size. Non-breeders selected fishponds mainly according to their size. Intraspecific territoriality did not appear to limit the presence of non-breeders (i.e. moulting flocks), since both breeders and non-breeders could coexist on the larger fishponds. During winter, mute swans used medium to large re-flooded fishponds after summer drainage. The surrounding aquatic environment of fishponds played a minor role in determining flocking, compared to actual patch quality. Flocking occurred on large fishponds that had re-flooded after having dried the summer before, whatever the agricultural cultivation practiced in the summer following drainage. The results suggest that geographical aspects should be taken into account when considering the potential impact of this expanding species within such ecosystems, and also in more general management policies dealing with aquatic habitats for waterbird populations.

Spatially complex systems with a patchy resource occur frequently in the environment, and consumers therefore often forage in habitat patches which have a wide variety of shapes over space (Ritchie 1998). The way patches are distributed over space may play a key role in determining bird populations, including waterbirds, by affecting both demographic parameters of populations and community structure (Brown and Dinsmore 1986, Kurki et al. 2000, Boulinier et al. 2001, Paracuellos and Telleria 2004, Wilson et al. 2009). Studies of such systems may strongly benefit from multidisciplinary approaches combining optimal foraging and metapopulation theories (Senft et al. 1987): the former may help understand how patches are selected given their food depletion rates and potential profit for consumers (Charnov 1976), while the latter may help explain how patch isolation affects habitat occupancy and changes in occupancy over time (i.e. colonization and extinction; Moilanen and Hanski 1998).

To date, studies of wildlife resource selection processes which considered degree of fragmentation, quality of patches and population requirements during contrasting seasons simultaneously are lacking for wetland ecosystems. This is unfortunate, given that understanding waterbird habitat selection processes is a major current concern due to the loss of wetland habitats and the associated consequences for wildlife communities. Within the waterfowl community, the mute swan *Cygnus olor* is an appropriate model species to study how a waterfowl population may react to these combined factors. Indeed, mute swans may form sedentary herbivorous populations, whose spatial distribution among a given geographic area may nonetheless differ between seasons. Breeding and non-breeding swans can easily be distinguished during summer, providing a valuable opportunity to describe differential use of a wetland area by waterfowl according to breeding status. Such a study may be an opportunity to advance our

knowledge about the distribution of a waterbird population in a patchy habitat from a theoretical point of view. In a more applied perspective, and because the mute swan is the largest herbivorous waterbird in Europe, such a study could be a means to locate potential damage caused by swans (e.g. through their consumption of macrophytes and interspecific territoriality) on natural habitats.

The aim of this study was to understand how Mute swan distribution may be influenced by the distribution and quality of patches over space and time in a large and dynamic wetland landscape, i.e. a fishpond region. In Europe, these fishpond regions are wetlands complexes whose waterbodies have been created artificially by man. Specifically, we tested whether variation in swan presence varied depending on individual fishpond characteristics (size and habitat management), properties of the surrounding aquatic environment (isolation, number of fishponds within 0.25 km (small scale) and 2 km (large scale)), and bird requirements. These included breeding status and attraction due to presence of conspecifics. Below we describe our predictions about how spatial properties of the waterbodies and mute swans' biological and social characteristics could affect their distribution.

We expected the population (all swans) to primarily select medium to large fishponds due to their larger carrying capacity than smaller sites (hypothesis 1). The presence of mute swans may also depend upon the surrounding aquatic environment, with a preference for sites encompassed within numerous waterbodies and/or large open water areas (hypothesis 2). In some regions, like the Dombes, fishponds are regularly drained for cultivation of cereals. Following reflooding of the fishponds the next winter, the availability, quality and quantity of resources (waste grains) may be so high compared to fishponds that remained flooded the summer before (containing only macrophyte organs), that cultivation the previous summer may matter more than the fishpond itself and its environment (hypothesis 3).

Within the population, birds may behave differently according to their breeding status and their own requirements. Pairs are expected to develop intraspecific territoriality due to their presumed exclusive occupation of the fishpond where they breed. In summer, non-breeders form gregarious bands and may be negatively affected by the presence of swan breeding territories, except when these are established on large fishponds where breeding and non-breeding birds may coexist (hypothesis 4).

Spatial autocorrelation of biological processes depends upon the physical properties of the environment (e.g. patch area), but may also be affected by the biological properties of the species considered (Dormann 2007). Thus, in addition to the dependence of the species to spatial properties of its habitat, philopatry of the mute swan (Spray et al. 2002 in Rowell and Spray 2004), and intraspecific attraction over space (Stamps 1988, Mönkkönen and Forsman 2002), may generate cores of presence in the landscape. Consequently, there would be non-independence in swans' presence according to fishpond properties, i.e. significant spatial autocorrelation in the models (i.e. the property of variables to take a given value, more or less similar to those associated randomly, according to their distance from their place of measurement to the neighboring measurement areas (Legendre 1993)) (hypothesis 5).

Methods

Study area

The Dombes is a complex of 1450 fishponds (average area = $7.3 \text{ ha} \pm 0.2 \text{ ha SE}$) spread over 1600 km^2 in eastern France ($45^{\circ}57'N$, $05^{\circ}02'E$). Fishponds are mainly used for fishing, hunting and temporarily as arable lands. The 14 largest sites have an area between 40 and 110 ha. Fishpond depth is generally less than 1 m, and because of an almost total accessibility of the water column to swans, water depth is not expected to influence swan presence. Within the Dombes, different subregions were distinguished according to fishpond size and distance between fishponds (Fig. 1). Total area of open water represents ca 7% of the landscape. Fishponds are dried regularly, on average every third year, for summer cultivation. Boundaries of the study area were determined by the administrative limits of villages of the Dombes plateau. In Dombes, the summer mute swan population is estimated to be ca 1000 individuals (Benmergui et al. 2005).

Summer data

A first set of fishponds were sampled once per year, during the last 10 days of June, from 2003 to 2008, and all swans and cygnets were counted on each fishpond. The maximum number of flooded fishponds then surveyed varied between 753 and 1000 annually, depending on the number of available observers (Table 1). These surveyed fishponds were spread over the Dombes, and randomly selected after ensuring that the distribution of surveyed fishponds per class of area was similar to the distribution of all fishponds over these classes within all the Dombes (hypothesis 1).

Winter data

A second sample consisted in 165 fishponds counted every two weeks during winter, from December 2006 to March 2007. Fishponds were selected according to their area (0.5–5, 5–10, 10–15, 15–20, >20 ha) and cultivation status during summer 2006 (flooded (F), dried and not cultivated (Dn), cultivated with maize (Dm), cultivated with other cereals (Do)) (Table 2). We obtained a hierarchical sample which allowed us to identify the combined effects of fishpond size, drainage and cultivation, on swan presence (hypotheses 1 and 3). The number of swans, the percentage of area that was flooded, and the percentage of frozen flooded area were recorded during each visit.

Spatial configuration of fishponds

The spatial configuration of fishponds was described using two measurements: patch size (A in ha) and patch isolation (hypothesis 2). We measured patch isolation at two spatial scales as the number of patches within a 0.25 km radius (NB025) and a 2 km radius (NB2) from the border of a given fishpond. We considered 2 km as the maximal distance to measure relative isolation of fishponds, according to the scale at which philopatry has been described in mute swans (Spray et al. 2002 in Rowell and Spray 2004). The second measurement of isolation was

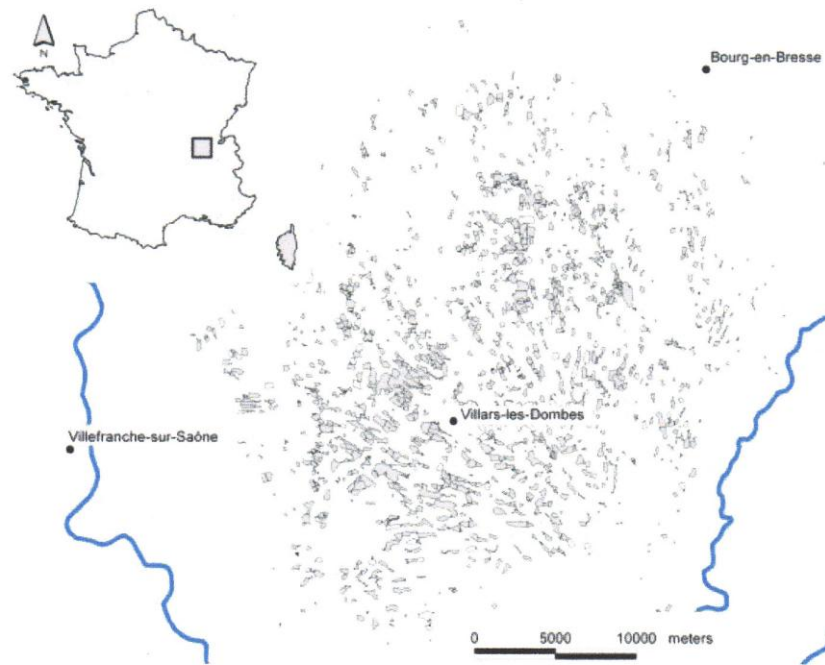


Figure 1. The fishponds of the Dombes plateau, and the position of the area in France.

considered at the scale of 0.25 km to describe the immediate environment of fishponds and to reduce multicollinearity with measures taken at a distance of 2 km. Distances between fishponds were calculated using Arcview 3.2 Nearest Feature extension (ver. 3.6). We also measured relative isolation of fishponds at these two distances using Gustafson and Parker's (1994) proximity index PI, calculated as the sum of the ratios of patch sizes and distances of fishponds within the considered radius. We termed these indices PI025 and PI2 for the 0.25 km and the 2 km radiuses, respectively. Both flooded and dry surrounding fishponds were included in the analysis of a given fishpond aquatic environment.

Statistical analyses

This study is an example of design I following Thomas and Taylor (2006) where available and used resources (fishponds) are known for the population, but individual birds are not identified. Johnson et al. (2006) advocate this design for monitoring mobile species at different times or when it is too complicated to survey all used units, as is the case here.

Table 1. Number of fishponds monitored each summer from 2003 to 2008 per class of area.

Area (ha)	2003	2004	2005	2006	2007	2008
0.5–5	350	380	416	393	252	245
5–10	296	308	311	291	266	259
10–15	138	139	147	140	131	133
15–20	56	61	66	58	58	57
>20	60	67	60	54	63	59
Total number	900	955	1000	936	770	753

Summer data

In the summer sample, flooded fishponds with at least one swan were scored 1, while other flooded fishponds surveyed without swans detected were scored 0. We distinguished those used by flocks of at least 10 adults (moulting sites, termed 'flock'), by swan families containing at least one cygnet (breeding sites, termed 'family') and by any type of swans (flocks, families or individuals of unknown breeding status, termed 'all swans'). The analyses were therefore conducted separately for these three indices of swan presence. We used general linear mixed models (GLMM) to identify the factors affecting swan presence on fishponds. Within the GLMMs, fishponds (replicated over years) were included as a random parameter, and fixed effects were the variables describing the aquatic fishpond environment (A, NB025, NB2, PI025 and PI2). Moreover, we added presence of swan family as a fixed effect for 'flock', given their potential dissuasive character through breeding birds territoriality (hypothesis 4). We formulated a set of models by focusing on hypotheses presented above. Hypothesis 4 expects 'flock' presence to be negatively affected by breeding birds depending on fishpond size during summer. Among others, we tested the following models: 'a × family', 'A + family' or 'family'. Hypothesis 3 expects that swan presence should be positively associated to dried fishponds once reflooded. We formulated the following models among others: 'Af × Dry', 'Af + Dry', 'Dry' or 'Af' for 'all swans' (Af representing the area flooded). By not considering all models possible with covariates (e.g. a model with all covariates retained for analyses), we limited the number of parameters within GLMMs, as advocated by Bolker et al. (2008). We compiled annual observations and obtained a final sample of 5314 fishpond-years (i.e. number of fishponds time the number of years these were monitored). This procedure increased

Table 2. Number of fishponds monitored during winter 2006–2007 per class of area and potential cultivation during summer 2006 (n = 165).

Area (ha)	Cultivation during summer 2006			F
	Do	Dm	Dn	
0.5–5	7	4	6	20
5–10	7	12	6	20
10–15	4	4	7	18
15–20	4	4	3	9
>20	6	7	1	16

the number of potential swan detection events over fishponds, especially for flocks whose observations are few each year.

Due to the large number of fishponds studied per summer, spatial autocorrelation could be tested annually for each index of presence (i.e. flocks, families or all swans). Therefore, we first tested for spatial autocorrelation of the environment to determine if fishponds of a given size were more likely to be close to other fishponds of similar size. Secondly, we examined if there was a spatial autocorrelation of mute swans distribution over fishponds (hypothesis 5). In this latter case, spatial autocorrelation was studied separately for each year with the residuals from a logistic regression representing models selected with GLMMs. A 0 value was assigned to all sampled and flooded fishponds where swans were not detected. Moran's I coefficient was used to analyse autocorrelation with SAM software (Rangel et al. 2006). The value of this coefficient generally varies between -1 and +1, with a lack of autocorrelation resulting in a value close to zero. Positive values indicate a positive autocorrelation and resemblance of values for a given distance, while negative values indicate the opposite. The coefficient is calculated for multiple distances classes (every km here) and allows drawing a spatial correlogram that represents autocorrelation coefficients according to spatial distances. The statistical significance of such coefficients is also calculated.

Winter data

When resource unit censuses are carried out several times, like in our winter dataset, it is necessary to consider the increasing proportion of units that are used as time progresses, just like in studies of individual survival rates. Here we used proportional hazards models to assess the probability that a given unit (i.e. fishpond) was used (Manly et al. 2002). Such a survival analysis evaluates the link between a predictor variable and time to failure (here the moment when the bird is observed for the first time on the fishpond), where other variables have been adjusted, identified and inserted into the modelling process (Tableman and Kim 2004). Survival analysis hence allows analysing the duration necessary for events to happen and the dependence of these events to one or several predictors. The proportional hazards model (Cox 1972) used here, also called 'Cox model', is commonly used to model survival data as a function of covariates (Hu et al. 1998), and is widely used in ecology (Aldridge and Boyce 2008, Rittenhouse et al. 2009). The Cox proportional hazards model expects that for a time to failure t , the hazard function $\lambda(t)$ of a unit (here, a fishpond) described by a vector p of covariates $Z(t) = (Z_1(t), \dots, Z_p(t))'$ is given by:

$$\lambda(t;Z) = \lambda_0(t)\exp\{\beta'Z(t)\}$$

where $\beta = (\beta_1, \dots, \beta_p)$ is the p vector which represents the unknown regression coefficients and $\lambda_0(t)$ is an unspecified baseline hazard function (Lin and Wei 1989).

We assessed the effects of two covariates: the local aquatic environment (PIs and NBs) and cultivations exerted during the previous summer (flooded or dry). As opposed to summer, water level can vary substantially during winter (due to artificial emptying for fishing), so we relied on two parameters to describe the area available to swans per fishpond during each count : total area flooded (Af) and area covered in ice (Ai).

Model selection

We considered a maximum of 25 models for summer, and 34 candidate models during winter. The set of candidate models included a full model with covariates at different scales and a null model expecting no relationship between the considered predictors and the presence of the species (Appendix 1, 2). We used Akaike's information criterion (AIC) to rank and weigh plausible models explaining Mute swan distribution for winter and summer data separately (Burnham and Anderson 2002). To better interpret the relative likelihood of a given model, we computed the relative Akaike weight (w_i) of each model. A given w_i is considered as the weight of evidence in favour of model i (Burnham and Anderson 2002), in our case the more parsimonious model. After ranking models according to their respective w_i values, the principle of parsimony was used to find the best tradeoff between biases related with the use of a simple model versus the loss of performance of a more general model.

In view of model classification results after w_i , the best model was identified as the one whose w_i was over 0.9. If no model had a w_i over 0.9, estimates and associated standard errors were model-averaged for each variable contained in the most parsimonious models (there was one most parsimonious model for swan flocks per season, one for swan families in summer and one for all swans per season) (Burnham and Anderson 2002). Confidence intervals allowed us to estimate the effect of covariates included in models. R software 2.10.1 was used (R Development Core Team 2009).

Results

Summer

We monitored 1210 fishponds at least once during summer. Each year, 10% of prospected fishponds were used

Table 3. Number of fishponds where mute swans (flocks, families or all swans) were detected annually between 2003 and 2008 during the last 10 days of June.

Year	2003	2004	2005	2006	2007	2008
All swans	172	160	189	154	159	178
Families	77	72	58	49	66	51
Flocks	11	12	15	15	9	12
Total number of fishponds monitored	900	955	1000	936	770	753

by mute swans. The number of swan detection events was relatively stable over years (Table 3). We identified 531 different sites with swans (all swan categories combined), 265 different breeding sites (with a swan family) and 43 different moulting sites (with a swan flock) by computing cumulative numbers of sites over years (Table 3). The number of sites where mute swans were detected increased faster during the first summers than

after 2005, indicating a good coverage of potentially favourable sites.

For the 'all swans' and 'families' categories, two models had ΔAIC scores < 1 with $w_i = 0.88$ for 'all swans' and $w_i = 0.82$ for families (Table 4). Fishpond area (A), number of surrounding fishponds and proximity index within a radius of 2 km (NB2 and PI2), as well as NB2 \times PI2 (i.e. NB2 in interaction with PI2) affected the selection of fishponds by

Table 4. Models of fishpond selection by mute swans during summer and winter. Only models whose AIC weight sum was > 0.95 are presented. Models in bold are the most parsimonious models for each swan category. K: number of parameters in models, individual terms of interaction included. NB2–NB025: number of fishponds within a radius of 2 km – 0.25 km around a fishpond, PI2–PI025: proximity index calculated within a radius of 2 km – 0.25 km around a fishpond. For summer: A: fishpond area. For winter: Af: area flooded, Dry: drainage status (yes/no) during summer 2006. See Appendix 1 and 2 for the set of all candidate models.

		Model	K	AIC	ΔAIC	w_i	
Summer	all swans	A+PI2×NB2	4	4809	0	0.88	
		A×NB2	3	4813	4	0.12	
	families	A×NB2	2	2920	0	0.82	
		A×NB025	2	2923	3	0.18	
	flocks	A×PI025	3	923	0	0.36	
		A×PI2	3	924	1	0.31	
		A+PI025×NB025	4	926	3	0.1	
		A×NB2	3	927	3	0.07	
		A+NB2	2	928	5	0.03	
		A×family+PI025×NB025	6	929	5	0.02	
		A PI2×NB2	4	929	6	0.02	
		A×family+PI2×NB2	6	929	6	0.02	
	A×NB025	3	929	6	0.02		
	Winter	all swans	NB2+Dry×Af	4	977.5	0.0	0.26
Af×Dry+PI2×NB2			6	978.1	0.7	0.18	
NB025 Dry×Af			4	979.6	2.2	0.09	
NB2+Dry+Af			3	979.9	2.4	0.08	
Af+Dry+PI2×NB2			5	980.1	2.6	0.07	
Dry×Af			3	980.1	2.6	0.07	
NB2×Af			3	980.2	2.7	0.07	
Af×Dry+PI025×NB025			6	980.7	3.3	0.05	
PI2+Dry×Af			4	982.0	4.5	0.03	
PI025+Dry×Af			4	982.0	4.5	0.03	
Dry+Af			2	982.0	4.5	0.03	
Af+Dry+PI025×NB025			5	982.2	4.7	0.02	
flocks			NB025+Dry×Af	4	217.9	0.0	0.37
			Dry×Af	3	219.4	1.5	0.18
		Af+Dry+PI2×NB2	5	220.8	2.9	0.09	
		NB2+Dry×Af	4	221.1	3.2	0.08	
		PI2+Dry×Af	4	221.2	3.3	0.07	
		PI025+Dry×Af	4	221.3	3.4	0.07	
		NB025+Dry+Af	3	222.1	4.2	0.04	
		Dry Af	2	222.6	4.7	0.04	
PI025+Dry+Af		3	224.4	6.5	0.01		
NB2+Dry+Af		3	224.4	6.5	0.01		

the 'all swans' category (Table 5). Independently, all retained environmental factors positively influenced swan presence, but NB2 × PI2 had the opposite effect, meaning that PI2 negatively affected the relationship (i.e. decreased the value of the positive slope) between swan presence and NB2, and vice versa. Concerning families, the best model contained A in interaction with NB2. Occurrence of swan families on fishpond increased with A and NB2, but their interaction had a negative effect, implying that A negatively affected the relationship between family presence and NB2, and vice versa. For both the 'all swans' and the 'families' categories, the magnitude of the Area effect was larger than that of any other parameter included in the more parsimonious model.

The interaction of PI025 with A was included in the model selected to describe moulting sites (i.e. swan flocks, $w_i = 0.36$), the second best model included PI2 and its interaction with Area, and had similar weight of evidence ($w_i = 0.31$) (Table 4). Area had a large and positive effect, in contrast to other terms, especially interactions whose effect was negative and weak. The presence of swan families did not affect fishpond selection by moulting individuals in flocks, and therefore did not appear in the selected model.

Fishpond area was the only parameter included in all models, with a strong effect identified throughout model averaging, and its effect was therefore analysed in more detail with logistic regressions. The modelled function for the relationship between mute swan presence and fishpond

area provided a good fit to the data for 'all swans' and 'flocks' on fishponds between 0.5 and 30 ha in area. The quality of the fit then weakened on larger fishponds (Fig. 2). Fishponds smaller than 10 and 30 ha had little chance of being selected by all swans or swans in flocks, respectively. The likelihood of occupancy increased with fishpond area for both categories. The quality of the fit was satisfactory between 0.5 and 20 ha for swan families, but was increasingly poor for increasingly large fishponds. The curve had a more linear shape for swan families than for the other two swan categories.

Spatial autocorrelation

There was some evidence of a non-random distribution of fishpond sizes over the landscape. Fishponds of similar size were more likely to be clumped, as shown by the positive (though relatively weak: < 0.1) and statistically significant value of the Moran's I coefficient within a 5 km radius. The value of that coefficient decreased gradually with distance (Fig. 3). We failed to demonstrate spatial autocorrelation within a larger radius (5 to 15 km), but significant negative spatial autocorrelations were found for distances superior to 15 km, although Moran's I coefficient was small. No strong evidence of spatial autocorrelation could be demonstrated on the residuals from models selected to describe the repartition of the 'all swans', 'flock' and 'families' categories according to fishpond characteristics every year (Fig. 4).

Table 5. Model-averaged parameter estimates, standard-errors and 95% confidence intervals of the variables present in models with $\Delta AIC \leq 2$ (Table 4), to explain fishpond selection by swans during summer and winter.

			Estimate	SE	95% CI	
					Upper	Lower
Summer	all swans	A	0.138	0.008	0.152	0.123
		PI2	0.046	0.012	0.070	0.022
		NB2	0.040	0.007	0.054	0.027
		PI2×NB2	-0.001	2.560×10^{-4}	-5.692×10^{-4}	-0.002
	families	A	0.206	0.028	0.261	0.151
		NB2	0.049	0.009	0.067	0.031
		A×NB2	-0.003	0.001	-0.002	-0.004
	flocks	A	0.252	0.067	0.383	0.121
		PI025	0.093	0.053	0.197	-0.011
		PI2	0.029	0.020	0.069	-0.011
		A×PI025	-0.003	0.002	0.001	-0.007
		A×PI2	-0.001	0.001	4.393×10^{-4}	-0.003
Winter	all swans	Af	0.044	0.009	0.062	0.026
		Dry	0.577	0.261	1.089	0.065
		NB2	0.024	0.013	0.049	-0.001
		PI2	0.007	0.009	0.024	-0.011
		Dry×Af	0.027	0.013	0.052	0.002
		PI2×NB2	-1.999×10^{-4}	1.984×10^{-4}	1.890×10^{-4}	-0.001
	flocks	Af	0.040	0.021	0.080	-0.001
		Dry	0.447	0.687	1.794	-0.899
		NB025	0.104	0.062	0.226	-0.019
		Dry×Af	0.057	0.025	0.106	0.008

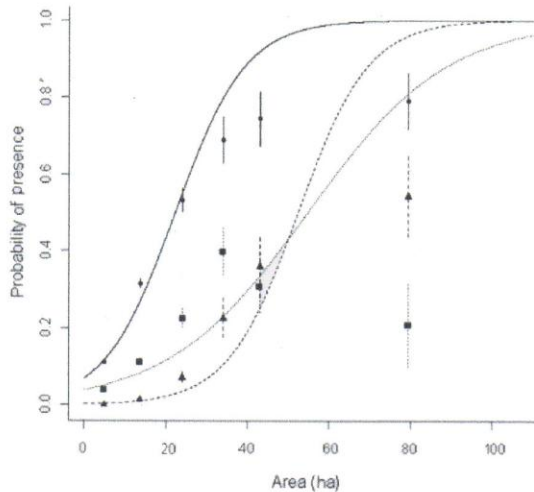


Figure 2. Logistic regression of mute swan presence ('all swans': circles and plain curve; 'families': squares and dotted curve; 'flocks': triangles and dashed curve) with their standard error on fishpond area for all summer observations. The model has been applied only to fishpond area without considering other spatial parameters.

Winter

A minimum of 133 fishponds were flooded during winter visits, hence were available to swans, but this number varied over counts (Table 6). Fishponds were frozen during two counts (Dec 2: 23.1% ± 37.7 of flooded area was frozen; Feb 1: 29.9% ± 38). At the end of the study period, the 'all swans' category had been detected on 112 different fishponds, and flocks on 26 different fishponds. Swans were not always detected on the same fishponds.

For the 'all swans' category, the more parsimonious model included NB2, plus Dry and its interaction with Af (Table 4). Af had the larger effect, which was positive, in addition to the effect of Dry and their interaction (Table 5). For the 'flocks' category, Af and its interaction with Dry appeared in the most parsimonious model (Table 4). The interaction term was the only parameter with a statistically significant (and positive) effect on swan flocking (Table 5).

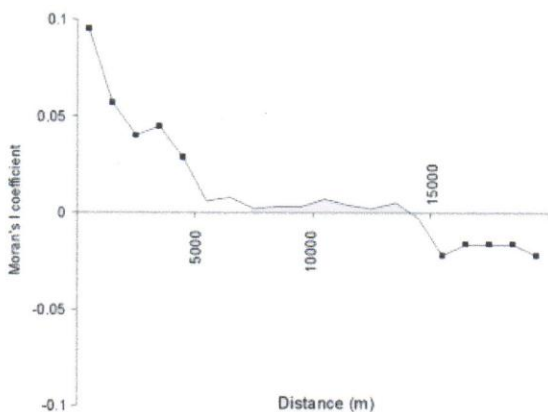


Figure 3. Correlogram of Moran's I coefficient for fishpond area, i.e. changes of this coefficient over classes of distances. A square indicates significant coefficients where appropriate.

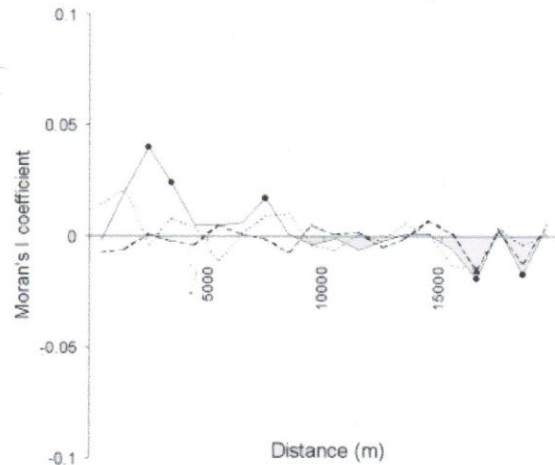


Figure 4. Correlograms of Moran's I coefficient calculated on residuals from the best-selected model to explain the presence of the 'all swans' (circles and plain curve), 'families' (squares and dotted curve) and 'flocks' (triangles and dashed curve) for 2003. Circles (for 'all swans') and triangles (for 'flocks') indicates when coefficient are significant. Correlograms for other years are similar (not shown).

As for the summer data, the logistic regressions for the presence of 'all swans' and 'flocks' relative to fishpond area are presented in Fig. 5. The presence of the 'all swans' category was correctly predicted by the regression between 0.5 and 30 ha, while fit quality weakened on larger fishponds. Occurrence likelihood by 'all swans' increased quickly with fishpond size, with sites over 10 ha being highly likely to be used during winter. The probability of swan flock presence was also adequately predicted (and was predicted to be low) from 0.5 to 20 ha, while the prediction was not as good for fishponds over 20 ha, although the likelihood of such fishponds to be visited by swan flocks was higher.

Fishpond drainage the previous summer increased attractiveness for swan flocks compared to fishponds that had been flooded throughout the year. In general, mute swans use of fishponds also differed between cultivations practiced on dried fishponds (Fig. 6). Mute swans preferentially used fishponds that got dried the summer before than those that remained flooded. Among dried fishponds, no statistically significant differences in preference could be detected between non-cultivated, cultivated in maize and cultivated other than in maize fishponds (all swans: $\chi^2 = 0.64$, DF = 2, p-value > 0.05; swan flocks: $\chi^2 = 2.59$, DF = 2, p-value > 0.05).

Discussion

Mute swan distribution over a fishpond mosaic landscape was influenced by individual fishpond characteristics (i.e. area), the environment surrounding fishponds (i.e. number of fishponds within varying distances and relative isolation), individual bird requirements (breeding versus non-breeding) and the effect of habitat management on available food resources (drainage and cultivation versus permanent flooding), all combining to affect the likelihood of bird presence, with varying effects over seasons.

Table 6. Number of fishponds monitored every two weeks from December 2006 to the beginning of March 2007 where we detected mute swans ('all swans' and 'flocks' categories). The same 165 fishponds were monitored throughout the study period.

	Dec-1	Dec-2	Jan-1	Jan-2	Feb-1	Feb-2	Feb-3	Mar-1
Flooded fishponds (>10% of total area flooded)	133	144	148	150	151	156	151	145
All swans	29	42	53	52	54	50	56	56
Flocks	15	12	12	11	7	12	7	7

At the scale of the region, the summer population was concentrated in sub-areas with numerous or poorly isolated fishponds (hypothesis 2). Within such subregions birds selected medium (10–30 ha) to large waterbodies (> 30 ha), as expected (hypothesis 1). During winter, fishpond drainage and cultivation during the previous summer as well as fishpond area explained most of the population distribution process. Fishpond drainage status was important because food availability, and therefore fishpond quality, differed drastically between fishponds that were flooded during the previous season (where only macrophyte dormancy organs were available the next winter) and those that got dried and subsequently cultivated (where swans could also rely on abundant crop remains). Consequently, the physical structure of fishponds and their surrounding landscape (i.e. number, and isolation) played a minor role in determining swan distribution on winter months (hypothesis 3). This may also explain why the effect of fishpond area on flock presence was weaker in winter compared to summer. This result suggests a strong dependence of winter flocks on patch quality.

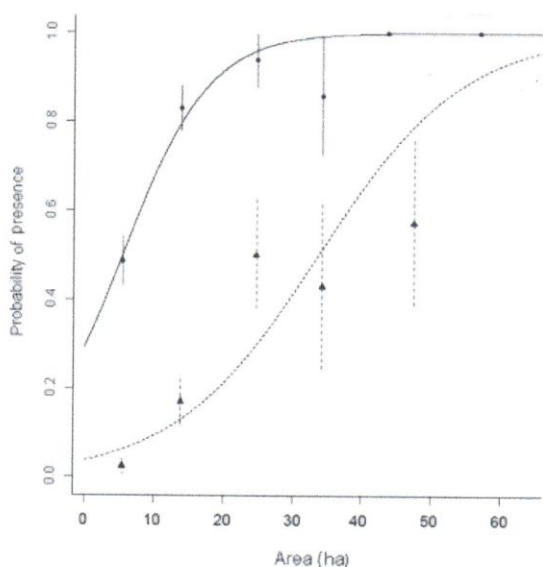


Figure 5. Logistic regression of swan presence ('all swans': circles and plain curve; 'flocks': triangles and dashed curve) with their standard error on fishpond area for all winter observations. Note that the relationship is here illustrated through fishpond area (A), not fishpond flooded area (Af) as in the models, because the latter is a more dynamic variable which may change over the course of the winter for a given fishpond. The model has been applied only to fishpond area without considering other spatial parameters.

Breeding status of birds also affected the fishpond selection process. Subadults and adults (i.e. flocks) which failed to breed have a preference for the larger waterbodies (> 30 ha) within subregions where fishponds are poorly isolated. This may allow birds to be faithful to the same subregion over successive summers, since they are likely to find an adjacent alternative moulting site if the waterbody they used the previous year is drained. Such moulting site fidelity has already been demonstrated for Brant *Brania bernicla* (O'Briain et al. 1998) and Steller's eider *Polysticta stelleri* (Flint et al. 2000).

Breeding birds considered the environment at a broader scale when selecting patches, and breeding occurred preferentially in subregions with either a great number of sites, or on medium to large fishponds. This explains the more linear trend of the logistic function between likelihood of occurrence and fishpond area for breeding as opposed to non-breeding birds, the latter showing a more sigmoid function. Non-breeders may completely avoid fishponds under a threshold area, therefore leading to a logistic curve that approximates a step function. Conversely, breeders may accept using a fishpond of smaller size, if this is within a favourable subregion (i.e. surrounded by numerous waterbodies). Such a pattern may be explained by swans being both philopatric (Spray et al. 2002 in Rowell and Spray 2004) and territorial (Conover and Kania 1994). They are therefore likely to come back to the same breeding area year after year, but may have to switch to local alternative fishponds within the subregion if their natal site is already occupied by a breeding pair, or unavailable because of drainage. The weaker dependence of breeding birds on patch size is likely due to more limited food requirements of a swan family than a swan flock.

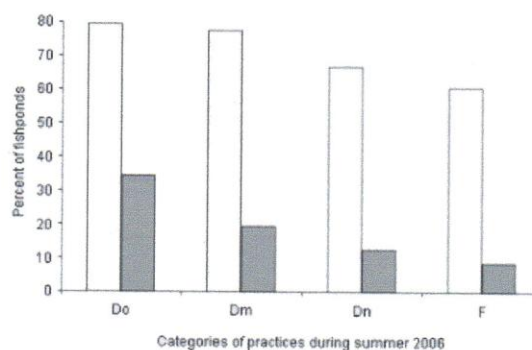


Figure 6. Percentage of fishponds where the 'all swans' category (white columns) and swan flocks (grey columns) were detected at least once during winter 2006–2007, depending on cultivation practices the summer before (Do: dry and cultivated with other cereals, Dm: dry and cultivated with maize, Dn: dry and not cultivated, F: flooded).

The presence of a family did not negatively affect the presence of bird flocks, because such moulting flocks are usually on larger sites, where resources are likely large enough to accommodate some swan families as well (hypothesis 4).

In complex habitats, species population dynamics depend upon the distribution of individuals on habitats as well as habitat-specific demographic rates, so that when habitat availability is reduced, mobile animals should use the remaining areas (Pulliam and Danielson 1991). The mute swan population in the Dombes is certainly not large enough to force breeding and non-breeding birds to coexist on the smaller fishponds, where territorial behaviour of the breeders could be a limiting factor in the presence of moulting birds, generating strong despotic distribution. The selection process described here is therefore liable to change depending on future population demography. If swan numbers were to increase in the coming years, the sites currently used may no longer be sufficient for all birds, so some birds may spread over other fishponds (smaller and more isolated). In the present case, it was not possible to detect inter-annual differences in the best models to explain swan presence. A more precise examination of temporal patterns in habitat selection by swans may require a specific study in the future over a longer time frame, through extinction/colonization processes in the landscape, as proposed by MacKenzie et al. (2003).

Wintering flocks occurred on fishponds (> 20 ha), preferentially those that got re-flooded after summer drainage. Cultivation type did not affect swan selection, which may indicate that crop type would be more likely to influence swan length of stay (number of swan-days) than swan single presence. Because waste grains represent a high energetic source both in terms of quality and quantity, it is expected that mute swans will maximize their net intake rate by preferentially staying on previously cultivated fishponds, until density-dependent processes lead to intake rate being similar to that in other patches, following the marginal value theorem (Charnov 1976). Nevertheless, swans already use in winter fishponds that remained flooded (and hence not cultivated) the previous summer. This may be due to swans also relying on macrophyte abundance (e.g. rhizomes or seeds), though this is difficult to quantify. The fact that some fishponds were underused given their size (see the gap between observed and predicted use in Fig. 2 and 5 for the largest fishponds) may be partly due to disturbance (hunting during winter), as well as food and nesting sites availability in these waterbodies. Rhizome availability in fishponds during spring migration has indeed been demonstrated to affect trumpeter swan *Cygnus buccinator* presence in Alberta (La Montagne et al. 2003).

In view of bird requirements for subregions with particular spatial characteristics, a greater spatial autocorrelation than the one observed would have been expected (hypothesis 5). Just like intraspecific segregation and selection processes by mute swans described above, the autocorrelation rate of swan distribution may also change in the future depending on population demography. The current swan population may not be large enough to create proper cores of presence. It would therefore be appropriate to study how spatial autocorrelation varies over time over longer periods, as suggested by Koenig and Knops (1998).

Results of this study provide insight into how herbivorous waterbird populations select resources within a fishpond complex, which may also be applied to ducks and particularly coot *Fulica atra*. Indeed, during the breeding period, preferential use of the same fishponds by mute swan pairs and by coots *Fulica atra* has already been demonstrated (Gayet in press). However, it should be kept in mind that not all species react in the same way to habitat configuration, as demonstrated for some forest birds by Villard et al. (1999). As opposed to the more traditional single site-oriented management and conservation procedures, the present study suggests that the scale of the patch itself may not be appropriate to understand the way waterbird populations behave and spread in such wetlands. As suggested by Haig et al. (1998), studies and conservation efforts should hence also consider connections between subunits to improve our understanding of the use and the importance of wetlands for waterbird communities.

In the Dombes region, the Mute swan is generally considered to have a negative impact on other waterfowl (through territorial behaviour) and on macrophytes (through grazing). However, any general impact demonstrated over a broad scale in such wetlands (e.g. decline of duck brood numbers, rarefaction of some macrophyte communities, eutrophication) should be considered with caution. Indeed, the way mute swans spread within specific subregions and use a limited number of fishponds implies that their potential impact should be limited in space if anything, so that broad ecological problems should not entirely be attributable to the swans. On the contrary, if mute swans cause any damage, this should be concentrated within some subregion, on few sites, over the long term. This may imply that the local plant or bird communities may hardly be able to compensate local swan macrophyte depletion or swan territoriality if they occur.

Acknowledgements – We deeply thank the Conseil Général de l'Ain, the Direction Régionale de l'Environnement Rhône-Alpes, the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain (FDC Ain), the Fédération Nationale des Chasseurs and the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) for their financial support. We are grateful to the landowners and to observers that conducted field survey (Service départemental de l'Ain, Direction Régionale de l'ONCFS, Direction des Etudes et de la Recherche de l'ONCFS, Fondation Vérots, students and secretaries). We also thank Daniel Rousset (FDC Ain), Laurence Curter, Dominique Bellette, Laurence Henry and Sandrine Ruelle (ONCFS) for their help with this study, Anne-Laure Brochet and Clément Calenge for their help with the statistical analyses as well as Steven Larcombe who helped us improving an earlier version of the manuscript.

References

- Aldridge, C. L. and Boyce, M. S. 2008. Accounting for fitness: combining survival and selection when assessing wildlife-habitat relationships. – *Isr. J. Ecol. Evol.* 54: 389–419.
- Benmergui, M. et al. 2005. L'expansion du Cygne tuberculé en Dombes. – *Faune Sauvage* 266: 22–28, in French.
- Bolker, B. M. et al. 2008. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. – *Trends Ecol. Evol.* 24: 127–135.

- Boulinier, T. et al. 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. – *Ecology* 82: 1159–1169.
- Brown, M. and Dinsmore, J. J. 1986. Implications of marsh size and isolation for marsh bird management. – *J. Wildlife Manage.* 50: 392–397.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretical approach, 2nd ed. – Springer.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. – *Theor. Popul. Biol.* 9: 129–136.
- Conover, M. R. and Kania, G. S. 1994. Impact of interspecific aggression and herbivory by mute swans on native waterfowl and aquatic vegetation in New England. – *Auk* 11: 744–748.
- Cox, D. R. 1972. Regression models and life-tables. – *J. R. Stat. Soc.* 34: 187–220.
- Dormann, C. F. 2007. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. – *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 129–138.
- Flint, P. L. et al. 2000. Annual survival and site fidelity of Steller's eiders molting along the Alaska peninsula. – *J. Wildlife Manage.* 64: 261–268.
- Gayet, G. et al. Are mute swans (*Cygnus olor*) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, eastern France. – *J. Ornithol.*, in press.
- Gustafson, E. J. and Parker, G. R. 1994. Using an index of habitat patch proximity for landscape design. – *Landscape Urban Plan.* 29: 117–130.
- Haig, S. M. et al. 1998. Avian movements and wetland connectivity in landscape conservation. – *Conserv. Biol.* 12: 749–758.
- Hu, P. et al. 1998. Estimating the parameters in the Cox model when covariate variables are measured with error. – *Biometrics* 54: 1407–1417.
- Johnson, C. J. et al. 2006. Resource selection functions based on used-availability data: theoretical motivation and evaluation methods. – *J. Wildlife Manage.* 70: 347–357.
- Koenig, W. D. and Knops, J. M. H. 1998. Testing spatial autocorrelation in ecological studies. – *Ecography* 21: 423–429.
- Kurki, S. et al. 2000. Landscape fragmentation and forest composition grouse breeding success in boreal forests. – *Ecology* 81: 1985–1997.
- La Montagne, J. M. et al. 2003. Characteristics of ponds used by trumpeter swans in a spring migration stopover area. – *Can. J. Zool.* 81: 1791–1798.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? – *Ecology* 74: 1659–1673.
- Lin, D. Y. and Wei, L. J. 1989. The robust inference for the Cox proportional hazards model. – *J. Am. Stat. Ass.* 84: 1074–1078.
- MacKenzie, D. I. et al. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. – *Ecology* 84: 2200–2207.
- Manly, B. F. J. et al. 2002. Resource selection by animals: statistical analysis and analysis for field studies. – Kluwer.
- Moilanen, A. and Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. – *Ecology* 79: 2503–2515.
- Mönkkönen, M. and Forsman, J. T. 2002. Heterospecific attraction among forest birds: a review. – *Ornithol. Sci.* 1: 41–51.
- O'Briain, M. et al. 1998. Breeding, moulting, and site fidelity of Brant (*Branta bernicla*) on Bathurst and Seymour Islands in the Canadian High Arctic. – *Arctic* 51: 350–360.
- Paracuellos, M. and Telleria, J. L. 2004. Factors affecting the distribution of a waterbird community: the role of habitat configuration and bird abundance. – *Waterbirds* 27: 446–453.
- Pulliam, H. R. and Danielson, B. J. 1991. Sources, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. – *Am. Nat.* 137: 50–66.
- Rangel, T. F. L. V. B. et al. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. – *Global Ecol. Biogeogr.* 15: 321–327.
- Ritchie, M. E. 1998. Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. – *Evol. Ecol.* 12: 309–330.
- Rittenhouse, T. A. et al. 2009. Survival costs associated with wood frog breeding migrations: effects of timber harvest and drought. – *Ecology* 90: 1620–1630.
- Rowell, H. and Spray, C. 2004. Mute swan *Cygnus olor* (Britain and Ireland population) in Britain and Northern Ireland 1960–1961–2000–2001. Waterbird Review Series 77. – The wildfowl and Wetlands Trust/Join Nature Conservation Committee, Slimbridge.
- Senft, R. L. et al. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. – *Bioscience* 37: 789–799.
- Spray, C. J. et al. 2002. The migration Atlas: movements of the birds of Britain and Ireland. London. Wernham, C. V. et al. (eds). – T & A D Poyser.
- Stamps, J. A. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. – *Am. Nat.* 131: 329–347.
- Tableman, M. and Kim, J. S. 2004. Survival analysis using S. Analysis of time-to-event data. – Chapman et Hall/CRC.
- Thomas, D. L. and Taylor, E. J. 2006. Study designs and tests for comparing resource use and availability II. – *J. Wildlife Manage.* 70: 324–336.
- Villard, M. A. et al. 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. – *Conserv. Biol.* 13: 774–783.
- Wilson, T. L. et al. 2009. Relative importance of habitat area and isolation for bird occurrence patterns in a naturally patchy landscape. – *Landscape Ecol.* 24: 351–360.

Appendix 1. Models describing fishpond selection by mute swans during summer. Models are ranked according to their AIC weight. K: number of parameters in models, individual terms of interaction included. NB2 – NB025: number of fishponds within a radius of 2 km – 0.25 km around fishpond, PI2 – PI025: proximity index calculated within a radius of 2 km – 0.25 km around fishpond, A: fishpond area. For flocks: Family: presence of breeding birds (i.e. cygnets).

	Model	K	AIC	ΔAIC	w _i
All swans	A+PI2×NB2	4	4809	0	0.88
	A×NB2	3	4813	4	0.12
	A+NB2	2	4824	15	0
	A×NB025	3	4832	23	0
	A+PI025×NB025	4	4833	24	0
	A×PI2	3	4835	26	0
	A×PI025	3	4843	34	0
	A+PI2	2	4845	36	0
	A+NB025	2	4848	39	0
	A+PI025	2	4851	42	0
	A	1	4853	44	0
	NB2	1	5165	356	0
	PI025	1	5187	378	0
	PI2	1	5193	384	0
	NB025	1	5200	391	0
	Null	1	5259	450	0
	Families	A×NB2	2	2920	0
A×NB025		2	2923	3	0.18
A×PI2		3	2935	15	0
A×PI025		2	2939	19	0
A+PI2×NB2		1	2941	21	0
A+NB2		1	2946	26	0
A+PI025×NB025		1	2952	32	0
A		3	2955	35	0
A+PI2		1	2956	36	0
A+PI025		1	2957	37	0
A+NB025		1	2957	37	0
NB2		3	3040	120	0
PI025		4	3059	139	0
PI2		2	3060	140	0
NB025		3	3063	143	0
Null		4	3077	157	0
Flocks		A×PI025	3	923	0
	A×PI2	3	924	1	0.31
	A+PI025×NB025	4	926	3	0.1
	A×NB2	3	927	3	0.07
	A+NB2	2	928	5	0.03
	A×Family+PI025×NB025	6	929	5	0.02
	A+PI2×NB2	4	929	6	0.02
	A×Family+PI2×NB2	6	929	6	0.02
	A×NB025	3	929	6	0.02
	A+PI025	2	930	7	0.01
	A+PI2	2	930	7	0.01
	A×Family+NB2	4	931	8	0.01
	A+NB025	2	932	8	0.01
	A	1	932	9	0
	A×Family+PI025	4	932	9	0
	A×Family+PI2	4	933	10	0
	A+Family	2	934	11	0
	A×Family+NB025	4	934	11	0
	A×Family	3	935	12	0
	NB2	1	980	57	0
	PI025	1	981	58	0
	NB025	1	984	60	0
	PI2	1	985	62	0
	Null	1	993	70	0
	Family	1	995	71	0

Appendix 2. Models of fishpond selection by mute swans during winter. Models are ranked according to their AIC weight. K: number of parameters in models, individual terms of interaction included. Parameters as in appendix 1 except Af: area flooded, Ai: area taken in iced, Dry: drainage status (yes/no) during summer 2006.

	Model	K	AIC	ΔAIC	w _i
All swans	NB2+Dry×Af	4	977.5	0	0.26
	Af×Dry+PI2×NB2	6	978.1	0.7	0.18
	NB025+Dry×Af	4	979.6	2.2	0.09
	NB2+Dry+Af	3	979.9	2.4	0.08
	Af+Dry+PI2×NB2	5	980.1	2.6	0.07
	Dry×Af	3	980.1	2.6	0.07
	NB2×Af	3	980.2	2.7	0.07
	Af×Dry+PI025×NB025	6	980.7	3.3	0.05
	PI2+Dry×Af	4	982.0	4.5	0.03
	PI025+Dry×Af	4	982.0	4.5	0.03
	Dry+Af	2	982.0	4.5	0.03
	Af+Dry+PI025×NB025	5	982.2	4.7	0.02
	NB025+Dry+Af	3	982.2	4.8	0.02
	PI025+Dry+Af	3	983.6	6.1	0.01
	PI2+Dry+Af	3	984.0	6.5	0.01
	PI025×Af	3	993.3	15.8	0
	NB2+Af	2	997.8	20.3	0
	NB025×Af	3	998.4	20.9	0
	Af	1	998.7	21.2	0
	PI2×Af	3	999.1	21.6	0
	Af+PI2×NB2	4	999.2	21.7	0
	NB025+Af	2	999.6	22.2	0
	Ai+Af	2	999.7	22.3	0
	PI025+Af	2	1000.0	22.5	0
	Af+PI025×NB025	4	1000.2	22.7	0
	PI2+Af	2	1000.3	22.8	0
	Ai×Af	3	1000.3	22.9	0
	NB2	1	1029.6	52.2	0
	PI025	1	1030.9	53.4	0
	NB025	1	1031.9	54.4	0
	Dry	1	1034.6	57.2	0
	PI2	1	1038.5	61.1	0
	Null	1	1041.2	63.8	0
Ai	1	1043.0	65.5	0	
Flocks	NB025+Dry×Af	4	217.9	0	0.37
	Dry×Af	3	219.4	1.5	0.18
	Af+Dry+PI2×NB2	5	220.8	2.9	0.09
	NB2+Dry×Af	4	221.1	3.2	0.08
	PI2+Dry×Af	4	221.2	3.3	0.07
	PI025+Dry×Af	4	221.3	3.4	0.07
	NB025+Dry+Af	3	222.1	4.2	0.04
	Dry+Af	2	222.6	4.7	0.04
	PI025+Dry+Af	3	224.4	6.5	0.01
	NB2+Dry+Af	3	224.4	6.5	0.01
	PI2+Dry+Af	3	224.5	6.6	0.01
	Af×Dry+PI025×NB025	6	225.0	7.1	0.01
	Af×Dry+PI2×NB2	6	225.4	7.5	0.01
	NB025×Af	3	225.8	7.9	0.01
	NB2×Af	3	227.3	9.3	0
	Af+Dry+PI025×NB025	5	227.9	10.0	0
	PI025×Af	3	231.4	13.5	0
	PI2×Af	3	234.3	16.4	0
	Af	1	235.7	17.8	0
	NB025+Af	2	236.2	18.3	0
	PI025+Af	2	237.3	19.4	0
	Af+PI025×NB025	4	237.4	19.5	0
	Ai×Af	3	237.5	19.6	0
	PI2+Af	2	237.5	19.6	0

(Continued)

Appendix 2. (Continued).

	Model	K	AIC	Δ AIC	w_i
Flocks	NB2+Af	2	237.7	19.7	0
	Af P12×NB2	4	240.2	22.3	0
	NB025	1	254.1	36.2	0
	P1025	1	254.3	36.3	0
	Dry	1	256.4	38.5	0
	NB2	1	257.2	39.3	0
	P12	1	258.1	40.1	0
	Null	1	261.3	43.4	0
	Ai	1	261.6	43.7	0

Article 2 : Mute swans (*Cygnus olor*) seasonal stay on fishponds over the annual cycle.

GAYET G., GUILLEMAIN M., MESLEARD F., FRITZ H., CURTET L., BROYER J.

En préparation.



ABSTRACT

Capsule: Patterns of fishpond use intensity by Mute Swan *Cygnus olor* did not differ markedly between seasons, though individual fishponds were not repeatedly used by swans to the same extent over seasons.

Aims: To assess how swan stay patterns on fishponds vary over the year, if swan stay over a given fishpond differed between seasons, and to determine the factors responsible for potential differences.

Methods: Fishpond use (swan stay) was measured over 114 fishponds in the Dombes region, Eastern France. The effect of winter and summer resource availability as well as fishpond spatial configuration were considered as covariates.

Results: Birds responded both to fluctuating habitat properties and to their own requirements over the year. Fishpond area played a major role on swan stay. Food resources, i.e. crop remains and macrophytes, affected swan stay during winter and summer, respectively.

Conclusions: Different scenarios of food depletion by this expanding species may be formulated to predict their future distribution. Implications of these results for other wildfowl species (both migratory or semi-sedentary) are discussed, given the important role played by fishpond regions like the Dombes as a breeding or staging area for these birds.

INTRODUCTION

Species-specific requirements and environmental conditions both affect wildlife habitat selection processes throughout the year. In birds, many studies have dealt with waterfowl habitat selection during non-breeding period. Current knowledge underlines the combined roles of habitat patch size, resource availability and human disturbance on waterfowl habitat selection processes (see Tuite *et al.* 1984, Bell *et al.* 1997, Evans & Day 2001, Rees *et al.* 2005, Brochet *et al.* 2009, Fouque *et al.* 2009). During the non-breeding period, the gregarious behaviour of most waterfowl species (Owen & Black 1990), combined with heterogeneous resource availability, imply that individuals should be concentrated over space, generating flocks on the best quality sites, and concerns about which areas should better be preserved to provide optimum conditions to these species. The factors driving waterfowl stay during the breeding period have also been studied, though to a lesser extent, while the factors driving waterfowl stay in spring and autumn remain largely unexplored (see Arzel *et al.* 2006).

In any case, waterfowl habitat selection studies would benefit from approaches over several seasons, as pointed out by (MacKenzie *et al.* 2006). For waterfowl, such multiple season studies are often prevented by the migratory behaviour of most species. Among them, more sedentary populations are particular cases, but the way they select and use habitat patches over the year still has been poorly documented. Studying habitat use by sedentary waterfowl species may provide valuable information for themselves, but could also be relevant for either wintering or breeding populations of more migratory species (e.g. for wetland management). This should be of increasing importance over the coming years since some waterbirds may gradually lose their migratory behaviour due to human activities (e.g. winter foraging on cereal crops), climate change (global warming) or natural developments in ecosystems (e.g. natural successions, disease outbreaks) (Fiedler 2003). Furthermore, understanding how waterfowl stay on habitats over time is of prime interest given the impact large bird concentrations and repeated waterfowl use may have on the natural habitats. Indeed, several mechanisms are known to result from extended waterfowl stay: food resource depletion (Esselink *et al.* 1997, Tatu *et al.* 2006), nutrient loading (Post *et al.* 1998), transmission of avian influenza viruses (Olsen *et al.* 2006) or damages to crops (Loonen & De Vries 1995).

Fishpond regions of Western Europe and their mute swan (*Cygnus olor*) populations provide adequate environmental contexts to explore habitat use processes by waterfowl over the annual cycle. Indeed, habitat patches vary a lot over time and differ markedly over space

in fishpond regions. They are also clearly spatially-delimited, allowing to easily assess waterfowl stay on individual ponds. Moreover, mute swans have *a priori* a sedentary behaviour, allowing to study their seasonal use of fishponds independently from massive arrival or departure of conspecifics. Solving the controversy over Mute swan in France (where it is both protected and suspected of damaging macrophyte beds), requires more detailed knowledge on their habitat use over time. Finally, inland freshwater fishponds play a key role for many breeding and migratory waterfowl populations. Mute swans stay may potentially be used as a proxy for other waterfowl, especially other herbivores like Coot (*Fulica atra*) and some ducks (e.g. Red-crested Pochard *Netta rufina*), given their shared preferences for the same sites during the breeding period (see Gayet *et al.* in press).

We already demonstrated in a previous study that swan presence depends on the birds' breeding status, fishpond size and aquatic environment (fishponds number and isolation) at different scales during summer and winter (Gayet *et al.* in press). Under 10 ha, fishponds were unlikely to be used by swans. A supplementary effect of resource availability was identified during winter. According to these preliminary results, we here expand the study to the whole annual cycle and aim at determining (1) if swan stay (rather than single presence) differs between seasons on a sample of fishponds, i.e. if the proportions of the fishpond sample that are used intensively, moderately or extensively are similar over seasons. Mute swans are gregarious throughout the year, except during the breeding period when breeders get territorial (Cramp *et al.* 1986). In addition, there are presumably strong differences in fishpond carrying capacity owing to agricultural practices when these are drained in summer (see below). We therefore expected a clear contrast in the pattern of swan use intensity between seasons, with a few sites heavily used and many sites lightly used during the swan's most gregarious periods (summer to winter), as opposed to a more even distribution of fishponds over use intensity classes during the rest of the year (spring).

We also assessed (2) if swan stay varies for a given fishpond over the year (or, conversely, if the level of use remains relatively stable for a given fishpond throughout the year). Fishpond use is expected to vary over time, according to the fluctuating nature of such environments and of swan behaviour over time.

Finally, we aimed at determining (3) the factors that drive swan stay on fishponds. It was especially expected that swan stay may increase with fishpond size and be affected by the aquatic environment just as swan presence does, swans being attracted to sites with more abundant food (i.e. flooded sites with macrophyte beds for summer, and previously dried and cultivated sites for winter).

METHODS

Study area

This study took place in the Dombes, in the Département of the Ain (Eastern France - 45°57'N, 05°02'E). The Dombes is one of the largest fishpond regions in France (1,450 fishponds spread over 1,600 km², average area = 7.3 ha ± 0.2 ha (SE)). One quarter of the fishponds have an area over 10 ha. The particularity of this region lies in the regular use of fishponds as arable lands (either cultivated or not). From September to March, fishpond status varies a lot due to temporary emptying of flooded fishponds for fishing, and due to re-flooding of previously dried fishponds. During spring and summer, fishpond status remains constant (i.e. either flooded or dried).

Fishpond sample

The sample consisted in 106 fishponds selected after their area and agricultural cultivations. We selected sites whose area was over 10 ha (average area = 18.1 ha ± 0.8 ha (SE)), as swans preferentially use fishponds above this size threshold. Note that we avoided larger sites (>50 ha), as they are rare in the Dombes, and thus represent rare cases (n=15 out of 1,450). Concerning agricultural cultivation types, 64 fishponds were flooded and 42 fishponds were dried during summer 2007 (of which 11 were non-cultivated, 20 were cultivated with maize and 11 were cultivated with other cereals).

Starting in early December 2007, fishponds were monitored over one year, i.e. until late November 2008. 17 of the 106 fishponds got dried during summer 2008. The sample was therefore unbalanced in favour of 2008-flooded fishponds during autumn 2008. We hence added eight 2008-dried fishponds to our sample for the autumn 2008 sample.

Swan stay

A unique observer (GG) visited fishponds every second week. During each visit, he estimated the flooded area with a 10% interval and counted swans (adults and cygnets) on each fishpond. To measure swan stay, we computed swan.days, using (Desnouhes *et al.* 2003) formula for geese:

$$\sum_{i=1}^n swans_i + (((swans_i + swans_{i+1})/2) * (date_{i+1} - date_i - 1))$$

where n is the number of monitoring sessions, swans is the number of birds and i is for date. Swan.days were calculated per season, which divided the annual cycle into four three-

months periods. Seasons were here related both to fishpond management and swan biological cycle rather than the traditional season dates. From March to May (“spring”), swan pairs establish breeding territories whereas subadults spread over fishponds. From June to August (“summer”), non-breeding subadults and adults which failed breeding flock on moulting sites while breeding swans with cygnets still remain on the breeding sites. From September to November (“autumn”) swan families leave their breeding territories to flock with conspecifics. In the autumn swans are hence gregarious as they are during “winter” (December to February), when larger flocks are expected to occur. To compare seasonal patterns of fishpond use intensity (question 1), we standardized swan.days on sites by fishpond size, obtaining swan.days/ha. For the rest of the analyses (question 2 and 3) we assessed how stay vary over seasons according to covariates, and we used swan.days. Note that we ensured that swan.days and swan.days/ha were highly correlated for each season (not shown).

Fishpond environmental covariates

The first set of environmental covariates described fishpond spatial configuration. We measured fishpond area (“AREA”, in ha) in addition to the number of fishponds within short (250m, termed “NB250”) and longer (2km, termed “NB2000”) distance. Such distances describe the proximate and the remote aquatic environment of fishponds, and distances were selected so as to avoid strong multicollinearity between measured values. We also measured fishponds isolation using a proximity index (Gustafson & Parker 1994) at the same distances than NB (termed “PI250” and “PI2000”). The proximity index was calculated as the sum of the ratios of fishpond sizes and distances within the considered radius.

The second set of environmental covariates considered food resources available to mute swans. During autumn and winter, there is a strong contrast of resource availability depending on recent fishpond management history. Indeed, previously dried fishponds provide waste grains or natural seeds easy available to swans compared to natural macrophyte dormancy organs (seeds, tubers, rhizomes) in the sediment of previously flooded fishponds. The quantity of grains available after harvest is non negligible and can represent several tens of kilograms per hectare (see e.g. with rice (Stafford *et al.* 2006)). Every season, we therefore differentiated fishponds that got dried or flooded the preceding summer (termed “HISTORY”, i.e. flooded or dried; *nota bene*: all studied fishponds were obviously flooded while being monitored, so “HISTORY” stands for the flooding history of a given fishpond; fishponds were considered for analyses within a given season only when they were actually flooded for

a sufficient part of that season, see below). During summer, aquatic macrophytes are the only resource available to swans (because even if the fishpond got dried and cultivated the previous year, potential waste grain get depleted during autumn and winter). We then estimated open water area that was covered with aquatic macrophytes during summer. This information comes from aerial photographs taken from an aircraft at the beginning of July 2008 (at the onset development of most macrophytes species and in the middle of summer). Open water area occupied by macrophytes was expressed per class of 10% (termed “MACROPHYTES”).

Statistical analyses

Every season, we considered only fishponds that had water during at least one month and an half (i.e. a minimum of three visits) for estimating swan.days. As a first step in the analyses, we determined if the distribution of fishponds among use intensity classes (swan.days/ha) differed between seasons with χ^2 tests. We next measured if swan stay (swan.days) per fishpond varied seasonally by using Friedman tests.

As a second step, we assessed the relative potential influence of fishpond covariates on swan stay (swan.days) with General Linear Models (GLM). Analyses were performed separately for each season. All parameters were included in the departure model. AREA was in interaction with HISTORY for all seasons. In addition, AREA was in interaction with MACROPHYTES for summer. PIx and NBx were included in the departure model in interaction with each other at their respective distance of 250 and 2000m (i.e. NB250*PI250 and NB2000*PI2000). This model was then simplified during a backwards-stepwise model selection procedure. Parameters whose value was not significant at $p=0.05$ were gradually removed. Swan stay derived from normality, so that values were log-transformed to meet normality criteria. We used R 2.10.1 software for all statistical analyses (R Development Core Team 2009).

RESULTS

Number of swans counted over the year

The number of fishponds with water fluctuated over seasons due to emptying or their use as arable lands. 105 fishponds had water during winter, 94 during spring, 93 during summer and 107 during autumn, and were hence available to swans each season. The maximum number of swans counted was during the last week of December (n=835 swans in total over all surveyed fishponds) (Figure 1). It was the unique visit when fishponds were

taken in ice, though icing covered only a part of most fishpond area. The number of swans counted then tended to decrease until the end of May where numbers peaked again (ca. 400 individuals), though to a more limited extent than in winter. The number of swans then re-decreased until reaching a minimum during the last week of September (n= 153 swans in total).

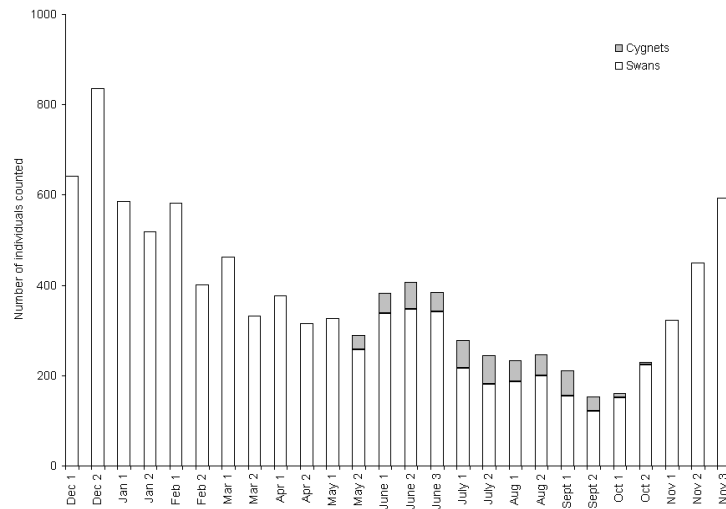


Figure 1 : Number of swans and cygnets counted every two weeks over the fishpond sample.

Flocking (defined as a group of at least 10 adult individuals observed during a minimum of two successive visits) occurred on 25 fishponds. Flocking was minimum during spring and summer (and then occurred on moulting sites), as it was recorded on only 6 sites. Flocking then occurred on 9 sites in autumn and reached its maximum during winter (14 sites). 8 fishponds were used during two seasons as flocking sites, and 2 fishponds were used as such during three seasons. Twenty-eight fishponds were used as nesting sites (i.e. swan clutches observed) and on 23 fishponds were swan families with cygnets observed during at least two successive visits. At the end of the monitoring period, fishpond use by swans remained undetected on 8 sites only.

Pattern of use intensity over seasons

Result of the χ^2 test failed to detect any difference in the distribution of fishponds over use intensity classes between seasons ($\chi^2= 6.82$, $df = 6$, $P = 0.34$) (Table 1): there was a similar share of heavily (>20 swan.days/ha), moderately (>5 swan.days/ha) and lightly (<5 swan.days/ha) used fishponds in the sample in all seasons.

Table 1 : Number of fishponds in each swan stay category (expressed in swan.days/ha) per season.

	Winter 07/08	Spring	Summer	Autumn
<5 swan.days/ha	46	39	44	59
<20 swan.days/ha	38	38	28	34
>20 swan.days/ha	21	17	21	14

Swan stay over seasons

Mean swan stay on fishponds was highest during winter (> 500 swan.days per fishpond), but inter-fishpond variations were large (Figure 2). The longest stays (> 5,000 swan.days) occurred on 3 fishponds in winter, all of which having been dried the previous summer. Without these extreme values, mean winter swan stay was close from that of the other seasons (332.4 ± 67.8 (SE)). During spring, summer and autumn, mean use and variations between fishponds were lower (average : 300 to 400 swan.days). Friedman test however indicated that swan stay per individual fishpond varied over the year (Friedman $\chi^2 = 19.02$, $df = 3$, p -value < 0.001), even when removing the three extreme winter values (Friedman $\chi^2 = 16.49$, $df = 3$, p -value < 0.001): fishponds heavily used by swans in a season were not necessarily also used heavily in another season.

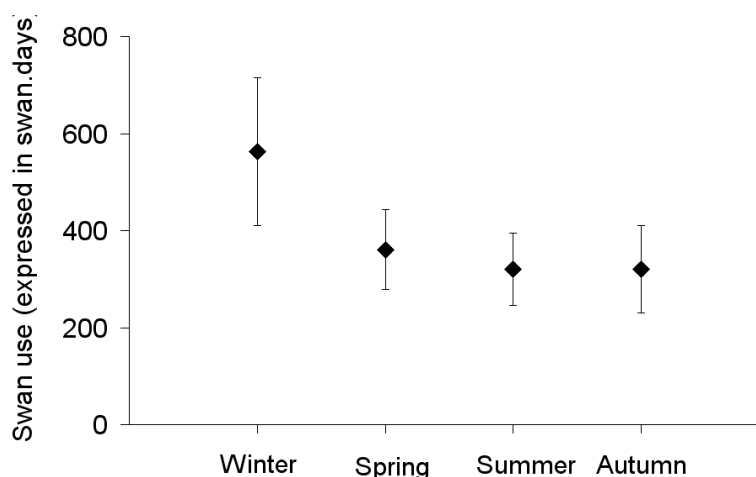


Figure 2 : Swan stay on fishponds from winter 2007/2008 to autumn 2008. Dots represent means and bars are standard-errors.

Factors affecting swan stay over seasons

For winter, the final model only included AREA and HISTORY. 13% of swan.days variations were explained by the model (Table 2). HISTORY (i.e. flooding versus non-

flooding) had a negative effect, indicating that swan stay was higher on fishponds dried the previous summer. AREA had a positive effect, indicating high swan.days values on larger fishponds. By considering only dried fishpond in a supplementary analysis testing for the kind of cultivations as a unique parameter in the GLM, we did not detect any difference in winter swan.days between fishponds that got non-cultivated, cultivated with maize or cultivated with other cereals when dried the previous summer ($F_{2,39}$: 0.13; r^2 : -0.04; p-value > 0.05).

During spring, 10% of the variance in swan stay variance was explained by the final model, which contained only AREA. Fishpond area had a positive effect on swan stay.

It was in summer that the maximum share of the variance got explained by the model ($r^2=0.39$). The final summer GLM included AREA and its interaction with MACROPHYTES, plus PI2000 and its interaction with NB2000. AREA and its interaction with MACROPHYTES had a statistically significant positive effect. Swan stay thus increased with fishpond size, especially when a large proportion of open water area was covered by aquatic macrophytes, or vice versa. PI2000 and NB2000 terms were positive and statistically significant. Their interaction had the opposite effect, meaning that swan stay increased on sites with numerous, or dense aquatic environment at a 2000m distance.

Finally, for autumn, 11% of swan stay variance was explained by the final model, which included AREA, PI250 and its interaction with NB250. AREA and PI250 had a statistically significant positive effect, but the interaction term (PI250*NB250) unbalanced the effect of PI250. Swan stay therefore increased with fishpond size or on sites which form dense and large aquatic environments, except when these were surrounded by numerous waterbodies.

Table 2 : Results of General Linear Models after a backwards stepwise selection procedure of parameters at $P=0.05$ to explain swan stay on fishponds each season. “AREA” is for fishpond size (square meters). “PIx” and “NBx” are indices of isolation and number of fishponds within a radius of 250 m and 2000 m. “HISTORY” represents the practice exerted on fishpond the previous summer (flooded versus dried). “MACROPHYTES” is the percentage of fishponds area occupied by submerged aquatic vegetation during summer.

		Estimate \pm SE	t value	P
Winter	Final model : $F_{2,102} = 8.78$; $r^2 = 0.13$; $P < 0.001$			
	Intercept	3.83 ± 0.50	7.65	***
	AREA	0.08 ± 0.02	3.29	**
	HISTORY	-1.14 ± 0.40	-2.85	**
Spring	Final model : $F_{1,92} = 11.64$; $r^2 = 0.10$; $P < 0.001$			
	Intercept	2.68 ± 0.49	5.45	***
	AREA	0.08 ± 0.03	3.41	***
Summer	Final model : $F_{6,86} = 10.59$; $r^2 = 0.39$; $P < 0.0001$			
	Intercept	-2.33 ± 1.37	-1.70	.
	AREA	0.07 ± 0.04	1.56	
	MACROPHYTES	-0.03 ± 0.02	-1.47	
	PI2000	$1.22^{e-05} \pm 4.14^{e-06}$	2.95	**
	NB2000	0.12 ± 0.03	4.32	***
	AREA*MACROPHYTES	$2.14^{e-03} \pm 9.39^{e-04}$	2.28	*
	PI2000*NB2000	$-2.91^{e-07} \pm 8.69^{e-08}$	-3.34	**
Autumn	Final model : $F_{4,102} = 4.18$; $r^2 = 0.11$; $P < 0.01$			
	Intercept	1.43 ± 0.69	2.07	*
	AREA	0.07 ± 0.03	2.28	*
	PI250	$2.13^{e-05} \pm 8.59^{e-06}$	2.48	*
	NB250	0.09 ± 0.14	0.63	
	PI250*NB250	$-2.58^{e-06} \pm 1.16^{e-06}$	-2.22	*

“***”: $p < 0.001$; “**”: $p < 0.01$; “*”: $p < 0.05$; “.”: $p < 0.1$

DISCUSSION

Swan use intensity over the annual cycle

The patterns of site use intensity by a sedentary wildfowl such as mute swan did not differ between seasons in a fishpond region: a similar share of the fishponds were heavily, moderately and lightly used, despite extreme values on a few wintering sites. Given our sampling design limited to relatively large fishponds (i.e. over 10 ha), we expected more numerous flocking sites. Such heavy use may sometimes, however, only be temporary if birds regularly switch from a fishpond to another when resources get depleted. The largest number

of flocking sites was observed during winter. Temporary stay of the same individuals over the season may explain why only 3 sites with high densities were identified. Large numbers of swans were recorded both during winter and late autumn, but variations in swan stay over seasons were of lower magnitude than expected.

Such stability in the distribution of fishponds over swan use classes may however hide relatively large intra-seasonal differences in use at the fishpond level. Indeed, small numbers of birds for long periods may result in the same use than larger numbers of birds during shorter periods. It is known in swans that some pairs remain on their breeding site throughout the year (see Scott 1984), while at the same time there could be flocks of non-breeders even in spring. These opposite and simultaneous strategies may buffer any pattern of aggregation over the year, hence making it difficult to detect any change in the distribution of fishponds over use intensity classes.

Swan stay on fishponds over seasons

Despite the above result, individual fishponds were not repeatedly used by swans to the same extent over seasons, because swans were responding to fishpond specific properties as well as being guided by their own fluctuating requirements. There were, however, some cases where flocks occurred repeatedly on the same sites over successive seasons. As a consequence, swans may exert a high grazing pressure on the food resources of such fishponds. In addition to grazing, indirect consequences associated with high waterfowl stay (e.g. nutrient loading or transmission of diseases) would be likely to accumulate over the year over such repeatedly used fishponds. Further studies on the effects of long waterfowl stay and associated biological mechanisms would be necessary.

Factors affecting seasonal swan stay

This approach based on swan stay provides new insights into habitat selection processes by swans, and corroborates their winter dependence for previously dried or large fishponds (Gayet *et al.* in press). On the one hand, swan dependence to large sites demonstrates that stay does not depend only on drought, but that swans can also select sites that remained flooded if these are large enough. In this case, swans likely rely on macrophytes dormancy organs. On the other hand, their dependence on drought is particularly illustrated here by the occurrence of higher winter swan stay on such sites. This result underlines the role of such temporarily dried wetlands for wildlife. Rice fields after harvest have a similar role for wintering wildfowl in the Mississippi Alluvial Valley (see Stafford *et al.* 2006) or in the

Central Valley of California. In this latter case, waterfowl are considered to accelerate straw decomposition, which benefits both waterfowl and rice growers (Bird *et al.* 2000). That the effect of fishpond history was not significant in autumn may be explained by the process of re-flooding, which started in November, and the late persistence of macrophytes on sites which remained flooded. Given the later harvest of maize as well as the presumed higher detectability and nutritional value of maize seeds (McNab & Shannon 1974) compared to other cereals, we expected that cultivation types would further explain differences in winter swan stay among dried and cultivated fishponds. The lack of such an effect may be due to a quick depletion of such waste grains.

The preferential use of previously dried fishponds by wintering swans has a range of potential consequences. Firstly, the consumption of waste grains by swans may limit access to a large quantity of easily accessible food to other animals like Carp (*Cyprinus carpio*) or wildfowl, and hence potentially be detrimental to these species through a competition process. On the other hand, the fact that swans preferentially stay on previously dried fishponds may limit the negative impact of their grazing on fishpond ecosystems over the region. Indeed, Dombes fishponds are regularly dried (one year) and reflooded (three years on average). Despite wintering site fidelity over the long term, swans should therefore regularly switch between fishponds over years, preventing extended stay from always occurring on the same, preferred, sites. Finally, the preference of swans for previously dried fishponds may limit more intensive winter use of natural plants on previously flooded sites: this would be especially beneficial to such macrophytes which are in dormancy stage in winter, when plants are known to be less resistant to consumption by herbivores (Boege & Marquis 2005). Summer-dried fishponds should therefore play a similar role in the Dombes fishpond ecosystem than sacrificed cultures in some areas (e.g. Montrose Basin in England), that are used to avoid swan from damaging other fields. In the same way, Gauthier *et al.* (2005) suggested that such use of arable lands by Snow geese (*Chen caerulescens*) in Canada may prevent overgrazing of natural marshes.

During summer, fishpond spatial configuration and macrophyte cover play an important role on swan stay. Mitchell & Perrow (1998) reviewed the literature on such relationships between wildfowl abundance and macrophytes. Even if not systematic, this review highlighted that wildfowl abundance was indeed generally associated with high development of macrophytes beds in lakes. The lack of a relationship between swan stay and macrophyte cover alone may result from early macrophyte depletion by swans on the smaller fishponds we sampled. On such sites, swans may have already established and depleted

macrophyte beds before vegetation measures (aerial photographs in July). The relationship with macrophyte beds may therefore be observable on larger fishponds owing to their higher carrying capacity and the greater attractiveness of large sites with dense vegetation. The role of fishpond spatial configuration may be detected during summer only (although affecting breeding swans even in spring, see Gayet *et al.* in press) because high swan.days values could be associated with lower isolation only when the simultaneous presence of adults and cygnets increases swan stay measurement. The sole presence of adults in spring may result in too low swan.days values for this association to be detected.

During autumn, swan stay increased with both fishpond area and fishpond aggregation at short distance. Such patterns may result from a combination of habitat changes (e.g. gradually re-flooding of fishponds that got cultivated the previous summer) and changes in the birds' behaviour (e.g. families leaving their territories). On top of this, the composition of macrophyte beds in terms of early-growing (spring) and late-decaying (autumn) plants may also affect fishpond attractiveness to swans. Such processes would require further studies.

Implications for wildfowl populations

The present study is based on a sedentary bird population, but its conclusions may also apply to the wintering and breeding populations of migratory waterfowl (especially herbivores). Our results confirm the role of fishpond area for waterfowl in such an environment. Depending on the biological stage of both wildfowl and freshwater habitats, some covariates such as habitat management, fishpond spatial configuration and food resource play an additional role on wildfowl stay. In such disturbed and artificial environments, appropriate summer habitat management, sometimes including some sort of agricultural use, should be regarded as an opportunity to promote carrying capacity for wintering wildfowl through increased food availability. Because it leads to the aggregation of foragers in some specific waterbodies, this may also be beneficial to the general fishpond environment by decreasing average wildfowl pressure over their natural food resources.

ACKNOWLEDGEMENTS

We deeply thank the Conseil Général de l'Ain, the Direction Régionale de l'Environnement Rhône-Alpes, the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain (FDC Ain), the Fédération Nationale des Chasseurs and the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) for their financial support. We are grateful to the fishpond landowners. We also thank Daniel Rousset (FDC Ain) for his help with this study.

Article 3 : Breeding Mute Swan habitat selection when accounting for detectability : a plastic behaviour consistent with rapidly expanding populations.

GAYET G., ERAUD C., BENMERCUI M., BROYER J., MESLÉARD F., FRITZ H.,
GUILLEMAIN M.

En révision dans European Journal of Wildlife Research



ABSTRACT

A number of native and exotic animal species show dramatic population increases in terms of both numbers and geographic range. Understanding the habitat selection processes behind such increases is crucial to implement adequate management measures. Mute swan (*Cygnus olor*) populations have experienced a tremendous demographic and geographic expansion in Western Europe during the twentieth century, colonizing a wide variety of aquatic habitats. We aimed at assessing how swans select nesting sites during the pre-laying and laying periods on medium to large fishponds (from 10 to 50 hectares) in Eastern France, while accounting for detectability biases and testing for the effects of fishpond spatial configuration, vegetation resources, human disturbance and habitat management. Our results demonstrate that the Mute Swan is a non-selective species regarding its nesting habitat among such fishponds, using these independently from the parameters considered. Although Mute Swan is one of the least cryptic Anatidae, owing to its white colour and large size, detection of breeding pairs remains imperfect for each over several sampling occasion. However, because we repeated the sampling sessions, detection of swan pairs by the end of the monitoring period was as high as 0.94. These results are consistent with previous assertions that the Mute swan is a species of high ecological plasticity, which may partly explain its recent colonization rates. Given that even swan breeding events were imperfectly detected on each occasion, we highlight the fact that most studies of breeding ducks (which are more cryptic) would be considerably improved by better considering detection biases.

INTRODUCTION

Habitat selection processes are crucial to consider before implementing management procedures, since habitat selection affects the spatial distribution of individuals, and hence demographic parameters of populations, especially during the breeding season. Wildfowl breeding habitats have been intensively studied, because the dynamics of these populations have important economic consequences (most of these are hunted) while they are at the same time threatened by wetlands destruction. During the breeding period, wildfowl habitat selection is affected by a range of factors including vegetation shelter, predation risk, waterbody size, food supply and the presence of congeners (Merendhino & Anknew 1994; Pöysä *et al.* 1998; Rodway 1998; Clark & Shutler 1999).

Mute swans (*Cygnus olor*) are now present in a wide variety of habitats (see Kirby *et al.* 1994; Fouque *et al.* 2007), including e.g. fishponds, lakes, urban ponds or fluvial canals during the breeding season. Such plasticity may partly explain the wide geographic expansion of the species in Western Europe over the last decades. Swan families are nonetheless showing preferences during their site selection process within a given habitat type: in the context of a fishpond region, we already demonstrated that they are especially using medium to large fishponds, as well as fishponds that are poorly isolated from other, neighbouring ones (Gayet *et al.*, in press). Breeding sites (i.e. sites where a swan family with cygnets was observed) may however not adequately represent nesting sites (i.e. where nests were actually located), as swans may emigrate after hatching as several other waterfowl do (e.g. Pöysä & Paasivaara 2006). Just like other wildfowl, swans may also likely select nesting sites after other parameters than their sole spatial configuration. In this paper, we examined how environmental (surrounding fishpond number, isolation, relative fishpond size, disturbance), and resource parameters (fishpond management, emergent and submerged aquatic vegetation) may both affect Mute swan pair occupancy of fishponds during the pre-laying and laying periods (from March to May), independently from the size of these fishponds. Such habitat selection studies may be severely affected by biases associated with imperfect detection (Manly *et al.* 2002), possibly generating inappropriate inferences (MacKenzie *et al.* 2005). In order to overcome such limitations, all the analyses were carried out after assessing detection probability of swan pairs.

METHODS

Study area and species

The study took place in the Dombes (Eastern France), a wide fishpond region of approximately 1,450 waterbodies (average area = 7.3 ha \pm 0.2 ha SE) spread over 1,600 km² in Eastern France (45°57'N, 05°02'E). One of the Dombes particularity is the artificial drought conducted on fishponds by landowners during summer every third year on average. Most fishponds are bordered or covered to some extent by reedbeds. Some of the fishponds hence have blind plots due to emergent vegetation or to the shape of the fishpond itself.

The Mute swan (*Cygnus olor*) nested for the first time in Dombes during the 1970s, and extended since then until reaching a summer population estimated to be of ca. 1,000 individuals (Benmergui *et al.* 2005). This species is well known for its territorial behaviour during the breeding period, though swans can also sometimes remain on their territory throughout the year (Scott 1984). Mute swans establish on nesting sites during the pre-laying period. After building the nest (often in reedbeds), the female lays eggs from April onwards, incubation then lasting for 36 days. If the first clutch fails, a replacement clutch may be laid after 2-4 weeks (Cramp *et al.* 1986). Once cygnets hatch (May), swans either stay on the same waterbody or switch to another site to rear the cygnets. If reproduction fails, swans most often join non-breeders in moulting flocks.

Bird surveys

The presence of breeding Mute Swans was monitored over 94 selected fishponds, during the pre-laying and laying periods (i.e. from the end of March until early May) of year 2008. Though waterbodies under 10 ha represent 75% of the Dombes fishponds they are hardly used by Swan families (i.e. adults and cygnets), which preferentially use sites over this size threshold (Gayet *et al.* in press). Furthermore, we expected the closure assumption required for analyses (see below) to be violated on fishponds under 10 ha, because of swan culling operations leading either to complete failure of the breeding event or to subsequent movement of the adults to alternative fishponds to lay a replacement clutch (personal observation). Indeed, landowners mostly consider swans like a pest in the Dombes, and are both more likely to be able to detect a swan pair and to easily access the nest for egg destruction on smaller fishponds. For these reasons, fishponds under 10 ha were discarded from the analyses, bounding our conclusions to fishponds over this area.

Diurnal surveys were performed using a 20 x 60 telescope from the best sighting site on the bank of each fishpond. A survey consisted in a 1 to 2 minutes scan performed by one

single observer (GG). Each fishpond was monitored on 4 occasions at two weeks interval. During each of such scans, presence/absence records were encoded as a binary variable to generate detection histories consisting in a series of four '0' (in the case of the species not being detected) and '1' values (in the case of the species being detected). As we were interested in examining only occupancy by breeding Mute Swans, the species was considered as being present when we detected the presence of a pair of adults or a single adult with a nesting behaviour. As non-breeders are gregarious throughout the year, we are confident that the presence of only two individuals represents a swan pair.

Fishpond and landscape characteristics

Based on previous knowledge of the species ecology, we gathered data on several environmental characteristics of the surveyed fishponds. A first set of variables aimed at describing the main characteristics of each fishpond: using ArcGIS software (ESRI Inc. 2009) and aerial photographs, we calculated open water area (AREA), perimeter length (PERIMETER), shape complexity (SHAPE, calculated as perimeter length divided by pond area) and the fraction of the fishpond covered by reedbeds (REEDBED) and by submerged aquatic vegetation (MACROPHYTES), defined as the proportion of fishpond area occupied by submerged aquatic vegetation in early July (at the onset of most aquatic macrophyte growth). REEDBED and MACROPHYTES represented potential nesting habitats and food resources for swans, respectively. We also recorded the management practice exerted on each pond during the previous summer (PRACTICE, categorized as either flooded, $n = 53$ or dried, $n = 41$). As human disturbance may affect swans (Rees *et al.* 2005), we also recorded the presence of adjacent main roads (if less than 30 m from fishpond bank) as a potential disturbance factor (ROAD, categorized as a binary variable). A second set of variables aimed at describing the proximate (i.e. within a radius of 0.25 km) and more distant (i.e. within a radius of 2 km) surrounding aquatic environment of surveyed fishponds. We determined the relative isolation of fishponds at each spatial scale by calculating the number of adjacent fishponds (N_{proxi} , N_{distant}) and by computing a proximity index (P_{proxi} , P_{distant} , see Gustafson and Parker 1994). To investigate whether fishponds were more likely to be occupied if they were among the largest sites within a bounded environment, we also computed the z -standardized difference between fishpond size and average size of all fishponds within 0.25 and 2 km radii ($MEAN_{\text{proxi}}$ and $MEAN_{\text{distant}}$, respectively).

Analytical procedure

We modelled site occupancy as a function of site-specific covariates using the likelihood-based method designed by (MacKenzie *et al.* 2002). This modelling approach, based on the framework of closed-population mark–recapture analysis, allows the probability that a site is occupied to be estimated, while accounting for imperfect detectability. One important assumption of the closed-population mark-recapture theory is the within-season closure assumption (i.e. site are “closed” to changes in occupancy during the monitoring period, MacKenzie *et al.* 2002). By limiting our 4 sampling occasions within a temporal window that encompassed the pre-laying and laying periods of the species, we could be confident that the closure assumption was met.

Analyses were conducted using the single-season occupancy model implemented in Program MARK (White & Burnham, 1999). The basic parametrization (Ψ, p) of this class of models allows estimation of the following parameters: Ψ_i , the probability that a breeding Mute Swan is present at fishpond i during the sampling period and p_{it} , the probability (given presence) that a breeding event is detected at fishpond i on occasion t . In a first step, we used the information-theoretic approach to build a reference model that provided adequate description of the pattern of spatio-temporal variation in the probability of detection. Practically, we held occupancy constant while building models with variables most likely to explain detectability. Variables related to spatial variation included fishpond size (AREA), the fraction of the fishpond covered by potential refuge for the species where it could remain undetected (i.e. REEDBED) and the presence of a blind spot from the sighting site on the bank (BLIND, categorized by the observer as a binary variable). Regarding temporal variation in p , hypotheses included constant (.) occasion-specific (t) and temporal autocorrelation (AutoCorr). This later source of variation was modelled by adding a survey-specific covariate specifying the detection/non detection of the species (a binary variable) in $t-1$ occasion (Betts *et al.* 2008). In a second step and using the selected parametrization for detection probability, we then investigated whether site occupancy varied as a function of our *a priori* set of site-specific covariates. To limit the total number of models considered, we followed a step up procedure (Grosbois & Thompson 2005). Practically, we first assessed the fit of single-covariate models, testing for all the covariates considered as potentially influencing occupancy. We then proceeded by adding other single covariates to the favoured single-covariate model, i.e. the most parsimonious until obtaining a final model that included all covariates whose addition improved model fit. Throughout the analytical procedure we used a

logit link function, and site-specific covariates were not standardized as this did not hamper numerical optimization of the likelihood.

Model selection was based on the Akaike information criterion (AICc, Anderson & Burnham 1999). Similar fit quality between two competitive models was assumed when the difference in AICc scores between models was lower than two points ($\Delta\text{AICc} < 2$). In this case, we selected the model with the lowest number of parameters (Lebreton *et al.* 1992). The strength of support for a given model relative to other models was assessed using normalized AICc weights (w_i ; White & Burnham 1999).

RESULTS

Swan pairs were observed on 46 fishponds, and nesting was detected on 28 fishponds. Swan pairs were observed less than three times on twelve of the nesting sites.

Sources of variation in detection probability

According to the ranking of the candidate model set that considered sources of variation in detection probability (p , Table 1), we found little support that detectability varied spatially as a function of fishpond size, the amount of potential un-detection areas or the presence of a blind spot for the observer. Regarding temporal variation, we also found no evidence that detectability differed among sampling occasions. However, we found evidence for including a form of temporal autocorrelation in detectability over the monitoring period. The best parametrization for p was $p(\text{AutoCorr})$ (Table 1), indicating that variation in detection probability was related to the presence of the species during the previous weekly survey. Examination of the slope parameter shows that this relationship was positive ($\beta_{\text{AutoCorr}} = 0.78 \pm 0.35$): for a given sampling occasion, the detection probability was higher if the species was already observed the previous week ($p = 0.65 \pm 0.05$) compared to the situation where the species was not ($p = 0.46 \pm 0.07$). Overall, the probability to have detected breeding Mute Swans (given presence) by the end of the 4 sampling occasions was 0.94 (95% IC: 0.87-0.98), indicating that detectability was close to –but different from - perfection.

Table 1: AIC-ranked models used to test various sources of variation in detection probability of breeding Mute Swan (p). Notation for occupancy (Ψ) is omitted since occupancy was held constant while fitting models with a priori variables most likely to explain detectability. The selected parametrization for p is shown in bold.

Model	AICc	Δ AICc	w_i	K
$p(\text{AutoCorr})$	388.15	0.00	0.44	3
$p(\text{AutoCorr} + \text{AREA})$	389.84	1.69	0.19	4
$p(\text{AutoCorr} + \text{REEDBED})$	390.07	1.92	0.17	4
$p(\cdot)$	391.45	3.29	0.09	2
$p(\text{AREA})$	392.93	4.78	0.04	3
$p(\text{REEDBED})$	393.00	4.85	0.04	3
$p(\text{BLIND})$	393.53	5.38	0.03	3
$p(t)$	397.44	9.29	0.00	5

Models are ranked by ascending AICc and Δ AICc. See text for model notation.

K number of parameters, w_i normalized AICc weight (the larger the number, the more evidence for that model)

Sources of variation in occupancy rate

When assessing the fit of single-covariate occupancy models, the ranking of models suggested that several models fitted the data equally well (i.e. Δ AICc < 2, Table 2). However, we found no real support that fishpond occupancy by breeding Mute Swans varied as a function of our candidate variables describing fishpond and landscape features. Indeed, the model $\Psi(\cdot)$ was among the top-ranked models and confidence intervals for all covariates bounded zero (Table 2). Hence, considering that a constant occupancy rate was the most parsimonious parametrization, we did not proceed to try building more complex models.

On the basis of the $\Psi(\cdot)$ model, we calculated that breeding Mute Swans occupied 56% (\pm 3%) of our 94 selected fishponds.

Table 2: AIC-ranked single-covariate models used to test sources of variation in occupancy rate (Ψ) by breeding Mute Swans. Slope estimates (β) for covariate/factor and 95% confidence intervals (CI) are shown. Notation for detection probability is omitted since it was the same for all models (i.e. $p(\text{AutoCorr})$ see Table 1). The selected model is shown in bold.

Model	AICc	Δ AICc	w_i	K	$\beta_{\text{covariate}}$	LCI	UCI
Ψ (N_{proxi})	387.84	0.00	0.15	4	-0.17	-0.40	0.05
Ψ (.)	388.15	0.31	0.13	3	.	.	.
Ψ (PRACTICE)	388.70	0.86	0.10	4	0.59	-0.33	1.52
Ψ (SHAPE)	389.10	1.26	0.08	4	101.08	-83.80	285.97
Ψ (REEDBED)	389.28	1.44	0.07	4	0.10	-0.10	0.31
Ψ ($MEAN_{\text{proxi}}$)	389.42	1.58	0.07	4	-0.22	-0.67	0.23
Ψ (N_{distant})	389.44	1.60	0.07	4	0.02	-0.02	0.06
Ψ (MACROPHYTES)	389.48	1.63	0.06	4	0.74	-0.84	2.33
Ψ (PERIMETER)	389.69	1.84	0.06	4	0.27	-0.40	0.94
Ψ (P_{proxi})	390.04	2.19	0.05	4	-0.14	-0.65	0.37
Ψ (AREA)	390.20	2.35	0.05	4	-0.01	-0.06	0.04
Ψ ($MEAN_{\text{distant}}$)	390.23	2.39	0.04	4	-0.07	-0.51	0.37
Ψ (P_{distant})	390.24	2.39	0.04	4	-0.03	-0.23	0.16
Ψ (ROAD)	390.25	2.41	0.04	4	0.14	-0.81	1.09

Models are ranked by ascending AICc and Δ AICc. See text for model notation.

K number of parameters, w_i normalized AICc weight (the larger the number, the more evidence for that model), LCI lower 95% confidence interval, UCI upper 95% confidence interval.

DISCUSSION

In this study, we investigated habitat selection by breeding mute swan on medium to large waterbodies (>10 hectares) in a wide and heterogeneous fishpond region. One of our findings has shown that detection of pairs was imperfect for each sampling occasion, but was close to perfection by the end of the monitoring period (i.e. 4 sampling occasions). The temporal autocorrelation of detection events may depend on swan pair behaviour on fishponds, i.e. breeding behaviour would be more likely to be observed on some sites over all the monitoring period (e.g. if the nest is in the open water area or if it is close from the observer point).

Being large and white, swans (*Cygnus spp.*) are the least cryptic Anatidae species. It thus seems rather natural to get such a high detection rate. The probability of detection would be lower in wetlands with more complex shapes, or where obstacles to detection vary a lot over time (e.g. depending on bird behaviour or emergent vegetation). As an example, in the Camargue (South of France), approximately half of the breeding Red-crested pochards (*Netta*

rufina) remained undetected during field surveys, leading to a massive underestimation of breeding population size, and hence potentially inappropriate conservation status (Defos du Rau *et al.* 2003). As shown for other species (e.g. Jakob *et al.* 2010) taking into account detection biases should not be neglected for wildfowl surveys, in particular during the breeding season, because it is likely to improve the results from such studies (e.g. Pagano & Arnold 2009) as well as making management policies more appropriate.

The main result of our study suggests that breeding pairs appeared to be non-selective towards their nesting habitat. Several factors may explain the non-dependence of swan pairs to fishpond characteristics. The lack of a preference for fishponds with denser reedbeds as breeding sites may result from the quasi-absence of natural predators in such regions. Swans do not have to use reedbeds as a refuge for nesting and hiding from predators here. That breeding swans did not respond to macrophyte abundance may be related to the period when the study was conducted: swans may be more selective towards macrophyte beds later in the year, when macrophyte beds are fully developed and the birds' food requirements increase. This may explain fishpond switch by swan families after cygnets hatching (personal observation). Human disturbance did not play a significant additional role on fishpond selection. Disturbance should be more likely to affect the location of nesting sites (i.e. remote from roads within fishponds) than the single presence of breeding pairs on fishponds. The frequency of use of such roads may possibly affect birds more than the sole presence of the road, but measuring disturbance in this way seems particularly difficult on such large areas. No effect of the surrounding aquatic environment could be detected. Such fishponds are certainly so large, with sufficient carrying capacity for swan pairs, that they may satisfy swan requirements for breeding, independently from surrounding fishponds properties. It is presently very rare that more than one swan pair uses the same fishpond for breeding in the Dombes. Swans may hence not be currently limited by the carrying capacity of fishponds, but this may change in the future if the population was to keep on increasing. As for many studies, we expected the swan population to be in pseudo-equilibrium in such environment. It is therefore possible that selectivity was here underestimated simply because there are at present too few breeding birds for the most favourable fishponds to all be used (see Guisan & Thuiller 2005). As species which invaded space are often not at equilibrium stage, it should be more convenient to study them in their native range (Peterson 2003), or once equilibrium reached in colonized environment. However it seems rather difficult to identify this equilibrium stage.

The results of the present study are consistent with the dramatic geographical expansion of the European Mute swan populations. Swans colonized a vast array of habitats over the last decades, suggesting it is a species of highly plastic ecology (Wieloch 1991; Fouque *et al.* 2007). This is further supported by the present results, which demonstrates that their presence is not restricted to the richer sites during the pre-laying and laying periods. Prolonging this study to the cygnet growth period would allow comparing successful and unsuccessful nesting sites, representing proper fitness of the parents. This may reveal differential breeding success depending on covariates that actually do not affect nesting site selection: though it may be very difficult to discriminate the role of biological factors from the consequences of illegal culling, considering the whole breeding season (i.e. until fledging) has indeed been advocated to properly evaluate waterbird nesting habitat selection (Clark & Shutler 1999).

ACKNOWLEDGEMENTS

We deeply thank the Conseil Général de l'Ain, the Direction Régionale de l'Environnement Rhône-Alpes, the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain (FDC Ain), the Fédération Nationale des Chasseurs and the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) for their financial support. We are grateful to the fishpond landowners. We also thank Daniel Rousset (FDC Ain), Carol Fouque and Laurence Curtet (ONCFS) for their help with this study.

CHAPITRE 2 : INTERACTIONS DU CYGNE TUBERCULÉ AVEC LES COMMUNAUTÉS DES ETANGS PISCICOLES.

Le second chapitre de cette étude traite des relations cygne – oiseaux d'eau et cygne – macrophytes aquatiques sur les étangs. Dans le premier cas, le cygne tuberculé pourrait être en compétition avec les autres oiseaux d'eau pour les ressources disponibles. Ceci pourrait être illustré par des comportements d'agressivité interspécifique provenant des individus formant les couples de cygne. De tels comportements pourraient illustrer une forme de territorialité interspécifique, et donc un mécanisme d'exclusion des autres espèces d'oiseaux d'eau. Dans le second cas, le cygne tuberculé pourrait détruire les herbiers de macrophytes aquatiques durant son activité d'alimentation. Que ce soit par le biais d'approches descriptives ou expérimentales, nous avons donc cherché dans ce chapitre à identifier les conséquences de la présence des cygnes tuberculés sur ces deux communautés de l'écosystème d'étangs.

L'**article 4** a pour but de mesurer la relation entre la présence des couples de cygnes tuberculés sur les étangs et la fréquentation de ceux-ci par les autres espèces d'oiseaux d'eau en période de reproduction. Un échantillon de plus de 80 étangs a donc été suivi d'avril à juillet 2008. Comme l'effet de la territorialité pourrait décroître avec la surface des étangs, nous avons écarté de l'échantillon les étangs dont la surface est supérieure à 20 ha. Des comptages d'oiseaux d'eau (cygnes, foulque et canards) ont été réalisés toutes les trois semaines (4 visites). Des observations focales d'une durée de 20 minutes sur les mâles étaient réalisées sur les étangs où un couple de cygnes était observé. Nous ne sommes pas parvenus à détecter de comportements d'agressivité des cygnes à l'égard des autres oiseaux d'eau. De plus, nous avons montré que l'abondance en oiseaux d'eau était même plus forte sur les étangs avec des couples de cygnes que sur les étangs où les cygnes étaient absents. Ceci réside notamment dans la corrélation entre l'abondance des foulques, et dans une moindre mesure des fuligules milouins et des nettes rousses, avec la présence des couples de cygnes. Cette association est particulièrement forte durant les phases de grégarité des oiseaux d'eau (mue).

Les étangs piscicoles sont des écosystèmes aquatiques relativement vastes. Il se pourrait donc qu'une forme d'exclusion non détectée par une comparaison inter-étang ait lieu

à l'intérieur même des étangs. Ainsi, les couples de cygnes pourraient exclure les autres oiseaux d'eau des zones qu'ils occupent préférentiellement dans l'étang sans que la fréquence des interactions (agressivité) soit suffisamment forte pour être détectée. Sur le même échantillon d'étang, nous avons donc cartographié la distribution des oiseaux d'eau lors des trois premières visites (**Article 5**). Ces relevés ont produit des cartes de points qui représentent la localisation des oiseaux d'eau à l'intérieur des étangs. A l'aide de méthodes d'analyse spatiale de semis points élaborée par Ripley et de ses dérivés, nous avons mesuré la relation entre les points représentant les cygnes et ceux représentant les autres oiseaux dans l'étang. Nos résultats montrent que les points représentant les cygnes sont fortement agrégés sur les étangs (dans un rayon de 20 m). Bien que ces agrégats représentant les cygnes ne soient pas situés dans les zones de l'étang les plus densément utilisées par les oiseaux d'eau, à l'échelle de l'étang la proximité entre les cygnes et les oiseaux d'eau est plus grande que si leurs distributions étaient indépendantes. En d'autres termes, au lieu d'identifier un mécanisme d'évitement des oiseaux d'eau autour des cygnes, nous avons pu montrer qu'une forme de convergence dans l'espace existait sur les étangs entre cygnes et oiseaux d'eau.

Dans la seconde partie de ce chapitre (**Article 6**), nous avons mesuré si un lien de cause à effet existe entre le pâturage exercé par les cygnes et le développement des macrophytes aquatiques en période végétative. Nous avons donc employé une approche expérimentale reposant sur un dispositif couplant un exclos (témoin) et des stations disponibles. Le témoin était un périmètre grillagé délimitant un espace inaccessible au cygne mais accessible aux autres herbivores des étangs. Les stations disponibles étaient matérialisées par des piquets dans un rayon de 10 m à l'extérieur des témoins. Ce dispositif permet d'observer un état de développement de la végétation avec et sans la causalité biologique en question. Le différentiel de développement des macrophytes entre les deux états représente donc l'effet du pâturage indépendamment de toute autre variable. 116 dispositifs ont été déployés sur 29 étangs (i.e. 4 dispositifs/étang) de début avril à fin juillet 2008 et 2009. Avant la pose des dispositifs (mars), des analyses physico-chimiques ont été réalisées sur l'eau interstitielle des sédiments pour quantifier les nutriments disponibles pour les végétaux en période végétative. Ceci a permis d'ordonner les étangs en fonction de leur niveau trophique. Après la pose des dispositifs, des comptages hebdomadaires ont été effectués sur les étangs pour mesurer la pression de pâturage exercée par les cygnes (cygne-jour/ha). Des relevés botaniques (recouvrement spécifique) ont été réalisés à la fin du mois de mai, juin et juillet. Au-delà d'un simple effet du pâturage nous nous sommes donc intéressés

aux variations de cet effet selon la pression de pâturage exercée par les cygnes, le niveau trophique des étangs et le stade de développement des macrophytes.

Nous avons démontré que le pâturage exercé par les cygnes pouvait avoir un effet important sur les macrophytes aquatiques durant la période de suivi. Il était plus rare d'observer la présence d'herbiers de macrophytes dans les stations disponibles que dans les témoins. Au début du stade de développement des herbiers (mai), cet effet du pâturage était limité aux étangs où de fortes densités de cygnes avaient été observées. En plus d'un effet sur la simple présence des herbiers, nous montrons que le recouvrement des herbiers est également affecté par le pâturage durant les deux derniers relevés de végétation (juin et juillet). Cet effet est partiellement limité par le niveau trophique des étangs en fin de suivi (juillet). En moyenne, la biomasse tend également à être moindre dans les stations disponibles que dans les témoins, bien que cette différence ne soit pas statistiquement significative. En plus d'un effet du pâturage sur la présence et l'emprise des herbiers, nous avons démontré que la végétation était moins diversifiée à l'extérieur des témoins, plus particulièrement durant les suivis de végétation les plus précoces (mai et juin). Le séjour des cygnes sur les étangs a donc à la fois un effet sur la présence, le recouvrement et la structure des communautés de macrophytes aquatiques.

Article 4 : Are Mute Swans (*Cygnus olor*) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, Eastern France.

GAYET G., GUILLEMAIN M., MESLEARD F., FRITZ H., VAUX V., BROYER J.

Publié dans Journal of ornithology (2011) 152 : 45-53.



Are Mute Swans (*Cygnus olor*) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, Eastern France

Guillaume Gayet · Matthieu Guillemain ·
François Mesléard · Hervé Fritz · Vincent Vaux ·
Joël Broyer

Received: 11 November 2009 / Revised: 30 April 2010 / Accepted: 9 June 2010 / Published online: 26 June 2010
© Dt. Ornithologen-Gesellschaft e.V. 2010

Abstract The Mute Swan (*Cygnus olor*) is a protected species whose population has shown a dramatic demographic expansion over the last decades in France. Today, Mute Swans are suspected of causing damages to wetlands, partly through their territorial behaviour towards other waterbirds. The behaviour of Mute Swan pairs and the distribution of other waterbirds was monitored over 84 fishponds in the Dombes, Eastern France, from April to July 2008. Interspecific aggressive behaviours by Mute Swan pairs were not detected during behavioural observations, and no negative impact of swan pair presence was

demonstrated on waterbird distribution. Waterbirds were more abundant on fishponds where Mute Swan pairs were present, maybe due to the flocking of waterbirds where Mute Swans were established owing to shared habitat preferences. Indeed, the waterbirds whose presence was the most closely correlated to that of Mute Swan pairs were Coot (*Fulica atra*), Common Pochard (*Aythya ferina*) and Red-Crested Pochard (*Netta rufina*), all foraging on deep macrophyte beds as do the swans. All these species, including swans, may therefore be attracted to the same fishponds without massive interspecific competition occurring, due to abundant submerged aquatic vegetation resources.

Communicated by F. Bairlein.

G. Gayet (✉) · V. Vaux
Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain,
19 rue du 4 septembre, 01000 Bourg en Bresse, France
e-mail: gayet_guillaume@yahoo.fr

G. Gayet · V. Vaux · J. Broyer
Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage,
CNERA Avifaune Migratrice, Montfort, 01330 Birieux, France

M. Guillemain
Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage,
CNERA Avifaune Migratrice, La Tour du Valat,
Le Sambuc, 13200 Arles, France

F. Mesléard
La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

F. Mesléard
Université d'Avignon et des pays du Vaucluse,
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie,
IUT site Agroparc, BP 1207, 84911 Avignon Cedex 9, France

H. Fritz
Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive,
UMR CNRS 5558, UCB Lyon 1, Bât. Grégor Mendel,
43 bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

Keywords Mute Swan (*Cygnus olor*) ·
Coot (*Fulica atra*) · Ducks · Territoriality · Fishpond

Introduction

Land use, industrial activities and the transport of animal and plant species through natural barriers are among the factors that can damage biodiversity (Chapin et al. 2000). In some cases, introduced exotic species can proliferate until they exclude native species and become dominant within ecosystems (Mooney and Cleland 2001; Didham et al. 2005). They can then be considered as “invasive” sensu Valéry et al. (2008): “a species acquiring a competitive advantage following the disappearance of natural obstacles to its proliferation, which allows it to spread rapidly and to conquer novel areas within recipient ecosystems in which it becomes a dominant population”. The territorial behaviour of allochthonous species can be the mechanism by which they exclude native species from a given area. Indeed, some species forbid their territories not only to their congeners but also to other species (Mikami

and Kawata 2004). Many birds behave in this way, defending their territory against usually closely related species (Orians and Willson 1964). Many wildfowl species are indeed territorial during the breeding period (Owen and Black 1990). The result can cover a wide range of consequences, with the dominant species eventually occupying the optimal habitat from which subordinate species get excluded, these being forced to suboptimal areas (Murray and Bertram 1971).

Considering a species as invasive implies that it may eventually become dominant in the receiving ecosystem. In Western Europe, the demographic expansion of the Mute Swan (*Cygnus olor*) (BirdLife International 2004; Rowell and Spray 2004; Fouque et al. 2007) and its protected status in numerous countries, associated with its reputation as a territorial species, have all led to a growing concern regarding the preservation of waterbird communities. However, nothing to date allows the assertion that Mute Swan is indeed an invasive species in this area, as the limits of its demographic expansion are unknown and even the origin of populations is doubtful (recolonisation, feral and/or natural arrival). Nevertheless, the position of this species within aquatic ecosystem food webs (few natural predators and easy access to most food resources owing to its long neck) suggests it could have a competitive advantage over some other waterbirds.

Intra and interspecific aggressiveness of Mute Swan has already been demonstrated in North America (Conover and Kania 1994), where it is a non-native species negatively affecting both waterbirds and macrophyte beds (Petrie and Francis 2003). In other ecological contexts, Pöysä and Sorjonen (2000) suggest that the Whooper Swan (*Cygnus cygnus*), a closely related species, has not taken the place of dabbling ducks, and occupies a previously vacant ecological niche while recovering in Finnish lakes. Similarly, Broyer (2009) did not detect any negative impact of Mute Swan presence on duck reproduction in fishpond areas. Agonistic behaviour is not the only possible relationship between swans and other waterbirds. Conversely, imitation, delocalisation, commensalism or kleptoparasitism may all develop within such communities (Amat and Soriguer 1984; Amat 1990; Källander 2005). To our knowledge, however, no study has so far investigated simultaneously the direct interactions of swan pairs with the rest of the waterbird community and the resulting effects on the spatial distribution of other waterbirds during the breeding period.

The Mute Swan is a gregarious herbivore in autumn and winter. The rest of the year, non-breeding individuals form mobile groups while breeding pairs are confined to their territories (Scott 1984). Broyer (2009) studied the consequences of the presence of Mute Swan pairs on duck pair establishment and brood success in the same study area as ours. However, our approach here is singular in that the

potential effect of swans was tested on all waterbird populations (including Coot *Fulica atra* that may share the largest part of the Mute Swan ecological niche), and during several distinct parts of the breeding period. The aim of the present study was thus to test the following hypotheses:

- (1) If swans are indeed territorial towards other waterbirds,
 - (a) the number of these waterbirds should be lower (for a given fishpond size) in fishponds with compared without a breeding swan pair, and
 - (b) the negative effect of swan presence should also increase with decreasing fishpond size and in periods when the other species concentrate on fishponds (e.g. for moult).
- (2) Alternatively, if swans are indifferent to the presence of other waterbirds, there should be no such effect, and the number of other waterbirds for a given fishpond size should not differ between fishponds with or without swans, or may even be higher in species that share habitat preferences with swans.
- (3) Lastly, there may be a combination of the above two mechanisms, with least herbivorous species being fewer at swan fishponds because of territoriality, especially on smaller fishponds, but such a negative effect being at least partly compensated for by shared habitat preferences for plant-rich fishponds by other more herbivorous waterbirds, which should not be negatively affected to the same extent by the presence of swans.

Methods

Study area

The Dombes region (Eastern France: 45°57'N, 05°02'E) is composed of 1,450 fishponds of 7.3 ha on average (± 0.2 SE), spread over 1,600 km². Most of these fishponds are emptied out in autumn and during winter for fish harvesting. In France, the Dombes is a key area for breeding dabbling ducks (especially Mallard *Anas platyrhynchos* and Gadwall *Anas strepera*) and diving ducks (especially Common Pochard *Aythya ferina* and Red-crested Pochard *Netta rufina*). Mute Swans nested in the Dombes for the first time in 1974 (Miquet 2003). In 2005, a summer population of about 1,000 individuals was recorded (Benmergui et al. 2005).

Fishponds sample

Wildfowl (including Mute Swan) numbers and distribution were monitored on a sample of 84 fishponds of 1–18 ha

(mean = 9.4 ha \pm 0.4 SE), all located within the same 20-km radius. Because territoriality of a breeding swan pair may not affect other waterbirds to the same extent in larger waterbodies, fishponds larger than 20 ha were not considered (i.e. it was assumed that the negative effect of the presence of one Mute Swan pair could not always be measured beyond 20 ha). Fishponds under 20 ha were randomly selected and the random process was repeated until the set of selected fishponds could be covered by a coherent circuit in a minimum of time.

Study periods

The set of all selected sites had to be visited in a maximum of 3 weeks to avoid monitoring different fishponds during different biological phases of the waterbird breeding cycle outside the hunting season. Four counts were performed per fishpond between mid-April and mid-July 2008. The different count periods (whose limits were arbitrarily determined) hence corresponded to different phases of the waterbird biological cycle:

- Mid-April to mid-May: incubating of swans, laying and incubating of diving ducks, hatching of dabbling ducks.
- Mid-May to early June: hatching of swans, brood rearing of dabbling ducks, hatching of diving ducks and beginning of adult dabbling duck moult.
- Two counts from early June to mid-July: hatching of the last diving ducks and moult of adults from this group.

The different phases of the Coot breeding cycle are more difficult to determine, but broadly speaking their moult occurs between late May and August depending on the reproductive status of individuals. Studying birds over several biological periods allowed us to identify potential intraspecific processes (e.g. territoriality) that could affect the distribution of a given species independently from the presence of swans. The structure of the waterbird communities was compared during each period between fishponds with a swan pair (2 adults: 1 male and 1 female) and fishponds without swans (control fishpond). Fishponds with only 1 swan or with flocks of more than 2 swans were discarded, because in the first case it was not possible to assess if a pair was actually breeding there (i.e. if the second member of the pair remained undetected in the vegetation), while in the latter case it is possible that the other waterbirds respond differently to the presence of other swans than to a breeding pair (e.g. commensalism; see Källander 2005). Conversely, the presence of 2 adults on a fishpond could be considered by other waterbirds as indicating a potential swan territory. A given fishpond may have changed category between count periods depending on the presence of swans, e.g. have a breeding pair for some count periods and be without swans for some other

count periods. Unfortunately, not enough swan broods were observed during each period to compare fishponds with and without actual swan families. Since counts were performed with a minimum interval of 3 weeks on each fishpond, they were considered as being independent of each other.

Waterbird counts

Swans, Coot and other Anatidae (the most common being Mallard, Gadwall, Common Pochard and Red-crested Pochard) were counted while distinguishing males, females and pairs for each species. Waterbird broods were not considered, as young individuals may not respond to swan presence independently from their mother or from the rest of the brood. A female with broods was thus considered as a unique individual during the analyses. Counts were performed at each fishpond from a pre-determined and constant observation point on the bank, by a unique observer. The distribution of birds was also mapped for further analyses not presented here. Given the time spent on each fishpond per visit by the observer, it is therefore expected that swans were very unlikely to remain undetected if they were present.

Behaviour recordings

Each time a swan pair was detected on a fishpond, focal observations were performed on males (distinguished from females by their larger knob; Horrocks et al. 2009). Males are indeed more likely to establish conflicting relationships than the females (Lind 1984). Focal observations consisted in following an individual during a given length of time and recording each behavioural activity (Martin and Bateson 1993). The information collected thus corresponded to “states”, i.e. successions of behaviours whose duration was known (Altmann 1974). Focal observations were limited to 20 min, to prevent tiredness of the observer altering the quality of the measures (Altmann 1974). For the purpose of the study, only aggressive behaviours generated by the observed bird were recorded, i.e. the Mute Swan threatened other waterbirds directly or swam with its wings raised in display. For each such agonistic behaviour the species towards which it was directed was recorded. From the focal samples, the frequency of aggressive interactions (i.e. number of events per unit of time) was later computed and analysed.

Statistical analyses

Differences in the abundance of waterbirds with respect to the presence of swans were tested by pooling data from all species and by considering separately the main species

encountered, i.e. Coot, Common Pochard, Red-crested Pochard, Mallard and Gadwall. To test for differences in total waterbird abundance on fishponds with and without a swan pair, an analysis of covariance (ANCOVA) simultaneously taking into account both the presence/absence of a swan pair and fishpond size effects was performed for each count period. The total numbers of individuals and numbers of Coot were log-transformed before the analyses to approach normality criteria. Non-significant terms (at $P > 0.05$) in the models associated to count period were gradually removed in a backwards stepwise procedure, starting by the interaction term (fishpond size \times swan presence). The distribution of individual duck species was analysed with non-parametric Mann–Whitney tests, because of the large number of null values and the consequent strong deviation from normality even after log-transformation. R software 2.9.2 was used for all analyses (R Development Core Team 2009).

Results

Waterbird counts

The total number of fishponds monitored during each count period varied because of draining of some fishponds (Table 1). The small number of swan broods during each count period does not represent the real number of fishponds where breeding pairs were established, because swan nests naturally failed or were often destroyed by land-owners on some fishponds. The total number of fishponds where a breeding behaviour was recorded (i.e. brooding, building of the nest or brood presence) was 36. The largest number of swan pairs was observed in April, and then decreased rapidly, probably because of pairs leaving the least attractive fishponds after breeding failures. Mute Swan pairs were more likely to be on larger fishponds during each count period (logistic regressions, all P values >0.001 and <0.05), even if some pairs were also recorded on the smallest fishponds of the sample.

The interaction term between swan presence and fishpond size never had a significant effect in any of the ANCOVAs (see below): the presence of a swan pair on a

fishpond did not affect the potential relationship between fishpond size and waterbird numbers. The interaction term was therefore removed from all models during the backwards stepwise model selection procedure, as was fishpond size in some cases. Conversely, swan pair presence always had a statistically significant effect (Tables 2 and 3). For all waterbirds combined (i.e. wildfowl + Coot), the average number of birds was higher, often twice as high, on swan fishponds than on non-swan fishponds during the 4 count periods (Table 2), and increased with increasing fishpond size during the first count period (Table 3, Fig. 1), while fishpond size did not have a significant effect in the models from count periods 2–4. The same pattern of differences was observed for Coot at the beginning of the study period. The difference in numbers of waterbirds and Coot was smaller during the first count period, and more marked during the last one. From 9 to 27% of the variance in the total number of birds present was explained by fishpond size and swan presence (Table 3) depending on count period, with such r^2 values decreasing from count period 1 to count period 4. A similar pattern of decreasing r^2 value for count period 4 was observed when considering only Coot, with 6–28% of the variance in Coot numbers being explained by swan presence (plus fishpond size in count period 1), but the maximum determination coefficients being recorded during count periods 2 and 3.

Mean numbers of Common Pochard and Red-Crested Pochard were always larger, often more than twice as large, on swan fishponds. Significant differences were observed at the beginning of the monitoring period for Common Pochard alone (count period 1), and in the middle of the study period for Red-crested Pochard alone (count periods 2 and 3). In most of cases, mean numbers of Mallard and Gadwall were larger on fishponds with swan pairs (Table 2). No statistically differences were detected in the mean numbers of Mallard and Gadwall between swan and swan-free fishponds. Overall, the observed trends were similar for numbers and densities of birds in each waterbird species (results not shown).

The two duck species on which a swan effect was observed are Common Pochard and Red-crested Pochard. Both are diving ducks with similar phenology, which may depend on macrophyte beds to feed during the breeding

Table 1 Numbers of fishponds where waterbird counts were carried out during each time period in the Dombes area in 2008

	Count period 1: mid-April to mid-May	Count period 2: mid-May to early June	Count period 3: early to late June	Count period 4: late June to mid-July
At least one swan observed	52	36	34	22
Presence of swan pair (two adults)	40	23	26	17
Presence of swan brood	3	10	9	7
Any swan observed	32	46	47	59
Total number of fishponds counted	84	82	81	81

Table 2 Average number (\pm SE) of waterbirds on fishponds with and without a Mute Swan (*Cygnus olor*) pair in the Dombes area from April to July 2008

	Count period	With swan pair	Without swans	Mann–Whitney test	
				<i>U</i>	<i>P</i>
Waterbirds	1	34.2 \pm 3.5	19.8 \pm 2.5	–	
	2	40.9 \pm 5.9	16.0 \pm 1.9	–	
	3	33.0 \pm 5.7	12.7 \pm 2.0	–	
	4	40.4 \pm 14.9	12.6 \pm 2.4	–	
Coot	1	19.7 \pm 2.9	9.3 \pm 1.6	–	
	2	21.7 \pm 4.0	5.9 \pm 0.8	–	
	3	20.0 \pm 4.2	6.3 \pm 1.5	–	
	4	27.2 \pm 10.8	8.6 \pm 1.7	–	
Common Pochard	1	7.0 \pm 1.1	3.5 \pm 1.1	382	<0.01
	2	9.3 \pm 2.4	4.7 \pm 0.9	430	>0.05
	3	7.1 \pm 2.1	2.8 \pm 0.9	475	>0.05
	4	3.8 \pm 2.3	1.5 \pm 0.5	413	>0.05
Red-crested Pochard	1	2.2 \pm 0.6	1.9 \pm 0.5	660	>0.05
	2	3.8 \pm 1.3	0.7 \pm 0.3	376	<0.05
	3	2.8 \pm 1.0	0.7 \pm 0.3	423	<0.01
	4	4.1 \pm 2.8	0.4 \pm 0.2	397	>0.05
Mallard	1	3.3 \pm 0.4	2.9 \pm 0.5	565	>0.05
	2	3.9 \pm 1.6	3.3 \pm 1.0	510	>0.05
	3	1.1 \pm 0.3	1.7 \pm 0.5	610	>0.05
	4	0.9 \pm 0.5	0.4 \pm 0.1	462	>0.05
Gadwall	1	1.3 \pm 0.2	1.5 \pm 0.3	644	>0.05
	2	1.4 \pm 0.4	0.8 \pm 0.2	392	>0.05
	3	1.3 \pm 0.5	1.1 \pm 0.3	602	>0.05
	4	0.9 \pm 0.8	0.1 \pm 0.0	459	>0.05

P values obtained with Mann–Whitney test. See Table 3 for statistics concerning waterbirds and Coot

period (see Cramp et al. 1986). Consequently, to understand more precisely the phenomenon and verify any swan effect in interaction with fishpond size, we combined these two species under the name “herbivorous ducks” to meet normality assumptions and perform ANCOVA. Except during count period 4, where the final model did not provide a significant fit to the data, swan pair presence was always retained, and was the only parameter which was, to explain the variance in the abundance of “herbivorous ducks” over fishponds, which it affected positively though a small share of the variance was explained (5–9%).

Behaviour recordings

A total of 104 focal observations, i.e. 20-min survey periods, were recorded between April and July, for a total of 35 h. Only four agonistic behaviours by Mute Swans were observed (in June and July), among which one was aggressiveness towards a congener and three were patrols (patrol behaviour occurring when the male is displaying with its wings and neck raised and is swimming quickly but without threatening a given other individual). The frequency of agonistic behaviours was therefore as low as 0.11 events/h.

Discussion

During the Mute Swan breeding period, our results did not demonstrate any significant negative impact of swan pair presence on the distribution of other waterbirds on the fishponds. Following the predictions of our second possible scenario, the total number of waterbirds was even higher where swan pairs were present. These results tend to confirm the hypothesis of a lack of any strong interspecific territoriality by Mute Swan, since a higher abundance of birds was recorded on fishponds with swan pairs. This is likely to be due to shared requirements of Mute Swan on the one hand, and Coot and ducks like Common Pochard and Red-crested Pochard on the other hand, all being strongly dependent upon the presence of macrophyte beds. During the first count period, the total number of waterbirds, Coots and herbivorous ducks were all positively correlated with the presence of Mute Swan pairs and with fishpond size.

During the first count period, the association between swan pairs and waterbirds was the strongest, which may be due to the formation of waterbird pairs on the same fishponds as those occupied by swans. Later on, the association

Table 3 Results of the ANCOVAs testing for the effects of swan pair presence, fishpond size and their interaction on the number of waterbirds recorded per count period

		Estimate ± SE	df	F	P
Count period 1					
All waterbirds	Final model: $F_{2,69} = 14.18$; $r^2 = 0.27$; $P < 0.0001$				
	Swan pair present	0.47 ± 0.16	1	19.13	<0.0001
	Fishpond area	5.89e-06 ± 0.00	1	9.24	<0.01
Coot	Final model: $F_{2,69} = 6.90$; $r^2 = 0.14$; $P < 0.01$				
	Swan pair present	0.47 ± 0.24	1	8.90	<0.01
	Fishpond area	6.52e-06 ± 0.00	1	4.90	<0.05
Herbivorous ducks	Final model: $F_{1,70} = 7.88$; $r^2 = 0.09$; $P < 0.01$				
	Swan pair present	0.67 ± 0.24	1	7.88	<0.01
Count period 2					
All waterbirds	Final model: $F_{1,67} = 18.17$; $r^2 = 0.20$; $P < 0.0001$				
	Swan pair present	0.97 ± 0.23	1	18.17	<0.0001
Coot	Final model: $F_{1,67} = 26.90$; $r^2 = 0.28$; $P < 0.0001$				
	Swan pair present	1.16 ± 0.22	1	26.90	<0.0001
Herbivorous ducks	Final model: $F_{1,67} = 4.49$; $r^2 = 0.05$; $P < 0.05$				
	Swan pair present	0.62 ± 0.29	1	4.49	<0.05
Count period 3					
All waterbirds	Final model: $F_{1,71} = 15.27$; $r^2 = 0.17$; $P < 0.001$				
	Swan pair present	0.92 ± 0.24	1	15.27	<0.001
Coot	Final model: $F_{1,71} = 20.91$; $r^2 = 0.22$; $P < 0.0001$				
	Swan pair present	1.12 ± 0.25	1	20.92	<0.0001
Herbivorous ducks	Final model: $F_{1,71} = 7.37$; $r^2 = 0.08$; $P < 0.01$				
	Swan pair present	0.71 ± 0.26	1	7.37	<0.05
Count period 4					
All waterbirds	Final model: $F_{1,74} = 8.02$; $r^2 = 0.09$; $P < 0.01$				
	Swan pair present	1.00 ± 0.35	1	8.02	<0.01
Coot	Final model: $F_{1,74} = 5.79$; $r^2 = 0.06$; $P < 0.05$				
	Swan pair present	0.83 ± 0.35	1	5.79	<0.05

Only the final model of the backwards stepwise model selection procedure is presented in each case

somewhat weakened between swans and ducks, though it remained strong between swans and Coots in May and June. This could be due to the presence of moulting Coots on fishponds occupied by swans because of their abundant vegetation resources. Intraspecific processes within waterbird species (e.g. gregariness during moult) may thus also influence the strength of the relationship between their own distribution and Mute Swan presence during the breeding period. Although the presence of herbivorous ducks was also correlated with swan pair presence, the precise period when this relationship was the strongest differed between Common and Red-crested Pochard, probably because of species-specific changes in ecological requirements during the breeding period. The number of swan pairs on the monitored fishponds decreased over the count periods, possibly because pairs could have left fishponds whose resources were insufficient and/or where they failed to

breed. Failed breeders are indeed known to move to join moulting flocks (Coleman et al. 2002). This may also have partly contributed to the weakening of the relationship between swan pairs and waterbirds at the end of the study period. Conversely, swan pairs that did not fail to reproduce were still established on their territory (cygnets are only able to fly after approximately 120–150 days; Cramp et al. 1986), while Coots and herbivorous ducks could have been able to spread over other fishponds after moult. Whatever caused the relative weakening of the relationship between swans and other herbivores over the count periods, it is clear from the results of this study that Mute Swans do not prevent other waterbirds (mainly Coots and ducks) to use fishponds where they breed, but conversely the present results suggest that the latter may use the same fishponds as swans as a result of shared preferences for fishponds with more abundant aquatic plant food. This statement is

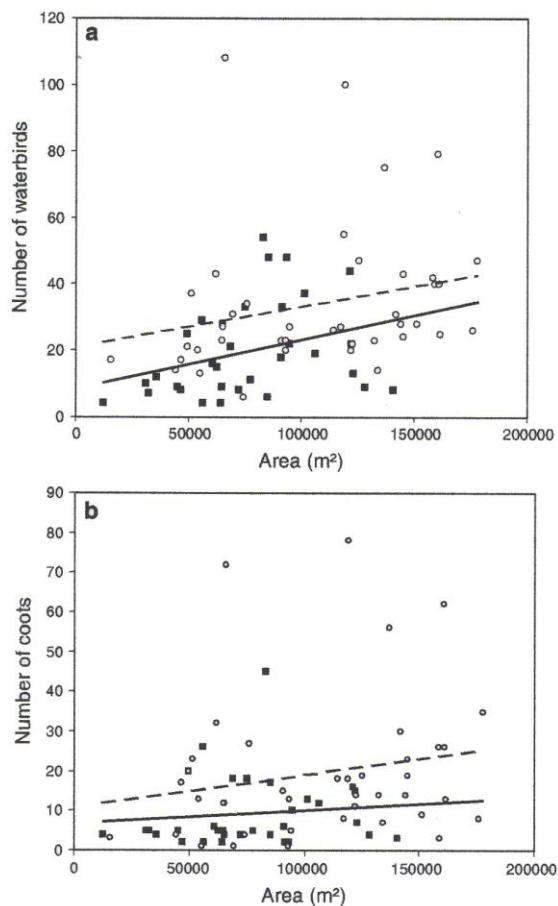


Fig. 1 Total number of waterbirds (a) and Coot (*Fulica atra*) (b) on fishponds with a Mute Swan (*Cygnus olor*) pair (circles, dotted regression lines) and without swans (black squares, plain regression lines) during the first count period according to fishpond size. See Table 3 for statistics

confirmed by the fact that the distribution of Mallard and Gadwall was more independent of swans, and hence potential swan food resources. These ducks may indeed have limited access (as dabbling ducks) to the macrophytes on which Mute Swans and diving ducks forage, and thus have a distribution that depended on other factors than the abundance of submerged beds.

That Mute Swans did not prevent other waterbirds from using the fishponds where they established to breed is also supported by the very low frequency of aggressive interactions between swans and other waterbirds. It should be kept in mind, however, that Conover and Kania (1994) detected a much higher frequency of agonistic interactions (more than 1/h, versus 0.11 interactions/h in the Dombes). Interspecific territoriality may therefore be exhibited by Mute Swans under some circumstances. Swan pairs here

often occupied fishponds without congeners (Gayet, personal observation). Though this may indicate intraspecific territoriality, it may also simply be due to the large number of available fishpond breeding sites relative to the size of the current Mute Swan population, which may allow swans to distribute within the habitat without strong intraspecific competition occurring. This latter hypothesis is again supported by the very low frequency of intraspecific agonistic behaviours recorded by the focal samples. All of the above suggest that the increasing Mute Swan population of the Dombes simply relies on an available niche within the existing herbivore bird community of this food-rich ecosystem. This of course does not imply that swans do not affect the other waterbirds: to confirm that waterbird density would not be higher in the absence of swan, an experimental approach (by removing swan pairs) may be useful though ethically difficult to undertake.

Haapanen (1991) demonstrated that, during its re-colonization, the Whooper Swan occupied the most productive boreal lakes. If a similar scenario happens in the Dombes, it is possible that Mute Swan pairs are also using the richer fishponds (with abundant submerged aquatic vegetation), so that defending a territory towards other potentially competing waterbirds was not beneficial to the swans here. Territorial behaviour by an expanding Mute Swan population may be more intense in other ecological contexts with saturated ecosystems where the carrying capacity has already been reached, such as less productive oligotrophic lakes or newly created gravel pits. The same may also occur where food webs are more complex and direct potential competitors to swans (e.g. other swan species, geese) are more abundant or where Mute Swan density is already higher. The fact that Mute Swans are morphologically very different from the other waterbirds (owing to their body size and neck length, in particular) of the Dombes community may also explain why competitive relationships were weak (e.g. Leyequien et al. 2007). In addition to differences in morphology, differences in foraging methods can also contribute to species coexistence (see, e.g., Amat 1984 for Red-crested Pochard and Common Pochard). In the present case, it is very likely that Mute Swans and the other waterbirds can forage in such different ways (specifically, different foraging depths) for the former to consider it worth displaying territoriality towards the latter. In this sense, our results support those of Pöysä and Sorjonen (2000) on the Whooper Swan, who suggested that upon its return on Finnish lakes Whooper Swans occupied an ecological niche that was left vacant by ducks, without interfering with them. If the process is similar for the Mute Swan in the Dombes, then the species may continue to increase in numbers relatively rapidly, which may eventually become detrimental to the ecosystem. Territory size is generally influenced by the quality of

available resources (Calsbeek and Sinervo 2002), Mute Swan pairs may currently coexist with other waterbirds due to high resource abundance in addition to differences in morphology and/or feeding methods. Nevertheless, they may eventually have to use less productive sites (e.g. smaller fishponds) where interspecific competition will be more likely to occur if the population was to continue to grow, although, once again, no such negative effect on habitat selection by other waterbirds has so far been recorded.

Complementary studies may be advocated in order to understand how waterbirds may react directly or indirectly to swans in different contexts, e.g. during the moulting period with non-breeding swans. We here describe the distribution of waterbirds over different fishponds. Interspecific territorial behaviour may, however, also occur in more subtle ways, through avoidance of some areas within a fishpond where swans are present. Another way to study territoriality in such systems is thus to quantitatively describe the spatial distribution of individuals and to assess if individuals are randomly distributed in space, through measures of distances between nearest neighbours (Gordon 1997). The present study thus calls for further research to measure the effect of the presence of Mute Swans on the distribution of other birds within the same waterbodies (through attraction or avoidance processes). Such studies are already being conducted in the Dombes area (Gayet et al., in preparation).

If we have to monitor a species as a surrogate for others, the former can be defined as an umbrella species (Niemi and McDonald 2004). In the present case, the presence of Mute Swan pairs on fishponds could be a good index of their attractiveness to other waterbirds, and more specifically indicate those sites that are favourable for other herbivores. Such an index would have to be compared with other indices of habitat quality to be valuable. It would anyway be highly relevant because Mute Swans are obviously far easier to detect from the ground than, for example, more secretive and smaller ducks. In regions where swan populations are large, the presence of pairs would thus not only be seen as a simple threat to aquatic ecosystems but also as an opportunity of monitoring aquatic ecosystem quality.

Zusammenfassung

Schränken Höckerschwäne (*Cygnus olor*) die Nutzung von Fischteichen durch Wasservögel in den Dombes in Ostfrankreich ein?

Der Höckerschwan (*Cygnus olor*) ist eine geschützte Art, deren Population sich über die letzten Jahrzehnte in

Frankreich stark ausgedehnt hat. Heute nimmt man an, dass Höckerschwäne die Nutzung von Feuchtgebieten durch andere Wasservögel u.a. durch ihr territoriales Verhalten einschränken. Das Verhalten von Höckerschwanpaaren und die Verteilung anderer Wasservögel wurden an 84 Fischteichen in den Dombes in Ostfrankreich zwischen April und Juli 2008 untersucht. Während der Beobachtungen wurde kein interspezifisch aggressives Verhalten von Höckerschwanpaaren festgestellt und deren Anwesenheit hatte keine negative Auswirkung auf die Verteilung anderer Wasservögel. Auf Fischteichen mit Höckerschwänen waren mehr Wasservögel zu finden, möglicherweise aufgrund ähnlicher Bedürfnisse an den Lebensraum. Die Wasservögel, die am häufigsten mit Höckerschwänen auftraten waren Blässhühner, Tafelenten und Kolbenenten, die alle, wie Schwäne, tiefliegende Makrophytenbeete als Nahrungsquelle brauchen. All diese Arten, inklusive der Schwäne, bevorzugen daher wahrscheinlich dieselben Fischteiche. Auf Grund reichlicher subaquatischer Vegetation muss es dabei nicht zu verstärkter Konkurrenz zwischen den Arten kommen.

Acknowledgments We gratefully thank the Conseil Général de l'Ain, the Direction Régionale de l'Environnement Rhône-Alpes, the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain (FDC Ain), the Fédération Nationale des Chasseurs and the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) for their financial support. We are grateful to the many landowners who allowed us to access their ponds for the surveys. We also thank Daniel Rousset (FDC Ain), Maurice Benmergui and Laurence Curtet (ONCFS) for their active participation in this study, and two anonymous referees for valuable comments on an earlier version of this manuscript.

References

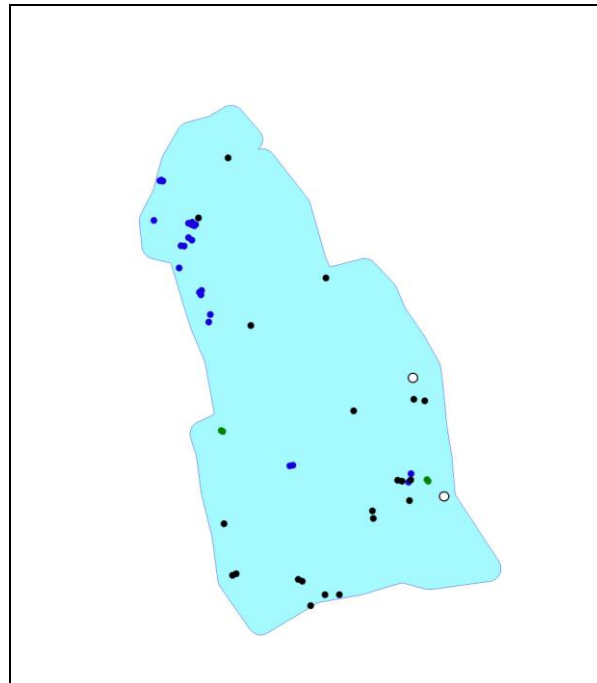
- Altmann J (1974) Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49:227–267
- Amat JA (1984) Ecological segregation between red-crested pochard *Netta rufina* and pochard *Aythya ferina* in a fluctuating environment. *Ardea* 72:223–233
- Amat JA (1990) Food usurpation by waterfowl and waders. *Wildfowl* 41:107–116
- Amat JA, Soriguer RC (1984) Kleptoparasitism of coots by gadwalls. *Ornis Scand* 15:188–194
- Benmergui M, Fournier JY, Fouque C, Broyer J (2005) L'expansion du Cygne tuberculé en Dombes (in French). *Faune Sauvage* 266:22–28
- Bird Life International (2004) Birds in Europe—population estimates, trends and conservation status. Information Press, Oxford
- Broyer J (2009) Compared distribution within a disturbed fishpond ecosystem of breeding ducks and bird species indicators of habitat quality. *J Ornithol* 150:761–768
- Calsbeek R, Sinervo B (2002) An experimental test of the ideal despotic distribution. *J Animal Ecol* 71:513–523
- Chapin FS III, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Osvaldo SE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S (2000) Consequence of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242

- Coleman JT, Spray CJ, Percival SM, Rickeard AT, Yeoman P (2002) The dynamics of a flock of mute swans at berwick-upon-tweed with particular reference to the effects of age, sex, social status and body condition on molt. *Waterbirds* 25:346–351
- Conover MR, Kania GS (1994) Impact of interspecific aggression and herbivory by mute swans on native waterfowl and aquatic vegetation in New England. *Auk* 11:744–748
- Cramp S, Simmons K (eds) (1986) *The birds of the western Palearctic*, vol 1. Oxford University Press, Oxford
- Didham RK, Tylianakis JM, Hutchinson MA, Ewers RM, Gemmill NJ (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends Ecol Evol* 20:470–474
- Fouque C, Guillemain M, Benmergui M, Delacour G, Mondain-Monval JY, Schricke V (2007) Mute swan (*Cygnus olor*) winter distribution and numerical trends over a 16-year period (1987/1988–2002–2003) in France. *J Ornithol* 148:477–487
- Gordon DM (1997) The population consequences of territorial behavior. *Trends Ecol Evol* 12:63–66
- Haapanen A (1991) Whooper swan *Cygnus c. cygnus* population dynamics in Finland. *Wildfowl* (Suppl 1):137–141
- Horrocks N, Perrins C, Charmantier A (2009) Seasonal changes in male and female bill knob size in the mute swan *Cygnus olor*. *J Avian Biol* 40(5):511–519
- Källander H (2005) Commensal association of waterfowl with feeding swans. *Waterbirds* 28:326–330
- Leyequien E, De Boer WF, Cleef A (2007) Influence of body size on coexistence on bird species. *Ecol Res* 22:735–741
- Lind H (1984) The rotation display of the mute swan *Cygnus olor*: synchronised neighbour responses as instrument in the territorial defence strategy. *Ornis Scand* 15:98–104
- Martin P, Bateson P (1993) *Measuring behaviour, an introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge
- Mikami O, Kawata M (2004) Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality. *Evol Ecol Res* 6:765–775
- Miquet A (2003) Cygne tuberculé. In: Cochet G (ed) *Les oiseaux nicheurs de Rhône-Alpes*. CORA, Lyon, France
- Mooney HA, Cleland EE (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:5446–5451
- Murray JR, Bertram G (1971) The ecological consequences of territorial behavior in birds. *Ecology* 52:414–423
- Niemi GJ, McDonald ME (2004) Application of ecological indicators. *Annu Rev Ecol Syst* 35:89–111
- Orians GH, Willson MF (1964) Interspecific territories of birds. *Ecology* 45:736–745
- Owen M, Black JM (1990) *Waterfowl ecology*. Blackie, Glasgow
- Petrie SA, Francis CM (2003) Rapid increase in the lower Great Lakes population of feral mute swans: a review and a recommendation. *Wildl Soc Bull* 31:407–416
- Pöysä H, Sorjonen J (2000) Recolonization of breeding waterfowl communities by the Whooper swan: vacant niches available. *Ecography* 23:342–348
- R Development Core Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, from <http://www.R-project.org>
- Rowell H, Spray C (2004) Mute swan *Cygnus olor* (Britain and Ireland population) in Britain and Northern Ireland 1960–1961 to 2000–2001. *Waterbird Review Series*, The Wildfowl and Wetlands Trust, Slimridge
- Scott DK (1984) Winter territoriality of mute swans *Cygnus olor*. *Ibis* 126:168–176
- Valéry L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2008) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol Invas* 10:1345–1351

Article 5 : Do breeding Mute swans (*Cygnus olor*) exclude the other waterbirds from some fishpond areas ? An analysis based on spatial point patterns.

GAYET G., GUILLEMAIN M., MESLÉARD F., FRITZ H., VAUX V., BROYER J.

En préparation



ABSTRACT

Considering the spatial distribution of individuals is crucial to better understand intra- and interspecific competition processes. Spatial point pattern analyses are increasingly used in the field of wildlife ecology to assess such distributions. In this paper, we aimed at determining if the presence of a presumed territorial species, the Mute swan (*Cygnus olor*), affects the distribution of the other waterbirds within fishponds, relying on spatial point pattern analyses. Swans, ducks and coots (*Fulica atra*) were mapped (X and Y coordinates) on fishponds during the breeding period, from April to June 2008 (3 visits). The analyses revealed the same patterns for all visits: swan individual distribution was highly clustered within fishponds, reflecting swan pairs and families. Such clusters were located in areas where the density of other waterbirds was the lowest, but swans were nonetheless less distant from other waterbirds than expected if swan and waterbird distributions were independent and if breeding swans had a repulsive effect on waterbirds. On fishponds, this pattern may be explained by the structuring role of the depth gradient on waterbird distribution (i.e. swans have a quasi unlimited access to all submerged aquatic habitats compared to dabbling ducks and to a lesser extent diving ducks and coot), and/or relationships between waterbirds and swans (e.g. potentially commensalism). We conclude that breeding swans within in such an ecological context do not exclude the other waterbirds from the areas of the fishponds they are using. As opposed to common assertions, interspecific territoriality by swans therefore appears to be weak in such ecosystems.

INTRODUCTION

Species-specific requirements and habitat heterogeneity are the two main factors generating spatial distribution of individuals within communities, leading to species assembly and coexistence within a given habitat. Coexistence requires that individuals of different species differ in the way they use the habitat. More precisely, species-specific ability to forage in a structured habitat (Orians 2000), habitat heterogeneity (e.g. Tilman 1982), species average size (Oksanen *et al.* 1979 ; Leyequien *et al.* 2007) or particular species interactions (Case & Gilpin 1974 ; Calsbeek & Sinervo 2002) all influence coexistence, this set of biotic and abiotic interactions eventually defining the ecological niche of each species. Among such interactions, territoriality is known to potentially limit the distribution of individuals, since the need for animals to permanently adjust their shared boundaries will affect settlement rates and duration of stay within the habitat (Gordon 1997). In such cases, one dominant species is likely to eventually occupy the optimal habitat, from where subordinate species potentially get excluded and forced to suboptimal habitats (Murray JR & Bertram 1971). Arrival of a new species is therefore very likely to affect the community as a whole when the newcomer is territorial and has the potential (given its morphology or behaviour) to become dominant.

Mute Swan (*Cygnus olor*) numbers have recently increased in a dramatic fashion in Western Europe (BirdLife International 2004), implying colonization of new areas. Their size and presumed territorial behaviour may confer a great competitive advantage to swans over smaller waterbird species within colonized habitats. In the Dombes region, Eastern France, we demonstrated that the abundance of other waterbirds was, however, actually higher on fishponds with than without breeding swans, and we did not detect any aggressive behaviour from swans towards other waterbird species (Gayet *et al.* in press). This process was considered to result from aggregation of both swans and waterbirds on fishponds where aquatic macrophytes are expected to be more abundant (i.e. shared habitat preferences). However, fishponds are relatively large waterbodies, so that waterfowl exclusion by swans may have remained undetected in this earlier study because it rather occurs at shorter spatial and temporal scales. For instance, exclusion may occur within a waterbody rather than among waterbodies, i.e. swans may use some areas within fishponds from which they exclude subordinated species.

Spatial point pattern analyses were first introduced by Ripley (1977), and rely on the exhaustive inventory of all individuals from a population within a study area at time t , with individuals (represented by points) located by their geographical coordinates. This technique offers interesting perspectives to understand the way individuals spread over space (e.g.

regularity, randomness or clustering) and biological processes underlying such patterns (e.g. intraspecific territoriality). In the past, it has been largely used for plant studies (e.g. Goreaud *et al.* 2002 ; Couteron *et al.* 2003 ; Perry *et al.* 2006 ; Wiegand *et al.* 2007). Spatial point pattern analyses have conversely long been ignored for wildlife studies, which rather commonly used marked animals (i.e. identified individuals being located over space and time), until the last few years (e.g. Cornulier & Bretagnolle 2006 ; Fisher *et al.* 2007 ; Melles *et al.* 2009 ; Munroe & Noda 2009 ; Hibert *et al.* 2010). Such recent use reflects the increasing will to understand ecological processes in populations and communities, but also major improvements of the analytical methods.

Relying on the analysis of spatial point patterns, we here further explored the processes involved in the spatial distribution of breeding mute swans and waterbirds (ducks and coot *Fulica atra*) within fishponds, with the aim of assessing if breeding swans do exclude other waterbirds from the areas they use within fishponds, testing the following predictions :

- (1) If breeding swans develop strong interspecific territoriality and/or if waterbirds and swans use the aquatic environment differently, then distance between breeding swans and other waterbirds should be larger than that derived from a random distribution of points.
- (2) If breeding swans do not exhibit any interspecific territoriality, distance between swans and other waterbirds should be lower than that derived from a random distribution of points. Indeed, there should be shared habitat preferences (e.g. attraction to areas that are more beneficial to both swans and other species) within fishponds as there are between fishponds (Gayet *et al.* in press), and/or beneficial relationships between swans and other waterbirds (e.g. commensalism between swans and Wigeon (*Anas Penelope*), Common pochard (*Aythya ferina*), Mallard (*Anas platyrhynchos*) or Coot (Källander 2005)).
- (3) Lastly, distance between swans and other waterbirds should not differ from that derived from a random distribution of points within the fishpond if no such convergence or divergence occurs and if all species use the aquatic habitat equally.

METHODS

Study sites

The study took place in the Dombes region (Eastern France 45°57'N, 05°02'E), which is composed of 1,450 fishponds of 7.3 ha on average (± 0.2 SE). In France, this region plays an important role for breeding dabbling ducks (Mallard and Gadwall *Anas strepera*) and

diving ducks (Common and Red-crested Pochards (*Netta ruffina*)). The first Mute swan nesting event was recorded in 1974 (Miquet 2003), and the swan population then increased until currently reaching approximately 1,000 individuals (Benmergui *et al.* 2005).

Study period

Waterbirds were monitored on a sample of 83 fishponds (mean = 9.9 ha \pm 0.6 SE). Sites larger than 20 ha were avoided, since waterbird distribution cannot be described with the same precision over such large fishponds, and because waterbirds may react differently to swan breeding pairs within such large waterbodies (where swan-free areas are more likely to exist). Fishponds were visited every third week between mid-April and late June 2008, i.e. 3 times each except when practical reasons or emptying of some fishponds prevented these to be monitored on some occasions.

Field surveys

Distribution of individual birds was mapped from an observation site on the bank of each visited fishpond, by a unique observer (VV). In most cases, the observer was located near the emptier due to easy access and good visibility from there over the fishpond. The observer scanned the fishpond with a telescope and each time a bird was encountered, its azimuth and distance were determined using a rangemaster (Leica geovid 7x42 BDA). Bird distance could in some cases not be measured with the rangemaster (because of e.g. unfavourable light conditions or excessive distance). A map of the fishpond and physical elements of its environment (e.g. hedges, islands, trees, reedbeds) from aerial photographs were then used to measure the bird distance within the fishpond map with a ca.50 m accuracy. The data considered in the present study are therefore very similar to Baddeley (2008) example, where an ungulate herd was photographed from the air each day for 10 days, and where each photograph represented a spatial point pattern. In our case, each map obtained during a given visit represented a distinct spatial point pattern. Finally, birds were in some cases so close from each other (e.g. pair, brood with the female), that distinct distance and azimuth (i.e. coordinates X and Y) could not be measured for each bird separately, so that one single measurement was applied to all individuals. Swans, coots and all Anatidae were mapped. On a few occasions (4 fishponds during the first and second surveys, 5 fishponds during the third survey), coots were so numerous (more than 50 individuals) that it was impracticable to map them accurately, so that these samples were discarded for the analyses.

Observational windows and dot maps

For each fishpond, a polygon represented the observational window within which points could be located. This polygon comprised the open water area and a 15 m buffer around it, so as to include most birds even when these were on nearby terrestrial land or onto the banks. For each dot map, each individual (waterbirds or swans) was hence represented by a point. Broods and the female are so strongly dependent that these were simplified to the single species presence, i.e. only one point attributed to a given species when a female with brood was observed. The simplicity assumption does not admit 2 points being at exactly the same place (Ripley 1977). Birds assigned to the same location (e.g. the two members of a Mallard pair) were hence represented by distinct points located at random within 5 metres of the actual measured location.

Statistical analyses

For each survey, only fishponds where breeding swans were detected and mapped were considered for the analyses, since waterbirds may behave differently in the presence of non-breeding swans (i.e. potentially non-territorial) than in the presence of potentially territorial breeding birds. A fishpond was considered as hosting breeding swans when either two adults (one male and one female) or one adult with brood were observed and mapped.

Theoretical background

The simplest parameter of the model representing spatial point pattern is termed intensity (λ), the expected number of points per unit area (Ripley 1977). With respect to stationarity (i.e. statistical features of the process are the same at any location) and isotropy (i.e. properties of the process are invariant to rotation) assumptions, Ripley's $K(r)$ function (Ripley 1977) corresponds to $\lambda K(r)$: the number of points expected in a circle of radius r , whose centre is fixed on an arbitrary point divided by λ of the pattern under study (Wiegand & Moloney 2004). Thus, for different r distances similarity is compared between the observed pattern and the expected number of neighbours under a simulated random pattern, allowing to identify potential aggregation or regularity (Goreaud *et al.* 2002). Ripley's K function describes the characteristics of the point pattern over a range of distance scales, and can therefore detect mixed patterns (e.g. clustering within a given distance interval and randomness within another) (Wiegand & Moloney 2004).

K function has been extended by Lotwick & Silverman (1982) to provide K_{12} -function, which describes interactions between two point patterns, i.e. bivariate patterns (e.g. two species) which generate their own spatial distributions in the observational window (under assumption of isotropy and stationarity). In a circle of radius r , whose centre is on an arbitrary point of type 1, $\lambda_2 K_{12}(r)$ is the expected number of points of type 2 in r , with its symmetric correspondence (i.e. $\lambda_1 K_{21}(r)$) providing the expected number of type 1 points within r of an arbitrary point of type 2 (Goreaud & Pélissier 2003).

Whatever the function considered, K or K_{12} , we used their linearized forms, L and L_{12} respectively, to stabilize the variance of estimated value and ease interpretation. These linearized forms are estimated with the square-root of the ratio of the function on π , subtracted by radius at every interval distance, e.g. :

$$L_{12}(r) = \sqrt{(K_{12}(r)/\pi)} - r.$$

L and L_{12} have been computed on the observed spatial point pattern and on a set of random simulations (i.e. after a randomization process). In this paper, simulated patterns were obtained after 500 randomizations carried out on all fishponds together. This number of computerizations was indeed a good compromise between the number of replicates to compute functions and computation time. Following Hibert *et al.* (2010), we represented the envelopes containing the results of 95% and 99% of the randomizations. Departure of the observed patterns from randomness was considered when their values were outside the 95% randomization envelope. When L and L_{12} values of observed data were upper than the envelope containing 95% of the randomisations, the observed point pattern was considered as being clustered. When these values for observed data were conversely lower than the 95% envelope, the observed point pattern was considered as being regular for L , or as reflecting inhibition for L_{12} .

Mute swans distribution within fishponds

Because only fishpond with breeding swans (pairs and families) were selected, aggregation of swan events within fishponds was expected. L was computed for both observed points and randomisations to measure spatial dependence between mute swan observations. On every fishponds we randomized swan locations with the constraint of sampling the same number of points than the number of swan points actually observed on that fishpond.

Null model 1 : Mute swan and waterbird spatial distribution within fishponds

In Null model 1, we measured the relationships between swan and waterbird distributions over fishponds under a hypothesis of independence. All waterbird species had to be considered together, because there were too many fishponds with few observations per guild to separate these, which otherwise would have generated inconstancy in results.

Since breeding swan points were few and *a priori* clustered within fishponds, it was easier to randomize swan points than the location of other, more numerous waterbirds. Thus, waterbirds points on each fishpond remained unchanged during the process, which actually randomized the position of swans (translated and rotated within its fishpond) while preserving their structure (i.e. locations of the different swan event respective to each other).

Null model 2 : Mute swans locations according to waterbird presence probability

Due to potentially shared preferences of swans and waterbirds for some aquatic habitat features, both could conglomerate within specific areas at the scale of the fishpond. We thus pushed the analysis further by measuring if swans use the same fishpond areas than do the other waterbirds, rather than just measuring if swan and waterbird points are more or less distant from each other as done above. We here considered a second null model, which assumed there are no interactions between mute swans and other waterbirds.

We estimated a density probability function (dpf) for waterbird likelihood of presence within fishponds, smoothing waterbird points with the kernel method (Wand & Jones 1995). The least square cross validation method failed to converge while trying to estimate the smoothing parameter, owing to numerous waterbird points at short distance. We therefore relied on a visual appreciation of the smoothing parameter following Wand & Jones (1995) recommendation in such cases. We then identified swan clusters with an ascendant hierarchical classification based on distance between swan points. We first assessed waterbird dpf value where swan clusters were actually located then, like in precedent steps (rotation, translation – see Null Model 1), we randomized swan cluster barycentres within the areas used by the other waterbirds (i.e. on waterbird points), and recorded for each randomisation the dpf value where swan clusters were randomly positioned.

We used R software version 2.10.1 (R Development Core Team 2009) with *adehabitat* package (Calenge 2006) and *splanx* (Barry & Peter 2010).

RESULTS

Waterbirds were mapped on 77 to 80 fishponds per survey. Breeding swans with complete mapping of all waterbirds were obtained on 31 fishponds during survey 1, 21 fishponds during survey 2 and 22 fishponds during survey 3. Over the three surveys, swans were considered as breeding (i.e. brooding, observed with cygnets or observed while building the nest) on a total of 36 different fishponds. All surveys pooled, a total of 1,995 points (waterbirds) were mapped, which corresponded in decreasing order of abundance to Coot, diving ducks, dabbling ducks and mute swans. The average number of points mapped per fishpond with breeding swans was maximum during survey 2 and minimum during survey 3 (Table 1).

Table 1 : Number of points mapped on breeding swan fishponds during each survey.

	Survey 1 Mid-April to mid-May	Survey 2 Mid-May to early June	Survey 3 Early to late June
Mute swan	60	47	40
Coot	389	309	205
Diving ducks	254	198	189
Dabbling ducks	115	138	51
Total number of points	818	692	485
Mean number of points \pm standard-error	26.4 \pm 2	33 \pm 4	26.9 \pm 3.3

Visual examination of dot maps (see e.g. Figure 1 for survey 1), suggested waterbird distribution had a particular structure on fishponds (i.e. was not at random). Some factors like e.g. bank proximity apparently drove the distribution of waterbirds over fishponds. Mute swan locations were few per fishpond, 1 to 3 points in most cases. These swan points were indeed clustered and seemed to be located close to the other waterbirds.

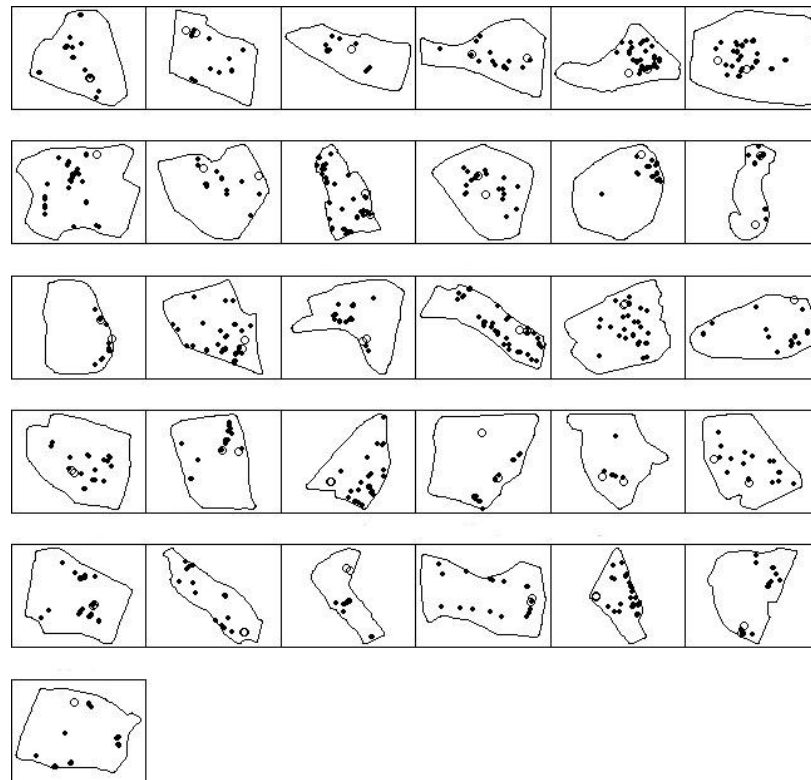


Figure 1 : Dot maps of the 31 fishponds with breeding swans during survey 1. Circles represent swans and black points represent waterbirds (ducks and coots). Dot maps are not to scales.

Structure of swan point pattern within fishponds

Actual swan points were highly clustered over fishponds (Figure 2), as their L value was clearly above that of the randomisation envelope (i.e. their distribution derived from randomness) for distances between 0 and 250 m, during all three surveys. The strongest increase of L occurred at very short distance (0 to 20 m) during all surveys. These results confirm the first observation from dot maps: breeding swan points generate clusters within fishponds. These clusters of swan events have been taken into account during the following analyses.

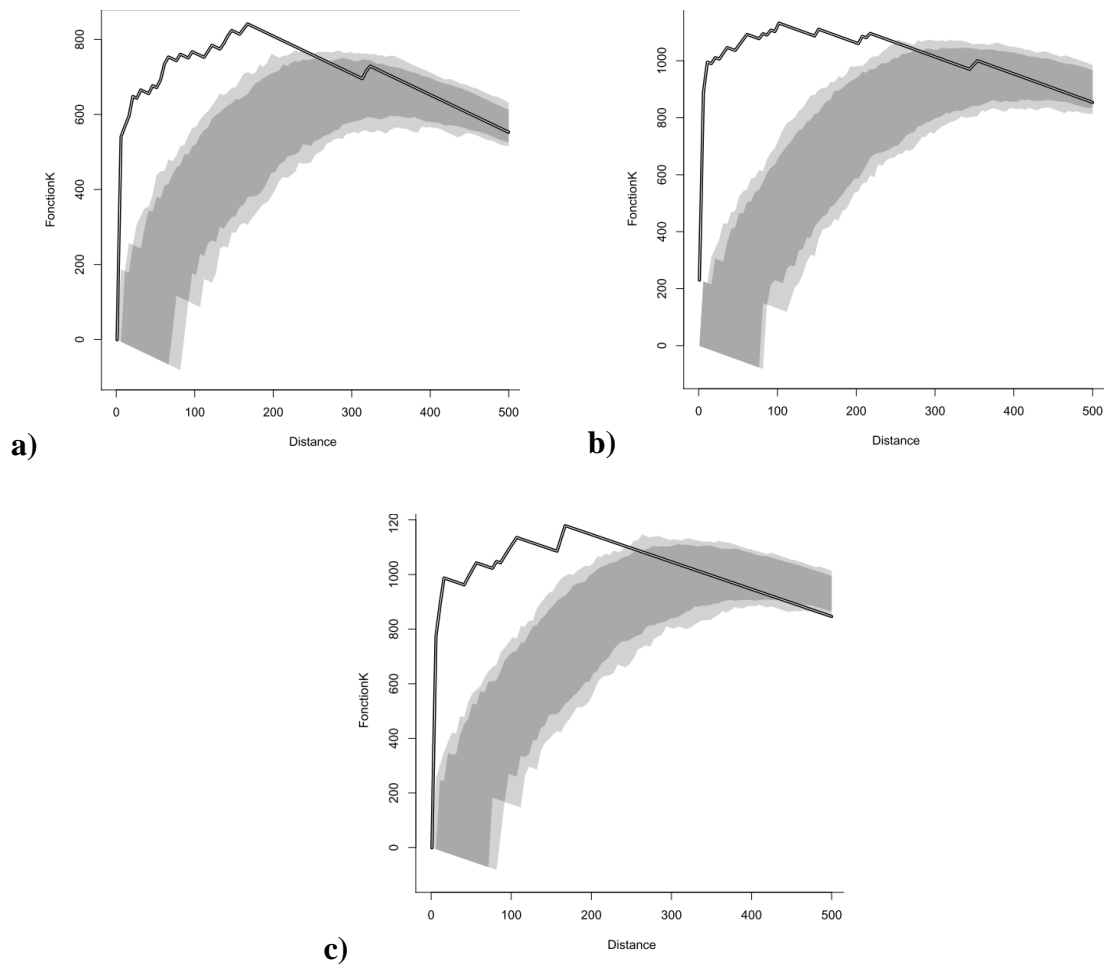


Figure 2 : L function of swan events on fishponds for survey 1 (a), survey 2 (b) and survey 3 (c). The black line indicates the observed pattern. Dark and light grey envelopes encompass 95% and 99% of the 500 randomizations, respectively. For all surveys, the observed patterns derive from randomness (i.e. are above the 95% randomizations envelope) between 0 and 250 metres.

Distribution of swans according to waterbird presence within fishponds

Analyses of the L_{12} revealed swan aggregation around waterbirds during all three surveys (Figure 3), i.e. swans were more numerous in the vicinity of waterbirds than expected if the former spread randomly within fishponds. Aggregation of swans around waterbirds occurred within a maximum radius of 135 m, with few exceptions (see Figure 3). However, the magnitude of the difference between observed and randomized patterns depended on surveys. The weakest aggregation was observed during survey 1, while aggregation was the clearest during survey 2.

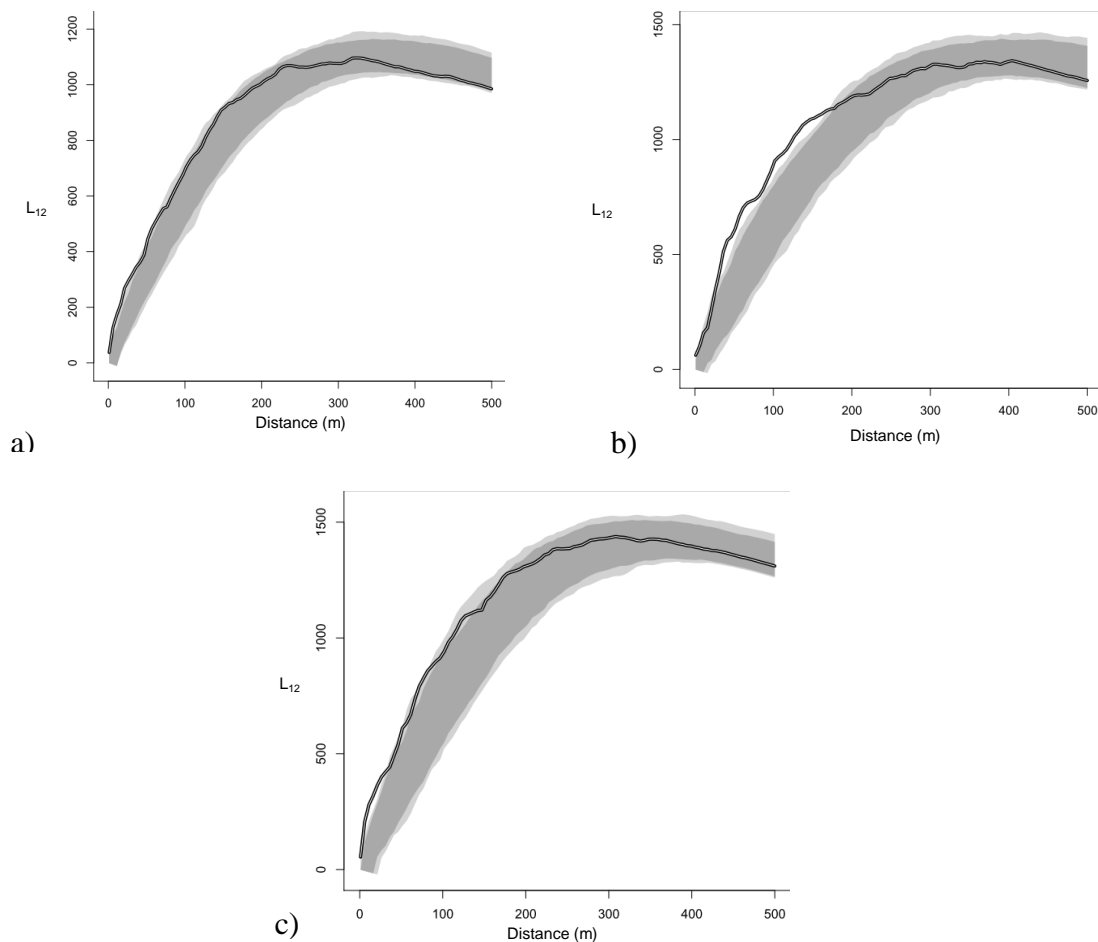


Figure 3 : L_{12} function of the interaction between breeding swans and waterbirds on fishponds for survey 1 (a), survey 2 (b) and survey 3 (c). The black line indicates the observed pattern. Dark and light grey envelopes encompass 95% and 99% of the 500 randomizations, respectively. Observed patterns derived from randomness between 0-45 m, 55-75 m and 145-160 m for survey 1 - between 0-5 m and 30-175 m for survey 2 and between 0-135 m for survey 3.

Swan distribution compared to other waterbird main presence areas

A 15 m smoothing parameter on waterbird points was selected to calculate dpf. This distance was adequate to identify waterbird cores of presence and avoid excessive smoothing (Figure 4). The above analyses revealed that swan clustering was particularly strong within a 20 metres radius. We identified swan clusters on fishpond for every survey within a 20 m distance with an ascendant hierarchical classification, i.e. the minimum distance between observations within cluster is smaller than 20 m. We ensured swan clusters were located randomly with L (not shown). For all three surveys, dpf value around actual breeding swan cluster barycentres was much lower than that recorded when swan clusters were randomized

over waterbird cores of presence (Figure 5). The null model of shared preferred areas with no interactions between swans and the other waterbirds can therefore be rejected: breeding swans were not located within waterbird cores of presence, but rather in areas of lower waterbird density. The results were similar with 50 m and 100 m smoothing parameters (not shown), suggesting the value of the smoothing parameter did not affect this result.

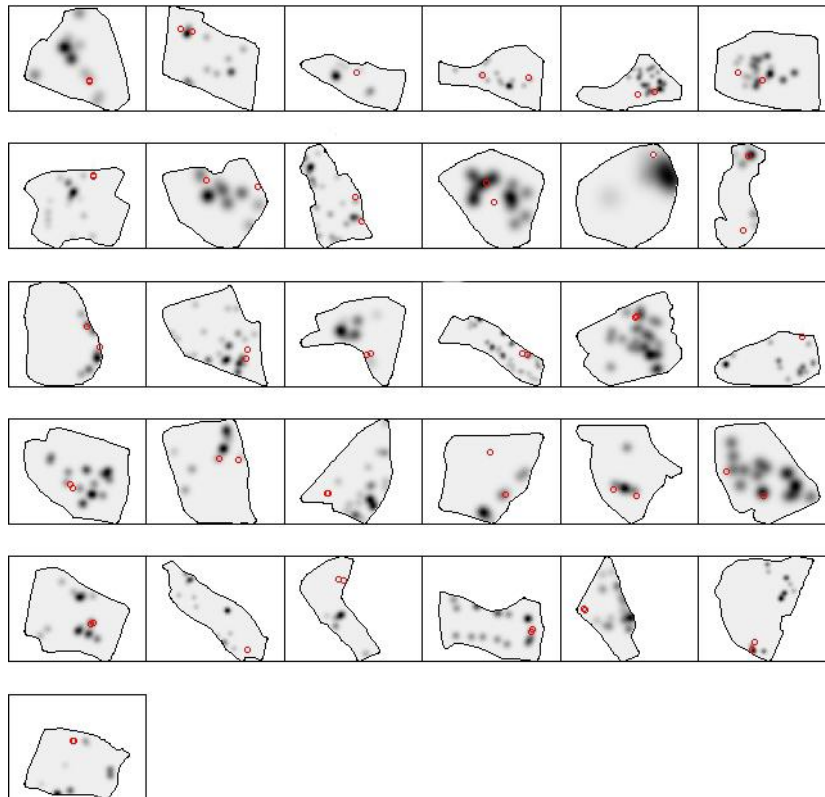


Figure 4 : Smoothing of waterbirds with the kernel method during survey 1 to measure the density probability function. Smoothing parameter was fixed visually to 15 m (see text). An increasing dark grey level indicates higher waterbird density probability function. Circles represent swans.

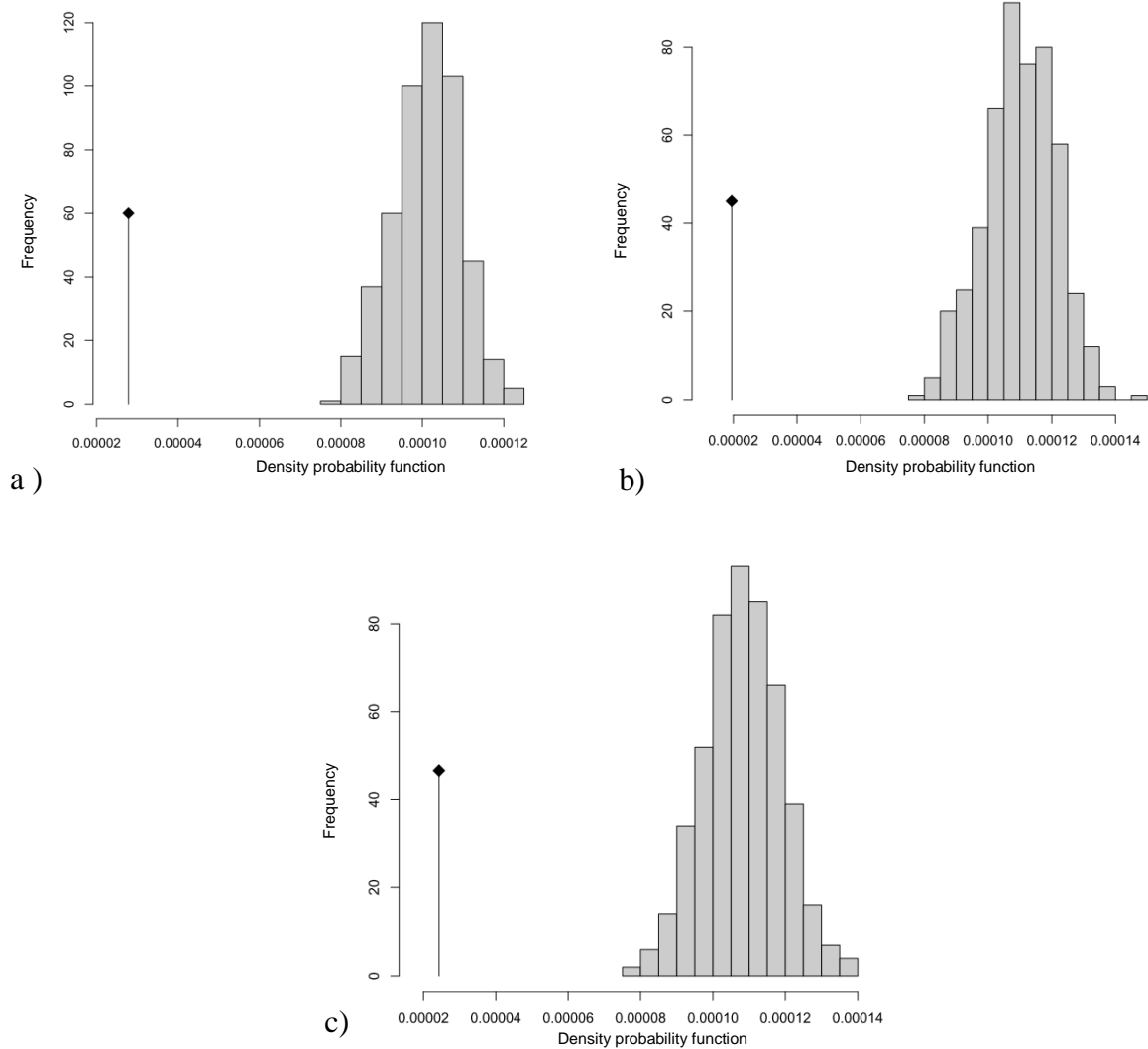


Figure 5 : Density probability function of waterbirds where swan clusters were randomly positioned (bar plots), and actual density probability function where swan clusters were observed in the field (black point) for survey 1 (a), survey 2 (b) and survey 3 (c).

DISCUSSION

Our results highlight that waterbirds and breeding mute swans can simultaneously use the same areas within fishponds, breeding mute swans even being closer to the other waterbirds than expected if the two distributions were independent. Such aggregation process occurs at a relative large distance on fishponds (up to ca. 130 m). However, mute swans are located within areas of lower waterbird density. These results suggest breeding swans do not exclude other waterbirds either from fishponds altogether (see Gayet *et al.* in press), nor from some areas within fishponds, even if they are known to behave in a territorial way towards other waterbird species in specific ecological contexts (e.g. Conover & Kania 1994).

The decreasing number of breeding swans observed especially between period 1 and 2 is likely to reflect fishpond desertion after brood failure (be this failure due either to natural causes or to illegal destruction), swans then leaving their territory to join non-breeders in moulting flocks (Coleman *et al.* 2002). The limited number of mute swan points observed per fishpond and their clustering at short distance are simply reflecting the way we selected study sites, i.e. only fishponds with breeding swans. Here, swan events corresponded to pairs or families with cygnets, which are always close from each other, hence the clusters observed. Despite this local clustering of swan events, we detected that swans were closer from the other waterbirds than expected by chance in a radius over 100 m. In other words, mute swan proximity with waterbirds is higher than that of random points spread on the entire fishpond, though swans were generally not in the core areas of other waterbird presence (Hypothesis 2 confirmed).

That swans and other waterbirds did not have exactly matching cores of higher presence may indicate they do not share exactly the same habitat preferences, owing for example to different biological requirements and abilities to reach food. Pöysä (1983) indeed identified two main habitat use strategies on Finnish eutrophic lakes : diving ducks generally occupying the centre of the waterbody, whereas dabbling ducks and coot relying on the edges and shallow parts to a greater extent. The situation may be even more extreme with swans given their very large size compared to other waterbirds. Pöysä & Sorjonen (2000) considered that expanding whooper swan (*Cygnus cygnus*) populations found a vacant niche when they started to recover in Nordic lakes. Such a differential habitat use may allow coexistence of species within a bounded environment like most aquatic ecosystems are (see Guillemain *et al.* 2002). Further analyses taking into account habitat properties (e.g. depth, reedbeds) as covariates in the modelling process (e.g. the function K_{inhom} see Baddeley & Turner 2005) would be necessary to test this and hence to assess the potential role of habitat heterogeneity (e.g. depth) on the pattern of points observed. It was not possible with the present dataset to assess if individuals from some guilds (i.e. herbivores) were closer to swans than other waterbird guilds, because the number of points per guild was too low. Only a massive increase in fishpond sample size may allow testing such patterns in the future, which will provide some insight into whether different habitat preferences between swans and some or all other waterbirds was responsible for their differential distribution.

Nevertheless, swans and the other waterbirds were more closely distributed than what a random process would have produced. This may be related to mute swans having an attractive effect on the other waterbirds, stretching them from their core areas of presence. Swans

indeed potentially rely on food that is inaccessible to other species, owing to their large size (Oksanen *et al.* 1979). This may for instance provide some waterbirds with an easier access to deeper macrophyte beds in the fishpond: swans often bring plants back to the water surface before ingesting them. By doing so, they make some resource available to other waterbirds unable to reach the macrophyte beds themselves. Such a relationship may hence take the form of commensalism (e.g. Källander 2005), which may explain why some waterbirds are closer to swans than expected by chance. Coots for instance were observed feeding behind foraging mute swan families during the present surveys (personal observations). Simultaneous behavioural recordings of swans and associated waterbirds may help assessing if such commensalism occurs frequently enough to explain the distribution of waterbirds relative to swans. That the other waterbirds were closer to swans during survey 2 may actually be due to the fact that this period corresponds to when cygnets are the youngest: this is when adult swans often collect vegetation and bring for the cygnets to feed on it (Cramp *et al.* 1986), thus increasing commensalism opportunities for the other species.

Despite spatial point patterns have poorly been used for waterbird studies so far, the present study shows they are an efficient tool to understand ecological processes in addition to patterns within such communities. They may in particular be a very powerful tool to test presumed detrimental effects of new species arrival in environments where they are assumed to have a despotic behaviour. Such methods may hence help deriving appropriate management and conservation policies from distribution patterns of wildlife species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We deeply thank the Conseil Général de l'Ain, the Direction Régionale de l'Environnement Rhône-Alpes, the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain (FDC Ain), the Fédération Nationale des Chasseurs and the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) for their financial support. We also warmly thank Clément Calenge and Fabrice Hibert for their very precious help with the statistical analyses, as well as Daniel Rousset (FDC Ain) and Laurence Curtet (ONCFS) for their help with this study. We are grateful to the landowners who allowed us working on their fishponds.

Article 6: Combined effects of Mute swan (*Cygnus olor*) grazing intensity, plant growth stage and fishponds trophic status on macrophyte abundance and diversity.

GAYET G., GUILLEMAIN M., FRITZ H., MESLÉARD F., BÉGNIS C., COSTIOU A., BODY G.,
CURTET L., BROYER J.

En revision dans Aquatic Botany



ABSTRACT

The mute swan (*Cygnus olor*) is one of the largest herbivorous waterbirds in the world. Its population increased dramatically over the last decades in Western Europe, leading to concerns about its potential impact on aquatic ecosystems. Indeed, the consequences of waterfowl grazing for fishpond macrophytes remain poorly investigated, although fishponds' animal communities and economic value both largely depend on them. We carried out an experiment in the Dombes region (Eastern France) with 116 exclosures on 29 fishponds. Our aim was to assess the impact of swan grazing on aquatic macrophyte presence, abundance and structure during the growth season (April to July). We also considered the potential effect of plant growth stage, swan density (i.e. number of swan.days/ha) and fishpond trophic status on macrophyte communities. Swan grazing negatively affected the presence and abundance (cover) of macrophyte communities. Depletion was more pronounced later in the season, presumably because plants could not compensate for herbivory to the same extent after having reached their mature stage. Such effects were exacerbated by longer swan residence per hectare during earlier stages of the growth season. During the later stages of the growth season, the impact of swans was buffered by the trophic status of fishponds. Furthermore, swan grazing negatively affected macrophyte community structure (diversity and equitability), suggesting that mute swan may promote the dominance of a few macrophytes species. The impact of the expanding population of mute swans should be monitored in the future, since both the repeated use of the same fishponds by birds and their expansion within the landscape may lead to more acute and broader consequences for macrophyte beds over the long term.

INTRODUCTION

Macrophytes play a key role in aquatic ecosystems. These plants regulate biogeochemical cycles (Conley, 2000) and provide habitats and food for a wide variety of animals: macroinvertebrates (Gregg & Rose, 1985 ; Jeppesen *et al.*, 1998 ; Mitchell & Perrow, 1998), waterfowl adults and broods (Staicer *et al.*, 1994 ; Perrow *et al.*, 1997), as well as fish (Crivelli 1983; Rozas & Odum, 1988). Many factors may affect macrophyte growth (listed in Lacoul & Freedman, 2006). Though it has long been considered to play a minor role among these factors (Lodge, 1991), hydrophyte depletion by grazing herbivores has received a growing interest over the last decades. Indeed, grazing has a wide range of possible effects on aquatic plant communities, by modifying dominance relationships (Santamaria 2002; Rodriguer-Villafane *et al.*, 2007), limiting abundance (Idestam-Almquist 1998; Rodriguez-Perez & Green 2006) or indirectly stimulating the development of the consumed resource (Sandsten & Klaassen 2008).

The growing interest in herbivore/macrophyte relationships also partly results from the expanding populations of some grazers, such as large waterbirds. Numerous studies on geese and swans have shown a wide range of vegetation responses to herbivory by these animals (Esselink *et al.*, 1997; Badzinski *et al.*, 2006; Gauthier *et al.*, 2006; Tatu *et al.*, 2006; O'Hare *et al.*, 2007; Hidding *et al.*, 2009). Most of these studies conclude that swans have a negative effect on macrophyte abundance, but most work has been carried out on large lakes, rivers, estuaries and coastal areas. Conversely, few studies have considered the potential impact of swans on inland ecosystems such as fishponds (non-flowing shallow freshwater ecosystems), despite the particularly high population growth rate of swans in such habitats, where macrophyte communities also face specific constraints. Mute swan is an expanding species in Europe since the 1970s (BirdLife International, 2004), and fishponds also represent a large proportion of available wetlands in the continent. Potential depletion of macrophytes by swans is therefore a major concern in such ecosystems: a mute swan is considered to consume 3 to 4 kg of aquatic vegetation daily (Cramp *et al.*, 1986). Moreover, it has been suggested that losses generated by grazers may also result from non-consumptive destruction in aquatic ecosystems, e.g. disturbance generated by herbivores during their foraging activities (Lodge 1991). Eventually, grazing may also have longer-term consequences in addition to the effect on vegetation biomass, through changes in species richness and abundance (Lodge & Lorman 1987). Being one of the largest waterbird species, mute swans may disturb macrophyte beds over large areas in fishpond ecosystems, thereby affecting macrophyte communities and other components of the aquatic ecosystem both quantitatively and qualitatively.

It is likely, however, that the potential impact of swans on macrophytes may vary over the year, depending on the period and intensity of grazing, as well as nutrient availability. Indeed, the compensatory response of plants to grazing decreases over the growth season (Maschinski & Whitham 1989). The relatively short stay of numerous birds in moulting flocks and the repeated use of the same waterbody by a territorial nesting pair over the breeding season should thus entail very different consequences (Tatu *et al.* 2006). Theoretically, macrophytes should also be affected differently by swans depending on the trophic status of the waterbody, as has been suggested in other ecological contexts (e.g. Maschinski & Whitham 1989 ; Hawkes & Sullivan 2001). Most earlier studies on grazing processes in aquatic ecosystems have considered the potential effects of the grazing period, residence and waterbody trophic status separately, although it is likely that these factors have combined effects. We thus considered here how these factors simultaneously interact with grazing in affecting the dynamics of macrophyte communities. Our aim was to assess how mute swan may affect the presence and structure of macrophyte beds, by investigating the following questions : (1) Does mute swan grazing affect the presence, abundance and structure of macrophyte communities during the plant growth season ? and (2) If depletion of macrophytes by swans is significant, does it vary with time, bird stay and the trophic status of fishponds ?

METHODS

Study area

The study took place in the Dombes region (Eastern France 45°57'N, 05°02'E), which contains 1,450 freshwater fishponds of 7.3 ha (\pm 0.2 SE) on average. In Dombes, macrophyte beds play an important role for duck broods, fish spawning (mainly carp *Cyprinus carpio*) and many other animal taxa. The main macrophytes in the area are Eurasian water-milfoil (*Myriophyllum spicatum*), various-leaved pondweed (*Potamogeton gramineus*), curled pondweed (*Potamogeton crispus*), holly-leaved naiad (*Najas marina*), brittle naiad (*Najas minor*) and pond water-crowfoot (*Ranunculus peltatus*) (Curtet, unpublished data), but macrophyte communities differ greatly between fishponds. Mute swans nested in the area for the first time during the 1970s. The population then gradually increased and reached ca. 1,000 individuals (Benmergui *et al.* 2005).

Study sites, period and experimental design

The experiment to assess the impact of mute swan on aquatic macrophytes was carried out on 29 fishponds (mean area: 16.4 ha \pm 1.9 SE) in 2008 and 2009, from April until the end of July. Fishponds known to be regularly used by nesting and moulting swans were selected.

The experimental design comprised an enclosure (i.e. an area that was inaccessible to mute swans but accessible to the other herbivores, such as coot *Fulica atra*, carp and coypu *Myocastor coypus*, which were all observed inside the enclosures), and four open plots (accessible to all species including swans) (Figure 1). The enclosure was made of 1.2m high wire netting (mesh size 0.15 m) delimiting an area of 5 x 5 m². Two threads between the opposite corners of the enclosure prevented swans from entering the area from above. Due to potential consumption by swans from the outside, the outer 1 m of the enclosure was not considered in the analyses (so that the effective enclosure area was 9m²). Each open plot was 10 m from the enclosure, and positioned in areas of similar depth to that of the enclosure. A pole was placed in the centre of each 4m² open plot. We identified quadrats of 1m² by numbering them in open plots and enclosures. Four such experimental sets (one enclosure and four associated 4m² open plots) were used per fishpond, hence a total of 116 experimental sets.

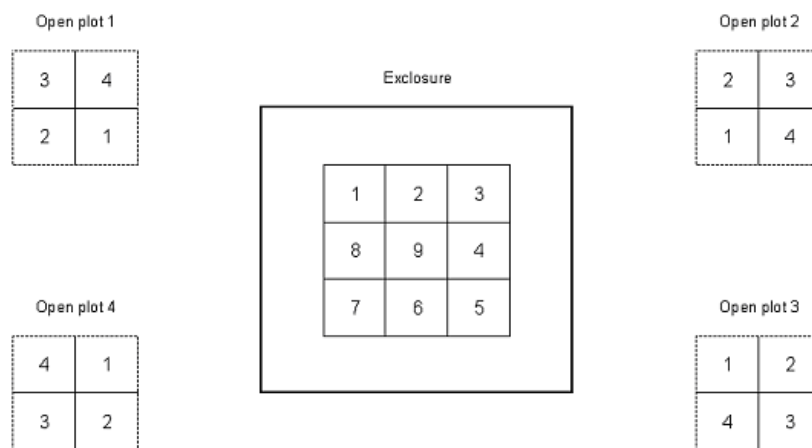


Figure 1: Experimental design with the enclosure area inaccessible to swans (n = 9 quadrats of 1 m²) and its four associated open plots available to swans (n = a total of 16 quadrats of 1 m² each).

Fishpond trophic status

Fishponds are heterogeneous meso-eutrophic ecosystems. Since one of the aims of the study was to unravel the relative effect of nutrient availability compared to the potential effect of swans, we measured the fraction of nutritive elements contained in interstitial water,

following Enell & Löfgren (1988). Sediment samples were taken with an Ekman grab on each site in March, so as to assess the amount of nutritive resources available to macrophytes during spring and summer. Sediment was sampled at three random points per fishpond, and interstitial water was obtained by aqueous extraction after mixing of the three samples. Physico-chemical parameters measured were total phosphorus, Kjeldhal nitrogen, pH, Ca^{2+} and orthophosphates. A Principal Component Analysis (PCA) was used to rank fishponds on a trophic gradient after their coordinate on the first axis (not shown). The major structuring parameters in the PCA were total phosphorus, Kjeldhal nitrogen and orthophosphates, which all highly contributed to the definition of the first axis (63%), the second axis explaining 22% of the total inertia.

Swan.days and non-destructive vegetation measurements

Swans were counted weekly from April until the end of July. The total number of swan.days (number of birds time their length of stay) from the beginning of the experiment was then calculated monthly so as to get an estimate of swan grazing intensity on macrophytes. In order to control for the influence of fishpond size in assessing the effect of swan stay, the total number of swan.days was calculated per area unit, i.e. swan.days/ha. Swan.days/ha thus represents the grazing intensity exerted on macrophytes for a given site.

Plant cover was estimated in each 1 m² quadrat within exclosures (n= 9 quadrats each) and associated open plots (n = 16 quadrats each), the last week of May, June and July. In each quadrat, total plant cover and species composition (10% percentage classes) were visually estimated. Monthly measures represent stages in the growth season, and allowed testing for the effect of grazing depending on when this occurred.

Vegetation biomass

Destructive measurements of vegetation biomass through plant harvest were taken at the end of the monitoring period, before the exclosures were taken out from fishponds in July. This provided an exhaustive measurement of the absolute response of the macrophyte community to swan depletion (i.e. all plant species in the water column were recorded) at the end of the experiment. Vegetation biomass varied greatly between fishponds, and was so high in some cases (i.e. > 3 kg fresh mass/m²) that it was impractical to sample all quadrats. Vegetation was thus sampled on 109 experimental sets (7 experimental sets were removed due to minor problems during July). 8 quadrats systematically selected per set were sampled (4 in the exclosure plus 4 in associated open plots), except for 18 experimental sets where

vegetation was so abundant that only one or two quadrats were sampled. Biomass samples were collected within each 1m² quadrat after it was delimited by a 1m high and 1mm mesh size net, fixed with 4 poles in the corners. Collected vegetation was then dried for 72hours at 55°C before being weighed (to the nearest 0.1 g) separately for each species in each quadrat being sampled.

Dry biomass and plant cover measured in July were significantly correlated within quadrats (ρ_{spearman} : 0.85 ; p-value < 0.001), which confirmed that the non-destructive plant cover measurements in May, June and July were appropriate indicators of vegetation biomass in the water column.

Statistical analyses

The number of experimental sets considered during each step of the analyses was constrained by two parameters : the fast dynamics of macrophyte communities between and within fishponds over months (i.e. overall plant presence and plant species varied significantly), and the nature of the questions being considered.

Firstly, we aimed at testing whether swan grazing caused macrophytes to gradually disappear, with a potentially combined effect of trophic status and swan stay. To identify such a process, we used a binary response variable (hereafter termed variable PRESENCE): quadrats with aquatic macrophytes were scored 1, as opposed to 0 where plants were absent.

Secondly, we analyzed the effect of swan grazing on macrophyte abundance. Only experimental sets that contained macrophytes during at least one month were retained for this analysis. We estimated mean cover (in %) and mean biomass (in g dry weight) differences between enclosure and open plots for all these fishponds in April, May and June. Differences in mean values were tested using Wilcoxon tests. Even when only experimental sets that contained macrophytes for at least one month were considered, there was still a large number of quadrats with no vegetation, leading to a non-Normal distribution of the data. To overcome this problem, we therefore computed mean plant cover on a monthly basis on comparable areas for each experimental set, by systematically selecting and pooling data from the eight quadrats from open plot 1 and 3 on the one hand, and the nine enclosure quadrats (see figure 1) on the other hand. For dry biomass, the mean value was also computed monthly outside and inside the enclosure of each experimental set. The difference between mean cover (termed COVER) and mean dry biomass (termed BIOMASS) in enclosure and open plots was calculated for all experimental sets, and we analyzed how trophic status or swan stay may

buffer or, conversely, increase potential differences between areas that were accessible to swans (open plots) or not (exclosures).

Thirdly, we tested whether swan grazing affects the structure of macrophyte communities. Each month, experimental sets that contained several species in at least one quadrat were selected to measure the consequences of grazing activity. The number of such experimental sets varied over months, which prevented us from testing for combined effects of swan stay and trophic status with grazing activity over the growth season. We thus limited the analyses to the grazing effect (i.e. without covariates) on macrophyte community composition for April, May and June. We used Shannon's index of diversity (H') (Shannon & Weaver 1949) in addition to equitability (E) to assess community composition independently from species richness. Indices were derived from the plant cover value for each species estimated monthly in the quadrats. As H' and E on quadrats deviated from Normality (due to a large number of quadrats with zero values), we computed these indices on two sets of pooled quadrats in each exclosure (first vegetation set : quadrat 1, 2, 7, 8; second vegetation set : quadrat 3, 4, 5, 6), and in two open plots of 4 quadrats each (first vegetation set : open plot 1; second vegetation set : open plot 3). This featuring of quadrats within experimental sets decreased the distance between open plots and exclosure areas, and thus increased the chance of meeting similar macrophytes beds (see Figure 1).

We used a General Linear Mixed Model (GLMM) to analyse data separately for each month, as explained above. GLMMs allow specifying a random effect, which corresponded here to the nested structure of the experiment, as well as fixed effects. For PRESENCE, fixed effects were swan grazing ("GRAZING", i.e. exclosures versus open plots), swan stay ("STAY" in swan.days/ha) and fishpond trophic status ("TSTATUS", i.e. the coordinate of a fishpond on the first PCA axis). Single terms were included simultaneously in the complete model as well as key interactions only (i.e. GRAZING*STAY and GRAZING*TSTATUS for COVER), as advocated by Bolker *et al.* (2008). COVER, STAY and TSTATUS were considered in the same initial model. GRAZING was the only fixed parameter considered for H' and E . Non-significant terms (at $P = 0.05$) were gradually removed from the models in a backwards-stepwise procedure. R 2.10.1 software was used for all statistical tests (R Development Core Team, 2009).

RESULTS

Swans used all 29 fishponds during the study period. One fishpond was only temporarily occupied, 2 fishponds were used as flocking sites and 26 as nesting sites. Among

the nesting sites, 15 were genuine breeding sites, i.e. adults with cygnets occupied the fishpond during at least one month, as opposed to the other 11 fishponds where no family was ever observed though adult swans may have used the site, including after clutch failure. Swan stay thus differed markedly between fishponds, depending on the duration of swan presence, the number of swans and fishpond size (Appendix A). Swan stay (swan.days/ha) was negatively, but not strongly, correlated with fishpond size (May: $\rho_{\text{spearman}} = -0.40$, p-value = 0.03 ; June: $\rho_{\text{spearman}} = -0.33$, p-value = 0.08 ; July: $\rho_{\text{spearman}} = -0.26$, p-value = 0.17).

Each month, 19 to 24 fishponds contained macrophytes. Macrophyte communities varied significantly between months, and differed between fishponds (Appendix A). 4 fishponds never contained aquatic macrophytes, and were hence only considered for analyses of GRAZING effect on PRESENCE with TSTATUS and STAY below.

Presence of macrophyte beds within experimental sets

Owing to drought or other minor problems, a few experimental sets could not be monitored every month. The true presence of aquatic vegetation was recorded in 70 experimental sets in May and 82 experimental sets in June among the 114 monitored, and 52 in July among the 105 monitored. In May, the final model to explain the presence of macrophytes only included the interaction between swan stay and swan grazing (Table 1): indeed, grazing at a high swan density had a measurable and significantly negative effect on the presence of aquatic macrophytes (see example Figure 2a). In June and July, the final models only included the effect of swan grazing, which was negative and statistically significant to describe the presence of macrophyte beds: macrophytes were less likely to be present where swans could graze (i.e. in open plots as opposed to exclosures) (see example Figure 2a and 2b). The magnitude of the effect of grazing increased in June and July compared to May.

Table 1: General linear mixed models selected after a backwards stepwise model selection process to measure the potential effect of swan grazing (GRAZING), swan stay (STAY) and fishpond trophic status (TSTATUS) on the presence of a plant cover (PRESENCE).

	Estimate ± SE	z	P
PRESENCE May (n: 29 fishponds and 114 experimental sets)			
Intercept	-2.24 ± 1.64	-1.37	
GRAZI			
NG	0.04 ± 0.37	0.12	
STAY	0.04 ± 0.07	0.63	
GRAZING*STAY	-0.08 ± 0.02	-4.69	***
June (n: 29 fishponds and 114 experimental sets)			
Intercept	1.13 ± 1.35	0.84	
GRAZING	-2.05 ± 0.18	-11.39	***
July (n: 29 fishponds and 105 experimental sets)			
Intercept	-2.89 ± 2.41	-1.20	
GRAZING	-1.78 ± 0.24	-7.29	***

“***”: p < 0.001 ; “**”: p < 0.01 ; “*”: p < 0.05 ; “.”: p < 0.1

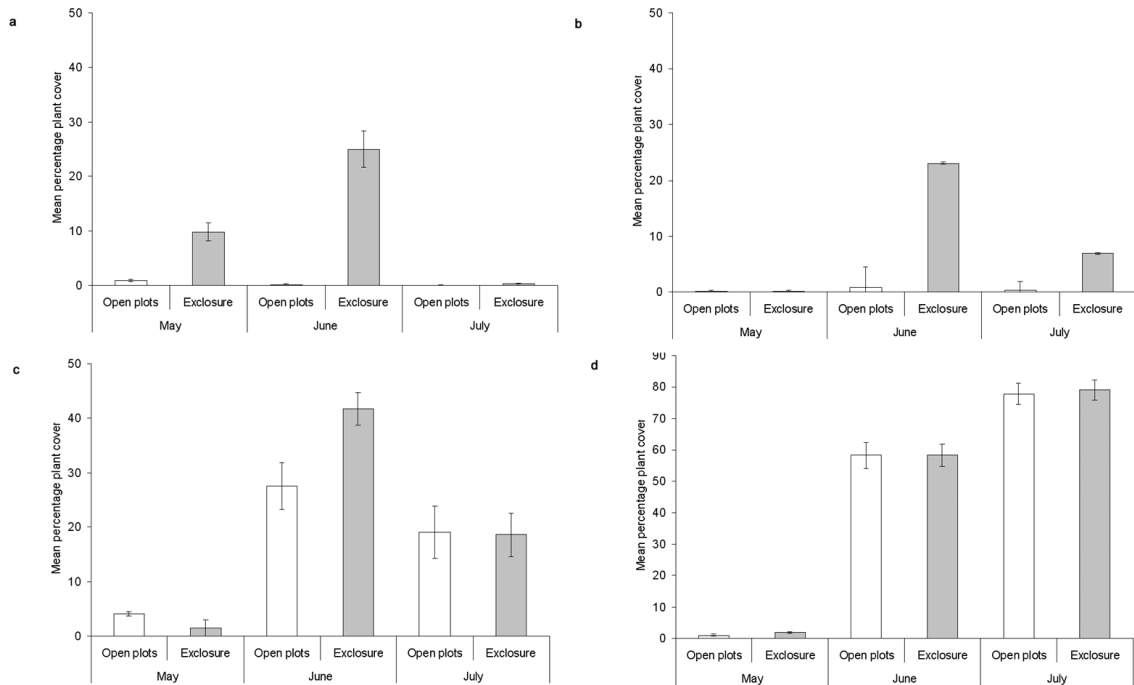


Figure 2 : Mean macrophyte cover in experimental sets in May, June and July on a sample of four fishponds (a : fishpond number 10 with high swan density, b: fishpond number 18 with strong swan effect, c : fishpond number 4, a highly eutrophic waterbody and d : fishpond number 3 without strong differences observed). See appendix A for more details on these fishponds.

Abundance of macrophyte beds

Twenty-five fishponds contained macrophytes beds at least once within experimental sets, providing 90, 89 and 80 experimental sets available for analyses in May, June and July, respectively. Plant cover was $2.1\% \pm 1.3$ (SE) lower (Wilcoxon test: $V=74 - p=0.05$) in open plots than in exclosures in May. The corresponding value was $5.8\% \pm 1.7$ (SE) and was also significant (Wilcoxon test: $V=34 - p=0.001$) in June. The difference was over 10% on 8 fishponds during May and 11 fishponds during June (Figure 3). In May and June, the final models were the null models, indicating that neither the inclusion of swan stay nor that of trophic status had a significant effect on vegetation depletion rate by swan grazing (Table 2). The mean cover difference was $-3.3\% \pm 1.3$ (SE) between exclosures and associated open plots in July on the 25 fishponds (Wilcoxon test: $V=40 - p=0.03$). The difference was over 10% on 6 fishponds during July (Figure 3). The final model in July retained trophic status as a single factor, with a negative effect, meaning that the negative effect of Grazing was buffered by higher trophic status (i.e. differences between open plots and exclosures were smaller in more eutrophic fishponds; see Figure 2c, one of the most eutrophic fishponds). In some fishponds only minor differences were observed anyway throughout the monitoring period (see example Figure 2d).

Eighty-four experimental sets on 24 fishponds contained at least one quadrat with dry biomass over 0g. In such experimental sets, mean plant dry biomass was $7.8\text{g} \pm 4.1$ (SE) (Wilcoxon test: $V=186 - p=0.06$) lower in open plots than in exclosures. The difference was over 25g on 5 fishponds during July (Figure 3). However, neither TSTATUS nor STAY had a significant effect on the magnitude of the difference in average biomass between open plots and exclosures (Table 2).

Table 2: General linear mixed models selected after a backwards stepwise model selection process to measure the potential effect of swan stay (STAY) and fishpond trophic status (TSTATUS) on mean cover (COVER) and mean dry biomass (BIOMASS) differences observed between enclosure and open plots per experimental sets.

		Estimate ± SE	t	P
COVER	<i>May (n: 25 fishponds and 90 experimental sets)</i>			
	Not significant			
	<i>June (n: 25 fishponds and 89 experimental sets)</i>			
	Not significant			
BIOMASS	<i>July (n: 24 fishponds and 84 experimental sets)</i>			
	Not significant			
	Intercept	-1.55 ± 2.06	-0.75	
	TSTATUS	-3.59 ± 1.33	-0.71	*

“****”: p < 0.001 ; “***”: p < 0.01 ; “**”: p < 0.05 ; “.”: p < 0.1

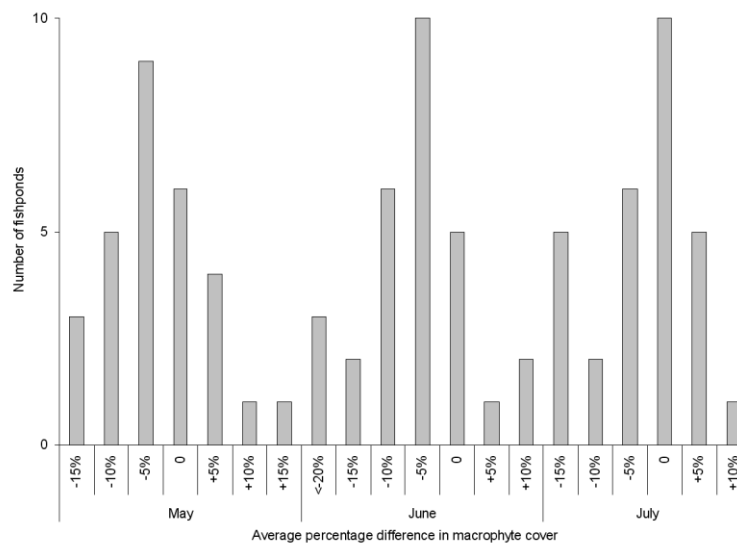


Figure 3: Number of fishponds with a given average % difference in macrophyte cover between enclosures and open plots in May, June and July.

Community structure

Multispecific macrophyte communities were observed in 49 experimental sets on 18 fishponds in May, in 54 experimental sets on 20 fishponds in June and in 31 experimental sets on 15 fishponds in July. Grazing had a significant effect on H' and E in May and June, indicating that the dominance of a few species was enhanced by mute swan grazing, which reduced the diversity of communities (Table 3). Unfortunately, with such heterogeneous macrophyte communities it was not possible to assess which plant species' growth was

promoted by swan grazing. In July, the effect of grazing on H' was weaker, while the effect on E was statistically non-significant.

Table 3: General linear mixed models selected after a backwards stepwise model selection process to measure the potential effect of swan grazing (GRAZING), on the Shannon index of diversity (H') and equitability (E) of macrophyte communities.

	Estimate \pm SE	t	P
<i>May (n: 18 fishponds and 49 experimental sets)</i>			
H' Intercept	0.28 \pm 0.03	8.56	***
GRAZING	-0.08 \pm 0.02	-4.85	***
E Intercept	0.63 \pm 0.04	14.84	***
GRAZING	-0.18 \pm 0.05	-4.05	***
<i>June (n: 20 fishponds and 54 experimental sets)</i>			
H' Intercept	0.28 \pm 0.03	8.31	***
GRAZING	-0.09 \pm 0.02	-4.96	***
E Intercept	0.58 \pm 0.04	14.44	***
GRAZING	-0.18 \pm 0.04	-4.12	***
<i>July (n: 15 fishponds and 31 experimental sets)</i>			
H' Intercept	0.22 \pm 0.03	6.50	***
GRAZING	-0.04 \pm 0.02	-2.21	*
E Intercept	0.23 \pm 0.06	3.56	***
GRAZING	-0.02 \pm 0.03	-0.74	.

“***”: $p < 0.001$; “**”: $p < 0.01$; “*”: $p < 0.05$; “.”: $p < 0.1$

DISCUSSION

Our results clearly demonstrate that grazing by swans induces significant depletion of macrophyte beds within fishponds. As a consequence of mute swan foraging activity, plant presence and abundance as well as macrophyte community structure were all affected. The magnitude of the effect of grazing varied depending on when and to which extent swans stayed during the plant growth season. Similarly, the effect of grazing was also sometimes reduced by higher trophic status. Our results are therefore consistent with those of earlier studies in other ecological contexts, though the interaction between grazing and some covariates was here explicitly documented.

Sondergaard *et al.* (1996) suggested that depletion of macrophytes by waterbirds “*will be greatest in relatively small lakes, in which the total lake surface area is small in relation to the littoral zone*”. Conversely, in fishpond ecosystems, virtually all the open water area is

available to swans due to the generally low depth of such waterbodies. This may explain why we could record high densities of swans independently from fishpond area (since the negative relationship between swan stay and fishpond area, although genuine, was of limited magnitude): the adverse effects of grazing may therefore occur for macrophyte beds independently from waterbody size.

It should be kept in mind, however, that many other factors in addition to grazing by swans may affect the development of macrophyte beds (e.g. Toivonen & Huttunen 1995; Perrow *et al.* 1997; Lake 2003; Mäkela *et al.* 2004). Many of the fishponds without vegetation, or where vegetation was scarce, were among the most eutrophic sites we studied, which could have limited macrophyte development. Some of them also hosted large numbers of Coots during the study period, which could have masked the swan effect through their consumption of vegetation in the enclosures.

The effect of swan grazing was weak at the beginning of the monitoring period (pre-reproductive phase of most aquatic macrophytes), presumably because the growth season was only beginning and aquatic macrophytes could quickly compensate for herbivory. In addition, this weak effect may be combined with the low grazing pressure exerted by swans during this period of the year, when most birds incubate, i.e. juveniles are not yet massively present and swans do not form large moulting flocks either (Cramp *et al.*, 1986). This is supported by the fact that the effect was mostly evident on fishponds where swan stay per hectare was higher. Aquatic macrophytes were absent from fishponds with longer stay in May (Appendix A). The effect of swan grazing then became more pronounced in June and July, when macrophyte beds were fully developed but the plants probably lost most of their ability to compensate for grazing. The intensity of depletion observed over our study period is therefore consistent with the known ontogeny of plants and their resistance strategies, which generally involve an increased tolerance and defence to herbivory during the sapling and pre-reproductive period, whereas this resistance effort decreases after the mature stage (Boege & Marquis 2005).

As previously mentioned by Strauss & Agrawal (1999), opposite paradigms explained how nutrient availability increased or buffered the effect of herbivory. During our experiment, we demonstrated that an increasing availability of nutrients (under a threshold, some of the more eutrophic sites never contained macrophytes), tended to buffer the effect of grazing during the later stage of the growth season. This may result from the larger development of macrophyte beds in richer fishponds, which enables a greater absolute impact of grazing swans, and hence also a more detectable one. We also hypothesize that nutrient availability did not affect the relationships between macrophyte beds and swan grazing during the earlier

stage of the growth season because the growth rate was simply higher than the consumption rate during this stage on most sites (except for sites where high swan pressure was exerted early enough to prevent any growth, leading to the absence of any macrophyte bed).

We demonstrated an effect of swan grazing on the structure of macrophyte communities. The effect of grazing on Shannon's index of diversity and equitability was demonstrated during the early stages of vegetation growth, suggesting that the dominance of some plants was enhanced by swan foraging activity. Conversely, some early species (like *Zannichelia palustris*) and subdominant species (like *Potamogeton crispus*) may particularly suffer from the effect of swans. During July, the grazing effect on the community structure was lower, certainly due to the disappearance of most earlier subdominant species which may be more sensitive to grazing. A similar process of herbivorous wildfowl affecting dominance relationships within plant communities has been documented by Sandsten & Klaassen (2008), who showed that swans (*Cygnus* spp.) mostly consumed *Potamogeton pectinatus*, but that this indirectly affected *P. perfoliatus*, which became dislodged. Consequently, the consumed species was actually promoted by grazing through the indirect limitation of a competing species.

It is important to discriminate the direct consequences of swan foraging, which we identified through the enclosure experiment, from its more indirect effects. Rip *et al.* (2006) suggested that herbivores may enhance nutrient concentration, phytoplankton biomass and, indirectly, turbidity (e.g. by accelerating nutrient cycles through herbivory or promoting the transfer of nutrients from agricultural to natural communities), which all have a negative impact on some aquatic macrophytes, especially in already eutrophic lakes. Moreover, by consuming macrophytes, swans have an adverse effect not only on submerged aquatic vegetation, but also potentially on the densities of associated macroinvertebrates (Marklund & Sandsten 2002). General relationships between fish, macroinvertebrate food supply and aquatic vegetation are difficult to demonstrate in the short term (see Diehl & Kornijow 1998). Most fishponds we studied have fish, especially Carps, which need a vegetation substrate for spawning (Balon 1995). By impacting macrophytes, mute swan may prevent carps from spawning efficiently, and may thus generate indirect economic costs for fishpond landowners, though this will be difficult to establish. Within standing water ecosystems, mute swan may therefore potentially be responsible for trophic cascades (see Pace *et al.* 1999) through its grazing effect on macrophytes, but further research is necessary to properly test this hypothesis.

Grazing may drive community shifts in aquatic ecosystems over a long period (e.g. Van Donk & Adrie 1996). Such processes may obviously occur in fishponds, if different plant species are not all equally affected by mute swan. Significant macrophyte depletion was demonstrated here even within a limited time window centred on the plant growth season. However, it is generally considered that the main impact of grazing birds occurs between summer and winter, after the plant growth season and bird reproduction (Perrow *et al.* 1997). Mute swans may indeed deplete macrophytes throughout the year, generating the emergence of a more dramatic effect which may only be measured after several plant growth seasons. Such an effect may be favoured by the non-random distribution of swans over fishponds throughout the year (Gayet *et al.* in press), and massive flocking on some fishponds during the non-breeding period. Tatu *et al.* (2006) suggested that the effect of grazing could be additive over years, especially where birds flock in large numbers. We demonstrated a negative effect of the mute swan on macrophytes within a single season, but this impact may increase over years, if the demographic expansion of the mute swan over the previous decades (BirdLife International 2004) continues in the future. In addition to an increased effect on already occupied sites, mute swans may also gradually spread over more fishponds within the Dombes area, and hence affect an increasing number of sites. Any further study of the effect of this waterbird on inland aquatic ecosystems would therefore benefit from combining a variety of explanatory variables and from being conducted over successive seasons.

ACKNOWLEDGEMENTS

We deeply thank the Conseil Général de l'Ain, the Direction Régionale de l'Environnement Rhône-Alpes, the Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain, the Fédération Nationale des Chasseurs and the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage for their financial support. We are grateful to the landowners who allowed us to study their fishponds and to observers that helped in the field survey (Caroline Candelle, Blandine Gehin, Virginie Guyot, Sylvain Paligot, Sylvain Quiblier and Charly Verdier). We also thank Jean-Baptiste Mouronval and Daniel Rousset for their active participation during the study, as well as Christophe Duchamp, Eric Baubet and Sonia Saïd for providing some of the equipment and Catherine Carter who helped us improving the english of an earlier version of the manuscript.

Appendix A: Sample of fishponds with their corresponding swan stay (cumulative number of swan.days/ha). Nesting sites (N), nesting sites with families (B), flocking sites (F) and other sites (O) are indicated. The development of macrophyte communities (mean cover % \pm SE) inside and outside the exclosures is indicated, together with the dominant plant species, which represented at least 20% of total cover (in bold italics), and other species accounting for at least 10% of total cover (in italics).

	May (swan stay includes April + May)						June					July				
	Area (ha)	Stay	Exclosures		Open plots		Stay	Exclosures		Open plots		Stay	Exclosures		Open plots	
			Cover	Species	Cover	Species		Cover	Species	Cover	Species		Cover	Species	Cover	Species
1 B	31.1	11.6	17.9 \pm 3.4	<i>Potamogeton pectinatus</i> <i>Filamentous algae,</i>	35.5 \pm 3.8	<i>Potamogeton pectinatus</i>	22.2	4.4 \pm 1.1		1.5 \pm 0.3		27.3	0.6 \pm 0.3		0.1 \pm 0.1	
2 N	6.5	29.1	25.8 \pm 4.4	<i>Myriophyllum spicatum</i>	10.6 \pm 2.2		29.1	36.3 \pm 4.7	<i>Myriophyllum spicatum</i>	19.1 \pm 2.6	<i>Myriophyllum spicatum</i>	29.1	84.2 \pm 1.8	<i>Myriophyllum spicatum,</i> <i>Ceratophyllum demersum</i>	66.0 \pm 2.9	<i>Myriophyllum spicatum</i>
3 B	24.7	5.7	0.1 \pm 0.1		0.1 \pm 0.1		7.3	23.1 \pm 3.7	<i>Potamogeton crispus</i>	0.9 \pm 0.2		12.9	6.9 \pm 1.6		0.2 \pm 0.1	
4 N	12.2	8.7	1.9 \pm 0.4		1.0 \pm 0.3		13.9	58.3 \pm 4.1	<i>Myriophyllum spicatum</i>	58.3 \pm 3.5	<i>Myriophyllum spicatum</i>	18.9	79.0 \pm 3.5	<i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Potamogeton crispus,</i>	77.8 \pm 3.3	<i>Myriophyllum spicatum</i>
5 B	15.9	23.1	38.1 \pm 5.2	<i>Potamogeton gramineus,</i> <i>Potamogeton lucens</i>	24.9 \pm 3		35.0	78.1 \pm 4.9	<i>Potamogeton crispus,</i> <i>Potamogeton lucens, Potamogeton gramineus</i>	56.3 \pm 3.7	<i>Potamogeton crispus,</i> <i>Potamogeton gramineus</i>	49.1	74.0 \pm 4.2	<i>Potamogeton gramineus,</i> <i>Potamogeton lucens</i>	62.8 \pm 4.2	<i>Potamogeton gramineus,</i> <i>Potamogeton crispus</i>
6 N	12.3	9.0	0 \pm 0		0 \pm 0		11.8	0 \pm 0		0 \pm 0		12.1	0 \pm 0		0 \pm 0	
7 B	11.7	8.4	16 \pm 3.8		17.9 \pm 3		12.5	26.9 \pm 6.0	<i>Potamogeton lucens,</i> <i>Oenanthe aquatica</i>	22.7 \pm 4.0	<i>Potamogeton lucens</i>	26.1	81.1 \pm 2.6	<i>Najas marina</i>	65.6 \pm 5.5	<i>Najas marina</i>
8 B	10.6	6.7	32.6 \pm 4	<i>Alopecurus aequalis</i>	25.1 \pm 2	<i>Alopecurus aequalis</i>	6.8	38.8 \pm 3.6	<i>Alopecurus aequalis,</i> <i>Filamentous algae</i>	31.0 \pm 2.1	<i>Alopecurus aequalis</i>	21.4	81.1 \pm 0.7	<i>Filamentous algae</i>	81.3 \pm 0.6	<i>Filamentous algae,</i> <i>Nymphoides peltata</i>
9 B	19.1	3.6	0 \pm 0		0.2 \pm 0.2		3.6	0 \pm 0		0 \pm 0		3.6	0 \pm 0		0 \pm 0	
10 F	40.4	38.2	9.8 \pm 1.7		0.9 \pm 0.2		91.1	25 \pm 3.3	<i>Potamogeton crispus,</i> <i>Potamogeton pectinatus</i>	0.2 \pm 0.1		120.4	0.2 \pm 0.2		0.1 \pm 0.1	
11 O	43.2	1.6	0 \pm 0		0 \pm 0		1.6	0 \pm 0		0 \pm 0		1.8	0 \pm 0		0 \pm 0	

Chapitre 2

Appendix A (second part)

	May (swan stay includes April + May)						June				July					
	Area (ha)	Stay	Exclosures		Open plots		Stay	Exclosures		Open plots		Stay	Exclosures		Open plots	
			Cover	Species	Cover	Species		Cover	Species	Cover	Species		Cover	Species		
12 N	4.5	19.1	0 ± 0		0.2 ± 0.1		19.1	0.2 ± 2.2		0.0 ± 0.1		19.1	8.1 ± 2.8		6.3 ± 1.9	
13 B	16.1	16.8	0 ± 0		0 ± 0		26.1	0 ± 0		0.2 ± 0.2		32.4	0 ± 0		0 ± 0	
14 F	29.7	11.8	25.6 ± 4.7	<i>Filamentous algae</i>	15.4 ± 2.8		15.3	18.1 ± 3.9		12.5 ± 2.3		27.3	57 ± 6.1	<i>Nymphoides peltata</i>	57.5 ± 3.3	<i>Nymphoides peltata</i>
15 N	12.5	11.7	35.1 ± 3.6	<i>Myriophyllum spicatum</i>	27.7 ± 2.8	<i>Myriophyllum spicatum</i>	12.2	73.1 ± 3.8	<i>Myriophyllum spicatum, Filamentous algae</i>	67.8 ± 3.9	<i>Myriophyllum spicatum, Filamentous algae</i>	12.8	79.2 ± 3.6	<i>Myriophyllum spicatum</i>	82.0 ± 1.3	<i>Myriophyllum spicatum</i>
16 N	13.4	7.0	0.6 ± 0.3		0 ± 0		8.4	1.1 ± 0.4		0.3 ± 0.2		8.4	16.3 ± 4.1	<i>Ceratophyllum demersum</i>	2.7 ± 0.7	
17 B	16.2	12.4	24.1 ± 6.5	<i>Spirodela polyrhiza</i>	25.9 ± 5.7	<i>Trapa natans</i>	25.3	32.8 ± 8.3	<i>Trapa natans, Spirodela polyrhiza</i>	35.1 ± 7.1	<i>Trapa natans</i>	38.1	1.4 ± 0.5		0 ± 0	
18 B	7.3	32.3	1.5 ± 0.4		4.0 ± 1.5		67.4	41.7 ± 4.3	<i>Filamentous algae, Najas marina</i>	27.6 ± 3.0	<i>Filamentous algae</i>	98.0	18.6 ± 4.7	<i>Najas marina</i>	19.1 ± 4.0	<i>Najas marina</i>
19 B	3.0	88.1	0.6 ± 0.3		0 ± 0		177.2	8.8 ± 3.3		2.3 ± 0.6		259	35.8 ± 6.4	<i>Filamentous algae, Myriophyllum spicatum</i>	32.5 ± 4.9	<i>Filamentous algae</i>
20 N	12.7	3.9	0 ± 0		0 ± 0		3.9	0.8 ± 0.3		0.6 ± 0.2		3.9	0 ± 0		0 ± 0	
21 B	13.9	15.2	46.5 ± 7.4	<i>Characea</i>	45.2 ± 4.8	<i>Characea</i>	17.3	11 ± 3.4		7.1 ± 2.1		25.8	0 ± 0		0 ± 0	
22 B	9.3	28.2	41.3 ± 6.9	<i>Alopecurus aequalis, Ranunculus peltatus</i>	40.1 ± 5.4	<i>Alopecurus aequalis</i>	49.5	45.2 ± 5.3	<i>Alopecurus aequalis</i>	36.6 ± 4.5	<i>Alopecurus aequalis</i>	56.8	68.9 ± 6.2	<i>Alopecurus aequalis, Utricularia australis, Trapa natans</i>	56.4 ± 6.4	<i>Alopecurus aequalis, Utricularia australis</i>
23 N	21.8	4.9	46.4 ± 7	<i>Filamentous algae, Characea</i>	54.2 ± 4.6	<i>Filamentous algae, Characea</i>	6.6	47.1 ± 4.8	<i>Filamentous algae, Characea</i>	54.2 ± 4.7	<i>Filamentous algae, Characea</i>	7.9	22.2 ± 3.8	<i>Characea</i>	22.2 ± 3.2	
24 N	9.3	2.9	0 ± 0		0 ± 0		2.9	0 ± 0		0 ± 0		2.9	0 ± 0		0 ± 0	
25 B	11.9	21.9	0.3 ± 0.2		0.1 ± 0.1		33.6	0.1 ± 0.1		0 ± 0		37.1	0 ± 0		0 ± 0	
26 N	10.7	9.9	46.7 ± 3.6	<i>Filamentous algae, Glyceria fluitans</i>	39.4 ± 3.3		10.9	82.5 ± 2.3	<i>Filamentous algae, Glyceria fluitans</i>	72.6 ± 2.7	<i>Filamentous algae, Glyceria fluitans</i>	10.9	79.6 ± 1.7	<i>Nymphoides peltata, Filamentous algae, Glyceria fluitans</i>	70.8 ± 2.8	<i>Nymphoides peltata, Filamentous algae</i>
27 B	32.4	4.8	0.6 ± 0.3		0 ± 0		6.6	0.7 ± 0.3		0 ± 0		9.4	0 ± 0		0 ± 0	
28 N	8.0	23.2	0.1 ± 0.1		0 ± 0		47.2	1.3 ± 0.4		0.6 ± 0.2		51.7	0.3 ± 0.2		0.6 ± 0.2	
29 B	15.9	15.4	0 ± 0		0 ± 0		24.1	0 ± 0		0 ± 0		26.3	0 ± 0		0 ± 0	

DISCUSSION GENERALE

Au sein d'une zone humide, les unités d'habitats ont un fonctionnement extrêmement complexe, qui dépend essentiellement de leur agencement spatial, de leurs connexions, des conditions climatiques, de l'activité humaine (ex : dérangement, fragmentation de l'habitat, gestion des flux hydriques, apports de nutriments) ou même des populations animales et végétales présentes. A l'échelle du paysage, la structure des communautés animales et végétales observées au sein d'une même unité d'habitat résulte donc de la combinaison de tous ces paramètres. Bien que la colonisation par de nouvelles espèces puissent sérieusement influencer cette structure, les perturbations induites dans l'écosystème peuvent aussi être plus limitées, en fonction du stade de colonisation de l'espèce, de sa biologie et du mode de fonctionnement de l'écosystème récepteur.

I. Sélection de l'habitat par les cygnes dans les étangs piscicoles.

Par l'intermédiaire de cette étude, nous avons cherché à comprendre les mécanismes de sélection de l'habitat par le cygne tuberculé dans un complexe d'étangs colonisé il y a quelques décennies. Les mœurs sédentaires du cygne tuberculé ont permis de considérer les effets saisonniers sur sa relation avec l'habitat, ce qui est souvent impossible lorsqu'on étudie d'autres espèces d'oiseaux d'eau, pour beaucoup essentiellement migratrices. Prendre en compte ces éléments saisonniers a été essentiel pour intégrer à la fois les changements induits par la phénologie de cette espèce et la dynamique écologique inhérente à des habitats aquatiques tels que les étangs. L'originalité du système écologique étudié et l'approche employée permettent de mieux comprendre les processus de sélection de l'habitat par les oiseaux d'eau en général. **Au cours d'une année, les cygnes sélectionnent leur habitat selon les ressources disponibles, la configuration spatiale des unités d'habitat (aire – isolement) et les exigences des individus (ex : individus reproducteurs et non reproducteurs).** En réponse à ces contraintes, la présence et le séjour des cygnes se concentrent finalement sur un nombre limité d'étangs à l'échelle du paysage. Ces connaissances sont primordiales. En effet, la prise en compte des variations naturelles entre sites (par exemple de taille très différente) permet une meilleure appréciation des conséquences liées à la présence d'une espèce (voir Hewitt *et al.* 2001).

1. Répartition de la population de cygne tuberculé dans le paysage d'étangs piscicoles.

a. En période de reproduction.

Durant l'été, la surface, la proximité et le nombre d'étangs environnants (dans un rayon de 2 km) affectent la répartition de la population de cygne tuberculé dans le paysage d'étangs (Article 1). Une taille croissante des étangs ou dans une moindre mesure un isolement plus limité favorisent l'utilisation des étangs par les cygnes. Ce constat converge avec le paradigme aire-isolement, selon lequel la présence d'une espèce (colonisation) est favorisée par une surface croissante et un faible isolement des unités d'habitat, alors que la probabilité d'absence (i.e. d'extinction) est associée aux propriétés inverses (Hanski 1998). Vu l'agrégation relative des étangs de taille comparable en Dombes (**Article 1**) et la relation entre la présence des cygnes et ce paramètre, nous aurions pu voir une forme d'autocorrélation spatiale (Legendre 1993) dans la répartition des indices de présence au sein du paysage : la distance entre les indices de présence observés aurait pu être moins importante que si les indices avaient été tirés au hasard. **Nous ne sommes pas parvenus à détecter d'agrégats de présence des cygnes à l'échelle du paysage.** Ceci peut résulter d'une part de l'environnement (ex : l'environnement physique des étangs n'est peut-être pas suffisamment contraignant), et d'autre part de l'écologie de l'espèce (ex : la population n'est peut être pas encore assez développée pour créer des noyaux de présence) (Dormann 2007).

Au sein d'une population animale, les exigences variables des individus en fonction de leur statut reproducteur, par exemple, peuvent générer des processus différentiels de sélection de l'habitat. **Nous avons démontré que selon leur statut de reproduction, les individus n'occupaient effectivement pas le même type d'habitat durant l'été (Article 1) :** à l'échelle de la région, les individus non reproducteurs s'établissent sur les grands étangs (plus de 30 ha en général), alors que les individus reproducteurs (i.e. les familles de cygnes) sont sur les étangs de taille moyenne à grande (plus de 10 ha en général) ou avec un grand nombre d'étangs environnants dans un rayon de 2 km. A priori, les besoins absolus d'un groupe d'individus non reproducteurs (en mue) vis à vis des ressources alimentaires sont plus importants que ceux d'une famille (du fait d'un plus grand nombre d'individus). Ceci pourrait expliquer la localisation des groupes (sites de mue) sur les étangs de plus de 30 ha (**Article 1**).

D'autre part, une moindre sensibilité de ces grands étangs au dérangement humain en période de mue pourrait aussi expliquer la présence des individus non reproducteurs, et donc la formation de groupes de cygnes sur ces étangs. Parmi ces étangs, ceux où le recouvrement des herbiers de macrophytes aquatiques est le plus important font l'objet d'un séjour plus important (**Article 2**). Au delà de l'effet de la surface des étangs, un grand nombre d'étangs dans un large rayon (2km) est favorable à la présence des familles de cygnes (**Article 1**). Ceci pourrait expliquer les séjours importants observés sur les étangs peu dispersés en été (**Article 2**). En effet, des étangs de taille réduite mais peu dispersés offrent un plus grand choix d'habitats alternatifs au site de nidification lorsque les familles élèvent les jeunes non volants (grâce aux possibilités de déplacements terrestres, observation personnelle). Ainsi chez le garrot à œil d'or *Bucephala clangula*, la probabilité que les nichées quittent le site d'éclosion pour un autre plan d'eau est plus forte lorsque le nombre d'habitats proches est important (Pöysä & Paasivaara 2006).

D'autre part, les familles de cygnes ne sont pas à l'origine d'une forme d'exclusion des individus non reproducteurs sur les étangs. La sélection des grands étangs par les individus non reproducteurs permet aux individus de différents statuts (oiseaux ne s'étant pas reproduits et familles) de coexister sur les mêmes sites sans qu'un phénomène d'exclusion n'apparaisse (**Article 1**). Dans ce cas, les familles de cygnes pourraient occuper un territoire délimité à l'intérieur de l'étang, d'où leurs congénères seraient exclus.

En Europe de l'ouest, le cygne tuberculé a colonisé récemment une grande variété d'habitats (canaux, fleuves, rivières, parcs urbains, marais, etc...). Au sein d'un complexe d'étangs piscicoles comme la Dombes, l'habitat est si hétérogène que les couples de cygnes tuberculés sont susceptibles d'occuper des habitats particuliers afin d'optimiser leur succès de reproduction. Nous avons donc affiné la description du processus de sélection des sites de reproduction par les cygnes durant la période de cantonnement et de nidification sur des étangs potentiellement les plus favorables à la présence des oiseaux (> 10 ha, voir **Article 1**). Nous avons donc considéré d'autres facteurs que la configuration spatiale (aire – isolement) des étangs : la gestion pratiquée (présence ou absence d'assec l'été précédent), les ressources végétales disponibles (macrophytes aquatiques et hélrophytes) ou même le dérangement humain. **L'indépendance des sites de nidification vis-à-vis de tous ces paramètres (Article 3) corrobore le postulat qu'il s'agit d'une espèce peu sélective vis à vis de son habitat de reproduction.** Ainsi, les oiseaux peuvent se satisfaire de conditions d'habitat très variables pour nicher. Les cygnes sont quasiment dépourvus de prédateurs naturels dans des régions telles que la Dombes, et peuvent par conséquent nicher sur les étangs indépendamment du

refuge fourni par les hélrophytes. De plus, l'indépendance relative des cygnes vis à vis des ressources alimentaires (macrophytes aquatiques) pendant la nidification peut s'expliquer par le fait que le cygne tuberculé soit un reproducteur sur capital (De Haan 2009). La ressource alimentaire pourrait donc jouer un rôle plus important avant ou après la nidification, mais relativement moindre pendant la nidification. Ceci pourrait expliquer les mouvements des oiseaux des sites de nidification vers d'autres sites d'élevage une fois l'éclosion réussie (voir ci-dessus).

b. Hors période de reproduction.

Dans le système que nous avons étudié, la période de non-reproduction se distingue des autres saisons par le fort contraste de ressources disponibles entre les étangs, et par la faculté des oiseaux à répondre aux fluctuations fortes de l'environnement sans contraintes, puisque tous les individus sont alors volants. **Durant l'hiver, nous avons démontré que la remise en eau des étangs asséchés durant l'été précédent avait un effet considérable sur la distribution des cygnes dans le paysage (Article 1) et leur séjour sur les étangs (Article 2).** En effet, les cygnes utilisent préférentiellement les étangs asséchés une fois inondés, et dans une moindre mesure ceux de grande taille, asséchés ou non (**Article 1**). Les regroupements hivernaux de cygnes tuberculés se forment, eux, sur les étangs de grande taille inondés après un assèchement estival (**Article 1**). Nos résultats nuancent donc l'hypothèse selon laquelle la colonisation des unités d'habitat dans l'espace est favorisée principalement par les deux paramètres que sont l'isolement et la surface de l'habitat. **En effet, nous démontrons que la ressource peut également jouer un rôle majeur, parfois plus important que l'isolement des unités d'habitat, exprimant donc des qualités d'habitat différentes pour les cygnes.** D'autres travaux mentionnent également que la qualité de l'habitat disponible puisse être suffisamment variable dans le paysage pour importer davantage que sa taille et son isolement pour déterminer la structure des communautés ou la présence d'une espèce (Summerville & Crist 2004, Yamanaka *et al.* 2009). Ainsi, Fleishmann *et al.* (2002) suggèrent que d'autres facteurs que la surface et l'isolement de l'habitat puisse avoir un effet majeur dans les systèmes où la variabilité de l'environnement est forte naturellement ou du fait de l'activité humaine. Des écosystèmes avec une forte empreinte anthropique, comme les étangs piscicoles, répondent bien à ce critère avec le contraste important généré par l'assèchement estival sur les ressources subséquentes en hiver pour les cygnes. Tout comme durant la période de reproduction, la surface des étangs conserve

néanmoins un rôle important, l'utilisation des étangs de petite taille (< 10 ha) restant plus rare bien que possible (**Article 1**).

Bien que les cygnes utilisent préférentiellement les étangs asséchés une fois inondés durant l'hiver, ceux qui ont été inondés durant l'été sont également occupés (Articles 1 et 2). Ceci suggère que le gain énergétique pour les cygnes puisse être similaire entre certains étangs inondés et ceux asséchés précédemment. La quantité et le type d'organes de réserve des macrophytes aquatiques pourraient accroître la capacité d'accueil et l'attractivité des étangs inondés durant l'été (voir LaMontagne *et al.* 2003b), alors que sur les étangs asséchés durant l'été, les résidus provenant de l'assèchement estival (graines naturelles ou résidus de cultures) pourraient importer davantage. Au-delà de l'effet de la ressource disponible dans les unités d'habitat, la déplétion des ressources peut être à l'origine d'un changement d'habitat, les capacités d'accueil des différentes zones se rapprochant alors ou la profitabilité pour les oiseaux s'inversant (ex : *Branta bernicla bernicla* ; Vickery *et al.* 1995). Ainsi, l'utilisation des grands étangs inondés durant l'été pourrait résulter de phénomènes de déplétion plus rapide sur les étangs asséchés, contribuant à lisser les différences entre types de gestion des étangs au cours de l'hiver. Les étangs inondés auraient alors des capacités d'accueil qui ne seraient pas si différentes de celle des étangs asséchés. **Nous ne sommes pas parvenus à détecter de différences dans l'utilisation des étangs par les cygnes selon le type de pratique exercée sur les étangs asséchés (cultivé en maïs, avec des céréales ou non cultivé) (Article 1 et 2).** Ceci pourrait être lié au fait que les étangs asséchés mais non cultivés développent une fois ré-inondés une végétation aquatique spontanée, productrice de graines en quantités non négligeables pour l'avifaune. Elphick (2000) a même démontré que les sites non cultivés (habitats semi-naturels) pouvaient produire une quantité de graines plus importante que les résidus de cultures dans les rizières.

c. Séjour des cygnes sur les étangs.

Les mécanismes résultant d'un séjour important de l'avifaune sur les unités d'habitats, ou à leur utilisation répétée dans le temps, sont multiples : déplétion des ressources (Esselink *et al.* 1997, Tatu *et al.* 2006), apport de nutriments (Post *et al.* 1998), transmission de virus (Olsen *et al.* 2006) ou encore dommages aux cultures (Loonen & De Vries 1995), etc... L'apparition de tels mécanismes dépend à la fois des propriétés de l'habitat et de la répartition de la pression générée par les individus en durée, en intensité ou en nature. **Nous avons démontré que sur des étangs a priori favorables aux cygnes (> 10 ha), le patron**

d'utilisation des sites dans leur ensemble (catégories de cygne-jour/ha) et la pression exercée par les oiseaux (cygne-jour/ha) ne variait pas au cours des saisons. Bien que quelques étangs fassent l'objet d'une concentration hivernale particulièrement importante (grands étangs inondés après l'assèchement estival), une même proportion d'étangs font l'objet d'une pression réduite, modérée et intense durant chaque saison (**Article 2**). La présence des individus reproducteurs sur leur territoire, y compris hors période de reproduction (Scott 1984), et le comportement grégaire des individus subadultes tout au long de l'année sont probablement à l'origine de la constance relative de ce patron de distribution à l'échelle des étangs au fil des saisons. **Cependant, les caractéristiques de l'espèce tout comme celle de son environnement font que les cygnes n'utilisent pas constamment les mêmes étangs (Article 2), même si quelques étangs peuvent être utilisés durant plusieurs saisons successives (groupes d'individus ou cantonnement d'oiseaux reproducteurs).** Bien que l'intensité d'utilisation des étangs varie peu au cours des saisons, les conséquences associées au séjour des oiseaux pourraient varier au cours de l'année. A titre d'exemple, pour un séjour donné sur les étangs, les conséquences liées à la consommation de tissus végétaux sur les macrophytes aquatiques en période hivernale (dormance végétative, aucun mécanisme de compensation) pourraient être bien différentes de celles observées en période végétative. Au sein même de la période végétative, la consommation des tissus durant la période de croissance (dès le printemps) pourrait avoir des conséquences sur la production végétale future des macrophytes, ce qui serait plus préjudiciable qu'une consommation plus tardive (été) (Mitchell & Perrow 1998).

2. De la question d'étudier un système en mouvement.

L'étude que nous avons conduite correspond à une photographie de la sélection de l'habitat par la population de cygne sur un pas de temps donné. Bien qu'on admette généralement que les systèmes considérés soient dans un pseudo-équilibre pour étudier les mécanismes en action, une espèce comme le cygne tuberculé pourrait dans notre cas toujours être en phase de colonisation de l'habitat d'étangs. Par conséquent, notre estimation de l'habitat actuellement utilisé pourrait n'être qu'une sous estimation de ce qui se profile dans le futur (Guisan & Thuiller 2005). **La contribution des facteurs relevés dans la sélection de l'habitat par les cygnes est susceptible d'évoluer au cours des années qui viennent, selon les propres paramètres démographiques de l'espèce et l'évolution des propriétés de son habitat.** Ainsi, Peterson (2003) suggère d'étudier la répartition d'une espèce dans l'habitat

d'origine, pour s'affranchir de tels biais. Dans le cas du cygne, la diversité des habitats nouvellement colonisés est telle (des marais méditerranéens aux marais maraîchers du Nord de la France, par exemple) que les habitats occupés dans l'aire d'origine (Europe de l'Est) pourraient ne pas représenter de manière adéquate les caractéristiques singulières des nouveaux espaces colonisés. Aujourd'hui, les perturbations générées par l'activité humaine sur les milieux aquatiques sont telles, y compris dans les régions où l'espèce est considérée comme native, qu'il est difficile de prédire la colonisation des habitats par cette espèce à partir de ces systèmes. Les individus sélectionnent préférentiellement les unités d'habitat où leur gain énergétique est le plus important (« Optimal Foraging Theory » ; Krebs 2001). Cependant, si des processus d'exclusion des unités d'habitat actuellement utilisés apparaissent les individus peuvent se reporter sur d'autres unités moins attractives, où les effets associés à leur présence pourraient changer.

3. Implications en termes de conservation.

Au sein des écosystèmes, les unités d'habitat les moins isolées dans l'espace sont communément admises comme étant potentiellement les plus riches et les plus diversifiées (voir Fahrig 2003 ; pour une revue). Elles représentent donc des enjeux de conservation importants. Ce critère doit donc être pris en compte dans toute stratégie de conservation en plus d'autres paramètres comme le régime hydrologique, la disponibilité en nutriments ou le régime de perturbations (listé par Zedler 2000). **La sélection par le cygne des étangs les moins fragmentés dans le paysage (Article 1 et 2) fait de la question de son intégration à la faune et la flore de la Dombes une préoccupation majeure. Ceci est d'autant plus vrai que ces mêmes sites peuvent faire l'objet d'une utilisation répétée par les cygnes sur le long terme (plusieurs années). Dans le même temps, il convient de rester prudent lorsqu'on tente de mettre en relation toute dégradation constatée régionalement avec la présence relativement récente du cygne.** La sensibilité variable des espèces à la fragmentation de l'habitat, comme démontré par (Villard *et al.* 1999), pourrait moduler les interactions entre le cygne et les populations animales et végétales.

Plus largement, le fait que nous soyons parvenus à montrer un effet important de la configuration spatiale de l'habitat sur la sélectivité des cygnes corrobore ce qui a été montré pour d'autres populations d'oiseaux d'eau sur les petits étangs d'irrigation en Espagne (Paracuellos & Telleria 2004, Paracuellos 2006, Sebastian-Gonzalez *et al.* 2010). Pour maintenir la diversité de l'avifaune des zones humides il est donc primordial de penser la

planification des politiques de conservation à l'échelle du paysage plutôt qu'à l'échelle du site (Whited *et al.* 2000). **Toute étude ou stratégie de conservation des habitats pour les oiseaux d'eau doit intégrer dans sa réflexion, à large échelle, le fonctionnement spatial et les connexions de l'habitat** (Haig *et al.* 1998), **y compris dans les étangs piscicoles**. Cependant d'autres paramètres à l'échelle du site ne doivent pas être négligés durant les opérations de restauration (ex : profondeur d'eau, salinité, végétation...) (voir Ma *et al.* 2010 ; pour une revue).

Bien que les conséquences de l'assèchement estival des milieux lenticques comme les étangs soient moins connues que sur les milieux lotiques (Bond *et al.* 2008), **ce type de pratique agricole, peut être perçu dans le cas des étangs comme une opportunité de gestion à des fins conservatoires ou cynégétiques**. Les résidus de culture post-assèchement fournissent a priori une source d'alimentation riche et facilement accessible en période de migration post-nuptiale pour les oiseaux d'eau, sur une halte migratoire comme la Dombes, comparé aux macrophytes enfouis dans les sédiments. Par ailleurs, la pratique de l'assèchement sur des sites particuliers chaque année pourrait permettre de limiter la concentration répétée des oiseaux d'eau sur les habitats naturels et l'émergence d'éventuelles dégradations, tout en fournissant une alternative avec des sites de gagnage temporaires. En effet, les concentrations hivernales d'oiseaux d'eau peuvent être préjudiciables aux communautés végétales, même si une déplétion forte des organes de réserves hors période végétative ne s'accompagne pas forcément d'effets sur les herbiers durant la période végétative suivante (LaMontagne *et al.* 2003a).

Pour estimer la capacité d'accueil des étangs asséchés pour les populations hivernantes d'oiseaux d'eau, **une approche combinant sélection de l'habitat et modélisation des capacités d'accueil des étangs** (voir Goss-Custard *et al.* 2003, Nolet *et al.* 2006) **permettrait de formuler des propositions quant à la gestion de ces habitats**. Il serait alors possible de prédire le degré de concentration des oiseaux dans quelques unités d'habitat gérées à leur fin, et de mesurer le bénéfice obtenu en tant que protection (via leur non-utilisation) sur des zones adjacentes gérées avec d'autres objectifs (protection de la biodiversité, pisciculture, chasse, halte migratoire pour les oiseaux d'eau). Ces sites seraient alors des sites « sacrifiés », comme proposé par Chisholm & Spray (2002) pour les cultures de colza *Brassica napus* en Ecosse. Bien que le bénéfice de l'assèchement puisse être favorable aux oiseaux d'eau sur le court terme, il faut garder en tête que l'intensification des pratiques agricoles sur les zones humides à large échelle puisse au contraire leur être défavorable (Duncan *et al.* 1999), impliquant donc

de poursuivre les efforts de recherche quant aux conséquences de telles pratiques sur les communautés aquatiques.

Même si le cygne est une espèce très visible (grand anatidés blanc), nous avons montré que la détection de sa présence sur les sites de nidification était imparfaite, gagnant en précision lors de passages répétés (**Article 3**). **Nous suggérons donc que la plupart des travaux sur le suivi des oiseaux d'eau plus cryptiques en période de reproduction gagneraient en précision en considérant les biais liés à la détection**, permettant des résultats plus précis et donc la formulation de mesures de gestion plus appropriées (Defos du Rau *et al.* 2003, Pagano & Arnold 2009). En effet, il s'agit de problèmes couramment rencontrés dans les suivis des populations animales (Nichols *et al.* 1998), de plus en plus pris en compte (ex : O'Connell JR *et al.* 2006, Pollock *et al.* 2006). Compte tenu de la fréquence d'apparition de nouvelles espèces dans les écosystèmes, il est important de ne pas négliger l'intérêt de telles méthodes. En effet, cela permettrait de détecter leur présence dès l'installation des premiers individus, ce qui est primordial pour accroître l'efficacité d'éventuelles mesures de gestion lorsqu'elles sont nécessaires (ex : éradication de l'érismanthe rousse).

4. Perspectives.

A plus large échelle, d'autres recherches pourraient être poursuivies pour étudier le processus de colonisation des habitats aquatiques par le cygne tuberculé en Europe. La colonisation de l'Europe de l'Ouest par le cygne étant relativement récente, une étude reposant sur des données historiques (tenant compte des introductions) permettrait de comprendre comment la colonisation du cygne s'est déroulée à large échelle, mais également de déterminer la sensibilité des habitats aquatiques à cette colonisation en fonction de facteurs tels que la configuration spatiale de l'habitat aquatique (ex : surface en eau disponible), la présence de populations férales, les conditions climatiques, la présence d'activités humaines, la distance à la population la plus proche, etc...

A l'échelle régionale, la compréhension du processus de colonisation par le cygne dès son apparition, c'est-à-dire au temps 0, offrirait également un cas pratique permettant de comprendre les mécanismes à l'œuvre dans la diffusion d'une population d'oiseau d'eau dans l'espace sur le long terme. En effet, de telles connaissances sont indispensables pour proposer des mesures de gestion adaptées pour les populations d'Anatidés. Que ce soit à large échelle ou à l'échelle régionale, il est important de traiter ces questions pour prévoir l'expansion

géographique des espèces (ex : l'oie cendrée *Anser anser* est actuellement en expansion en Europe de l'Ouest), qu'elles soient menacées (ex : l'erismature à tête blanche *Oxyura leucocephala*) ou non natives (ex : l'ouette d'Égypte *Alopochen aegyptiaca* ou la bernache du Canada *Branta canadensis*) afin de prendre les mesures de gestion les plus adéquates lorsqu'elles s'avèrent nécessaires.

A une échelle plus fine que la population, des travaux devraient maintenant être menés à l'échelle de l'individu pour mieux comprendre les processus de sélection de l'habitat. L'équipement de cygnes à l'aide d'émetteurs radio permettrait de décrire les déplacements des individus, ce qui est primordial pour comprendre les règles de décision de la faune dans l'espace (Patterson *et al.* 2008) et apporter des connaissances quant à la conservation et la gestion des populations d'oiseaux (Gauthier-Clerc & Le Maho 2001). Bien que les expérimentations sur l'habitat soient peu utilisées dans le cadre du suivi d'animaux marqués, la relation entre deux variables n'est démontrable que par ce biais, où une perturbation peut être générée sur le système écologique (White & Garott 1990). Dans le cas d'un système écologique comme la Dombes, les assèchements temporaires des étangs permettraient d'explorer tout une série de mécanismes liés à la disparition temporaire des unités d'habitats exploitées (sites de nidification ou sites de mue). Des mécanismes sous-jacents tels que la fidélité des oiseaux à leurs sites de reproduction ou de naissance, combinés à des phénomènes d'exclusion ou d'indisponibilité de l'habitat (assèchement temporaire) pourraient être étudiés par de telles méthodes. Il paraît important de traiter de telles questions dans le contexte actuel de dégradation, de fragmentation ou même de destruction des habitats naturels en général, et des zones humides en particulier.

Il y a deux principaux aspects à comprendre dans la sélection de l'habitat : les raisons d'une utilisation préférentielle d'un habitat au détriment d'autres et les conséquences associées en terme de fitness (Jones 2001). Pour comprendre le processus de sélection des sites de nidification par les oiseaux, il est indispensable de mesurer si le succès de reproduction varie en fonction de l'habitat utilisé pour la nidification (Clark & Shutler 1999). Ainsi, Nummi & Saari (2003) notent que le succès de reproduction des cygnes pourrait varier selon la précocité d'utilisation des habitats. Pour confirmer la relative plasticité écologique des cygnes tuberculés vis à vis de leur habitat pour la nidification, il serait donc nécessaire de poursuivre les analyses après l'éclosion (avec des oiseaux marqués par exemple), afin de mesurer si leur succès de reproduction varie selon les sites de nidification utilisés.

II. La place du cygne dans la communauté d'oiseaux d'eau.

Dans les communautés d'oiseaux d'eau, les différences de morphologie et de besoins alimentaires sont de nature à limiter l'apparition de formes de compétition, permettant aux espèces de coexister dans un habitat en exploitant différentes niches (Kear 2005). Les mécanismes de compétition, sous leurs diverses formes, sont plus fréquents quand les ressemblances entre espèces sont grandes, au regard de certains critères comme la taille des espèces par exemple (Leyequien *et al.* 2007). Dans le cadre de notre étude, nous avons combiné différentes méthodes, complémentaires, pour déterminer si le cygne était à l'origine d'un comportement territorial envers les autres oiseaux d'eau, ou si une forme d'exclusion passive pouvait résulter de leur présence, tant à l'échelle du complexe d'étangs (**Article 4**) qu'à l'échelle de l'étang lui-même (**Article 5**).

1. Relations entre la présence des couples de cygnes et la distribution des oiseaux d'eau.

Bien que le cygne puisse développer un comportement territorial intra (Lind 1984) ou interspécifique dans des contextes écologiques particuliers (Conover & Kania 1994), au même titre que d'autres espèces d'Anatidés (Owen & Black 1990), nous n'avons pas identifié de tel comportement sur les étangs piscicoles de la Dombes et aucune désertion massive des étangs où les couples de cygnes s'établissent n'a pu être détectée (Article 4 et Annexe 1). Les accusations souvent formulées contre les cygnes, en rapport avec leur agressivité envers l'avifaune, trouvent donc peu de crédit dans le contexte écologique étudié. Le cantonnement des couples de cygnes ne peut donc pas être avancé comme un facteur majeur entraînant directement la désertion des étangs par les autres oiseaux d'eau. **A l'inverse d'un scénario de désertion des sites de nidification par les oiseaux d'eau, leur abondance est même plus forte sur les sites où les couples de cygnes sont présents.** Ainsi, les espèces au régime herbivore (foulque et nette rousse) ou dont le comportement alimentaire est étroitement tributaire des herbiers de macrophytes aquatiques (milouin par exemple) (Cramp *et al.* 1986) sont celles dont l'abondance est la plus corrélée à la présence des couples de cygnes sur les étangs (**Article 4**). Ces espèces de canards plongeurs (nette rousse et milouin) ont la particularité de pouvoir s'alimenter sur des habitats aquatiques submergés plus profonds que ceux accessibles aux canards de surface. L'utilisation d'habitat proche de ceux

utilisés par le cygne expliquerait donc que l'abondance de canards plongeurs soit plus forte sur les étangs où des couples de cygnes sont présents (**Annexe 1**).

Aucune forme d'exclusion passive à l'échelle des étangs n'a pu être mise en évidence (Article 5). Bien que les cygnes n'occupent pas les secteurs de l'étang préférentiellement utilisés par les oiseaux d'eau, nous avons démontré que la proximité spatiale des couples de cygnes avec les oiseaux d'eau est plus importante que s'ils se répartissaient de manière aléatoire sur les étangs. Ce patron de répartition spatial à l'échelle de l'étang pourrait résulter de relations indirectes entre le cygne tuberculé et les oiseaux d'eau, tout comme d'une forme de ségrégation spatiale issue de la diversité de l'habitat (à petite échelle) et de modes d'alimentation différents des oiseaux d'eau. Les cygnes ont a priori accès à l'essentiel des habitats aquatiques y compris ceux relativement profonds étant donné leur taille comparé aux autres espèces d'oiseaux d'eau (Oksanen *et al.* 1979). L'activité d'alimentation des cygnes, y compris dans des habitats moins accessibles pour les autres espèces, pourrait exercer une forme d'attraction à l'échelle de l'étang, en mettant à disposition des ressources alimentaires pour les autres oiseaux d'eau (ex : arrachage d'herbiers et dérangement des invertébrés). Cette forme de commensalisme a déjà été démontré entre les oiseaux d'eau et les cygnes *Cygnus spp.* (Källander 2005). D'autre part la localisation du cygne dans les secteurs de l'étang les moins densément occupés par les canards pourrait résulter d'exigences et de comportements différents des espèces (ex : les canards peuvent être plus grégaires) tout comme d'éventuels mécanismes de déplétion des ressources, qui pourraient accroître leur utilisation différenciée de l'habitat. D'autre part, l'utilisation différenciée de l'habitat par des oiseaux aux niches écologiques différentes pourrait également expliquer le patron observé. Ainsi, Pöysä (1983) propose que les canards de surface utilisent les secteurs les moins profonds, proches de la berge, alors que les canards plongeurs et les foulques utilisent des habitats plus profonds. Une utilisation différenciée de l'habitat aquatique par les oiseaux d'eau (Guillemain *et al.* 2002) pourrait favoriser la coexistence du cygne tuberculé avec les autres espèces d'Anatidés et les foulques et expliquer partiellement le patron observé à l'échelle de l'étang.

Depuis sa colonisation des étangs de la Dombes, le cygne pourrait donc être devenu un élément à part entière de la communauté d'oiseaux d'eau, i.e. il pourrait s'y être introduit sans causer de bouleversements majeurs chez les autres oiseaux d'eau. **La place singulière qu'il occupe dans l'écosystème d'étangs dombiste pourrait correspondre à une niche écologique vacante**, comme supposé par Pöysä & Sorjonen (2000) lors du retour du cygne sauvage *Cygnus cygnus* sur les lacs finlandais. **Dans le cas des étangs piscicoles de la**

Dombes, la structure des communautés d'oiseaux d'eau (aucun compétiteur direct), la relative plasticité écologique de l'espèce (Article 3) et la richesse relative des étangs comparé à d'autres milieux (ex : gravières, lacs oligotrophes), ne contraignent pas l'espèce à entrer en compétition directe avec les autres populations d'Anatidés et foulque. De la même manière, on peut s'interroger sur la présence du cygne tuberculé en Amérique du Nord. Dans les espaces où il n'est pas en sympatrie avec le cygne trompette et où le cygne trompette a disparu, le cygne tuberculé ne peut-il pas dans certains cas occuper une niche écologique vacante à son arrivée ?

2. Implications en termes de conservation.

La présence de cygnes reproducteurs sur un étang est relativement facile à détecter (**Article 3**), et elle peut indiquer des conditions d'habitat favorables pour les autres oiseaux d'eau (**Article 4**), ce qui s'apparente aux propriétés d'**une espèce ombrelle** (Niemi & McDonald 2004). Ainsi, plutôt qu'une forme de nuisance et une source d'appauvrissement, **la présence du cygne tuberculé pourrait être perçue comme une forme d'enrichissement des écosystèmes, ou une espèce indicatrice d'un certain état de conservation des écosystèmes** pour les autres populations d'oiseaux d'eau tributaires comme lui des herbiers de macrophytes aquatiques dans les étangs piscicoles.

Si une forme de compétition doit s'exprimer entre le cygne et les oiseaux d'eau, ceci pourrait davantage résulter de mécanismes de compétition indirecte (par interférence) que d'une compétition directe. En effet, en réduisant le couvert en herbiers de macrophytes aquatiques dans les étangs (**Article 6**), les cygnes peuvent amoindrir le rôle joué par les herbiers pour les macroinvertébrés (Bortolus *et al.* 1998, Marklund & Sandsten 2002), alors que la disponibilité en macroinvertébrés aquatiques est un élément crucial pour l'établissement des couples reproducteurs ou l'alimentation des nichées de canards (Cox *et al.* 1998, Sjöberg *et al.* 2000, Broyer & Calenge 2010). En effet, la densité en nichées, le couvert en herbier et l'abondance en invertébrés peuvent être fortement corrélés (Staicer *et al.* 1994).

Une autre forme de compétition indirecte pourrait aussi avoir lieu durant l'hiver. En effet, les sites inondés temporairement en hiver peuvent représenter une source alimentaire considérable pour l'avifaune hivernante, c'est le cas des champs de riz *Oryza sp.* inondés après la récolte aux USA (Elphick 2000). En utilisant en hiver les sites asséchés temporairement l'été précédent (**Articles 1 et 2**), les cygnes peuvent réduire la disponibilité alimentaire des sites les plus favorables pour les autres oiseaux, alors que ces ressources

pourraient avoir un rôle clef durant la migration pré-nuptiale pour la reproduction des Anatidés (voir Arzel *et al.* 2006). Durant la migration, les autres oiseaux d'eau pourraient alors être contraints d'utiliser les sites de moindre qualité, diminuant par là même leur gain énergétique si les conditions de prédation ou d'alimentation sont différentes sur les autres étangs par exemple. Ainsi, la réduction de la biomasse végétale par les oies cendrées et les canards siffleurs *Anas penelope* sur les pâtures inondées les plus riches peuvent provoquer l'utilisation de sites moins favorables par les cygnes de Bewick *Cygnus columbianus* durant l'hiver (Rees 1990). Les individus arrivés les premiers sur les sites hivernaux pourraient alors obtenir de meilleures conditions de séjour que ceux arrivés plus tard : « premier arrivé – premier servi » (Nolet & Drent 1998), et les mœurs relativement sédentaires du cygne tuberculé en Dombes pourraient lui profiter au détriment des espèces migratrices.

3. Perspectives.

L'approche descriptive que nous avons employée pour mesurer l'effet de la présence des couples de cygnes sur les oiseaux d'eau (**Articles 4 et 5**) nécessiterait d'être validée par une approche expérimentale. Bien que l'abondance en oiseaux d'eau soit plus forte sur les étangs où les couples de cygnes sont présents, l'effet du cantonnement des couples de cygnes pourrait ne pas avoir été détecté : l'abondance en oiseaux d'eau pourrait être encore supérieure à celle observée si les couples de cygnes n'étaient pas présents. Une approche expérimentale par l'intermédiaire de l'introduction de cygnes factices (silhouettes ou formes en plastique de cygne) ou réels (cygnes éjointés) permettrait de comparer un état initial avec celui après l'arrivée des cygnes.

Dans un contexte plus large, des expérimentations peuvent être développées pour mieux cerner les modalités de coexistence des oiseaux et leurs limites, en maîtrisant la structure des communautés et la disponibilité des ressources. On pourrait alors imaginer l'introduction d'un nombre variable d'individus appartenant à des espèces très différentes sur des plans d'eau, i.e. des espèces avec une accessibilité à l'habitat aquatique et des besoins bien différents (ex : cygne tuberculé, oie cendrée, canard colvert, foulque, nette rousse), dans des habitats où les capacités d'accueil sont très variables (ex : taille des étangs, richesse en formations végétales). Dans ce cas, des observations comportementales permettraient de déterminer s'il existe une forme de commensalisme, ou toute autre relation, entre les oiseaux d'eau et les couples de cygnes tuberculés.

III. Conséquences du cygne sur les herbiers de macrophytes aquatiques.

Les herbivores ont un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes d'eau douce. Vu les différentes fonctionnalités assurées par les herbiers de macrophytes aquatiques, il est important de mieux comprendre les relations entre les herbivores et ces macrophytes (Lodge *et al.* 1998b), en particulier dans les étangs piscicoles où ces relations sont peu connues. Au-delà d'un simple effet du pâturage des cygnes tuberculés, nous nous sommes intéressés aux circonstances dans lesquelles les phénomènes de déplétion survenaient. Nous démontrons que le cygne peut avoir un effet important sur les herbiers de macrophytes durant la période végétative. Cet effet porte à la fois sur la présence, la quantité (recouvrement) et même la structure des communautés de macrophytes aquatiques. Ce phénomène de déplétion est modulé par différentes covariables : la pression exercée par les oiseaux (cygne-jour/ha), le niveau trophique des étangs et le stade phénologique des macrophytes aquatiques (**Article 6**).

1. Relation cygne - macrophytes.

L'expérimentation que nous avons conduite sur les étangs a couvert une large gamme de conditions environnementales. En effet, la pression de pâturage par les cygnes (cygne-jour/ha), les communautés végétales rencontrées et le niveau trophique des sites présentent tous une forte variabilité.

Au début du développement végétatif des macrophytes aquatiques (mai), le pâturage exercé par les cygnes contribue à faire disparaître les herbiers des étangs où la pression exercée (cygne-jour/ha) est forte et précoce (Article 6). Durant la phase de croissance végétative, des mécanismes de compensation sont à l'œuvre chez les végétaux pour compenser la destruction des tissus par les herbivores, et ce jusqu'à la reproduction des plantes (Boege & Marquis 2005). Ceci pourrait expliquer que les effets du pâturage ne soient importants que sur les sites où la pression exercée par les cygnes est suffisamment soutenue pour limiter le développement végétatif malgré les mécanismes de compensation. Sur l'échantillon que nous avons étudié de fortes pressions (cygne-jour/ha) ont eu lieu sur des étangs de taille variable. Contrairement aux milieux lacustres où les fortes densités d'oiseaux d'eau ont lieu sur les petits lacs, dont la surface totale est réduite comparé à la zone littorale

(accessible aux oiseaux d'eau) (Sondergaard *et al.* 1996), nous démontrons que de fortes densités de cygnes peuvent avoir lieu y compris parmi les plus grands étangs échantillonnés. A cette période de l'année (mai), cela implique que de fortes densités de cygnes, et les conséquences qui s'y rattachent sur les herbiers, peuvent survenir sur des étangs de surface variable, et ne sont pas limitées aux plus petits étangs. Cela s'explique notamment par le séjour des groupes de cygnes sur les grands étangs et le cantonnement des couples de cygnes sur des étangs plus petits (**Article 1 et 2**).

L'effet du pâturage des cygnes sur la présence des macrophytes aquatiques est plus flagrant durant les stades plus avancés du développement végétatif (juin et juillet), **indépendamment du niveau trophique des étangs ou de la pression des cygnes (Article 6)**. En effet, les mécanismes de compensation des plantes décroissent au cours de la saison végétative (Maschinski & Whitham 1989) : ayant alors accompli leur cycle de reproduction, elles présentent une résistance moindre au pâturage. Bien que sur certains étangs échantillonnés les conséquences du cygne ne soient pas observables sur la végétation au cours de toute la saison, le pâturage par les cygnes contribue à amoindrir le recouvrement des macrophytes aquatiques sur les étangs en général. **L'amplitude des différences de recouvrement entre les zones témoins (exclus) et disponibles pour les cygnes est partiellement réduite par un niveau trophique croissant des étangs étudiés (juillet) (Article 6)**. La comparaison de ce résultat avec les connaissances acquises dans d'autres systèmes est délicate. Bien que la richesse trophique des milieux aquatiques soit un élément pouvant faire varier les effets du pâturage par les herbivores sur les communautés végétales, des paradigmes différents expliquent comment la richesse en nutriments peut alternativement limiter ou accroître le mécanisme de déplétion (Strauss & Agrawal 1999).

Le pâturage des herbiers de macrophytes par les cygnes a également contribué à simplifier les communautés végétales sur les étangs. L'homogénéisation des communautés végétales étudiées a été plus flagrant au début du stade de développement des macrophytes (mai et juin). Il se pourrait donc que les cygnes affectent les espèces les plus précoces et accompagnatrices dans les communautés, au profit d'autres espèces de macrophytes dont la contribution relative aux formations végétales est accrue. Vu la taille de notre échantillon et la diversité des communautés végétales présentes sur les étangs, il nous paraît délicat d'aller plus avant dans une analyse de la sensibilité des espèces de macrophytes au pâturage.

Outre l'effet du pâturage par les cygnes tuberculés, d'autres facteurs agissent sur le développement des herbiers de macrophytes aquatiques. En effet, durant notre

expérimentation certains étangs avec des niveaux trophiques extrêmes ou avec des effectifs importants de foulques étaient dépourvus d'herbier aussi bien dans les zones témoins (exclos) que disponibles aux cygnes. Au-delà d'un seuil, le niveau trophique des étangs pourrait ainsi intervenir en amont de tout phénomène de déprédation par les herbivores comme un facteur limitant pour les herbiers de macrophytes aquatiques (bloom planctonique). De plus les fortes concentrations de foulques sur un nombre limité d'étangs pourraient avoir masqué l'effet des cygnes sur la végétation (en consommant les macrophytes présents dans l'exclos).

2. Implications en termes de conservation.

Sur le long terme, le pâturage peut causer de profonds changements dans la composition des communautés végétales (ex : Van Donk & Adrie 1996). Tatu *et al.* (2006) ont ainsi montré que dans la baie de Chesapeake (Maryland) plus l'exposition des herbiers de *Ruppia* maritime *Ruppia maritima* au cygne tuberculé est longue (en termes d'années) plus les différences observées entre les zones témoins (exclos) et disponibles sont fortes. **Il est donc probable que l'effet que nous avons observé durant la période végétative (Article 6), ne soit qu'un aperçu de ce qui se déroule à plus large échelle et sur le long terme.** La déplétion des herbiers par les cygnes pourrait concerner un nombre d'étangs non négligeable sur le long terme. Il s'agirait d'étangs avec des caractéristiques particulières (ex : aire et isolement) dans le paysage, que les cygnes pourraient utiliser de manière répétée sur plusieurs années (**Article 1**). La constance dans le patron d'utilisation de ces étangs au fil des saisons (cygne-jour/ha, voir **Article 2**) pourrait faire apparaître des conséquences plus importantes du pâturage, notamment en hiver (dormance végétative) où les organismes végétaux sont plus sensibles au pâturage (Boege & Marquis 2005). Dans le cas de la Dombes, **l'assèchement régulier des étangs pourrait cependant limiter partiellement les effets du pâturage des cygnes tuberculés sur les macrophytes.** En effet, les étangs asséchés l'été sont préférentiellement utilisés par les cygnes en hiver (**Article 1**) et c'est sur ces étangs que les pics de séjour hivernaux ont lieu (**Articles 1 et 2**). Les résidus provenant de l'assèchement temporaire pourraient donc fournir des substituts alimentaires aux macrophytes, limitant la sollicitation répétée des communautés de macrophytes aquatiques en hiver, comme suggéré par Gauthier *et al.* (2005) dans un contexte écologique différent. Pour que les étangs asséchés jouent ce rôle il faut néanmoins que la pratique de l'assèchement ne soit pas plus préjudiciable aux macrophytes que ne l'est le cygne tuberculé.

Les effets pâturage ne se limitent pas à la destruction des tissus végétaux, mais il porte également préjudice à la production future des herbiers en pleine croissance (Mitchell & Perrow 1998). Les conséquences sont donc moins importantes une fois le cycle de reproduction accompli. Bien que l'effet précoce du pâturage sur la disparition des herbiers n'ait été détecté que sur les étangs avec une forte pression exercée par les cygnes tuberculés, il peut avoir des conséquences importantes sur les communautés animales de ces mêmes étangs. Les cascades trophiques ont lieu lorsqu'un mécanisme affectant l'abondance ou la biomasse d'un maillon de la chaîne trophique a des effets sur les autres composantes du système (Carpenter & Kitchell 1993). Vu le rôle majeur des macrophytes aquatiques, les changements induits par le pâturage des cygnes pourraient avoir des conséquences en cascade sur les communautés animales des étangs. En Dombes, les peuplements piscicoles et d'oiseaux d'eau pourraient être affectés par la destruction ou la raréfaction des herbiers sur les étangs où l'effet des cygnes est significatif, alors que ces communautés sont des enjeux socio-économiques ou écologiques à part entière. Bien que la relation entre le volume d'herbier et le profit qui en est issu pour la faune aquatique ne soit pas linéaire (Diehl & Kornijow 1998), **la suppression de tout couvert végétal par les cygnes élimine par là même tout support de nidification, de frai, d'alimentation ou de refuge pour une grande variété de communautés animales tributaires des herbiers de macrophytes aquatiques.** Les peuplements piscicoles dombistes sont composés principalement de Carpe *Cyprinus carpio*, gardon *Rutilus rutilus*, tanche *Tinca tinca* et brochet *Esox lucius*, dont le frai peut dépendre étroitement de la végétation aquatique (Bruslé & Quignard 2001). La Dombes est l'une des rares régions continentales françaises où la guifette moustac *Chlidonias hybrida* niche. La nidification de cette espèce dépend elle aussi étroitement de la ressource végétale, en particulier flottante (Paillisson, *et al.* 2006). La population pourrait pâtir de la suppression de tout couvert sur les sites de nidification. De plus, une forme de compétition par exploitation pourrait apparaître entre le cygne tuberculé et les autres oiseaux d'eau qui exploitent les ressources présentes dans les herbiers (ex : invertébrés, graines) ou les herbiers eux-mêmes. **L'effet du cygne sur la structure des communautés végétales et la simplification de la structure de celles-ci sont d'autant plus importants à considérer que certaines espèces accompagnatrices sont incluses dans les formations végétales d'intérêt patrimonial en Dombes** (ex : *Potamogeton acutifolius*).

Il ne faut pas exclure que d'autres mécanismes que la simple déplétion puissent se manifester au cours du temps sur les étangs. La relation entre le cygne *Cygnus spp.* et le potamot pectiné illustre bien ces mécanismes. Ainsi, Sandsten & Klaassen (2008) évoquent

une relation de mutualisme entre le potamot pectiné et le cygne *Cygnus spp.*, au détriment du potamot perfolié *Potamogeton perfoliatus*. Le potamot perfolié (reproduction par rhizomes ou turions), serait délogé des sédiments par les cygnes qui recherchent les potamots pectinés (reproduction par tubercules) pour s'en nourrir. Ce dernier occuperait alors des habitats aquatiques d'où le potamot perfolié a été exclu. Le potamot pectiné peut aussi développer des stratégies adaptatives (enfouissement plus profond des tubercules) pour se maintenir malgré la consommation hivernale des tubercules par les cygnes de Bewick *Cygnus columbianus* (Hidding *et al.* 2009).

3. Perspectives.

Nous avons démontré que différentes covariables pouvaient accroître les phénomènes de déplétion associés au cygne. Lors d'approches expérimentales des relations herbivores-plantes, nous suggérons donc de considérer les variables pouvant faire varier l'effet des herbivores sur les macrophytes aquatiques (ex : la pression des herbivores, le niveau trophique ou le stade phénologique des herbivores ou des plantes). En effet, ceci devrait permettre une lecture plus fine des relations entretenues entre les herbivores et les plantes, y compris dans d'autres milieux aquatiques que les étangs piscicoles.

Les communautés de macrophytes aquatiques présentent une très forte hétérogénéité à l'échelle des étangs en Dombes. Une étude du régime alimentaire des oiseaux, basée sur l'analyse des épidermes des plantes présentes dans les fientes, pourrait permettre de définir les préférences alimentaires des cygnes vis à vis des macrophytes. L'intérêt de certaines formations végétales sur le plan patrimonial ou fonctionnel (ex : en tant que ressource alimentaire pour l'avifaune) comme les potamaies *Potamogeton spp.* et leur sensibilité importante aux herbivores (Lodge & Lorman 1987 ; Weisner *et al.* 1997 ; Rodriguer-Villafane *et al.* 2007) comparé à d'autres formations plus « banales », comme les myriophylles *Myriophyllum spp.*, font de l'effet du pâturage par les cygnes sur les espèces de macrophytes une question importante. Vu la difficulté de prédire a priori et in-situ la composition des communautés de macrophytes sur les étangs lors de la mise en place de notre approche expérimentale (pose des exclos), des expérimentations ex-situ pourraient être envisagées pour mesurer l'effet des cygnes sur différentes espèces de macrophytes. Une expérimentation en mésocosme permettrait de contrôler une grande gamme d'effets induits par le pâturage (changements de succession, mutualisme) en interaction avec d'autres variables (précocité du pâturage, niveau trophique, compétition interspécifique...). La

faisabilité de telles expérimentations a été démontrée dans le cas de la consommation du scirpe maritime *Scirpus maritimus* par l'Oie cendrée en Camargue (Durant *et al.* 2009). De telles expérimentations permettraient à terme une lecture fine de l'effet du pâturage tout en considérant l'effet d'autres paramètres rencontrés sur les étangs. De la même manière, une expérimentation en mésocosme pourrait être la meilleure approche pour mesurer l'effet du pâturage sur la croissance ou la reproduction des carpes (ex : sur des mares en simulant le pâturage).

Dans un contexte écologique différent de la Dombes, la direction régionale Alpes-Méditerranée-Corse de l'ONCFS, mène depuis 2010 en Camargue une étude ayant pour but de mesurer l'effet du pâturage par les cygnes sur les herbiers patrimoniaux de *Zostera spp.* et *Ruppia spp.* durant plusieurs cycles végétatifs successifs (plusieurs années). Cette étude s'appuie en partie sur le protocole utilisé en Dombes.

IV. L'intégration d'une espèce colonisatrice aux écosystèmes.

En tant qu'élément extérieur aux écosystèmes, le cygne tuberculé a pu représenter une forme de perturbation lors de son apparition dans les étangs piscicoles. Cependant, nous ne sommes parvenus à détecter aucune conséquence directe sur la communauté d'oiseaux d'eau alors que l'effet de cet oiseau herbivore peut être bien réel sur les macrophytes aquatiques. **Au regard de l'ensemble des perturbations à l'œuvre sur les étangs, comme leur assèchement temporaire, les pratiques agricoles sur les terres adjacentes aux étangs, la pisciculture ou l'activité de chasse, les effets de la présence du cygne sur les autres communautés sont aujourd'hui relativement bien connus.** Outre la colonisation récente par des espèces comme le cygne tuberculé, les étangs de la Dombes ont donc un fonctionnement incessamment bouleversé par des perturbations majeures et récurrentes. Il est par conséquent indispensable de hiérarchiser l'importance de ces différentes perturbations à l'œuvre afin de relativiser malgré tout l'importance des perturbations plus récentes comme celles liées au cygne tuberculé.

Que la colonisation d'un espace par une espèce soit spontanée ou résulte de son introduction par l'homme, les perturbations associées à l'apparition d'une espèce considérée comme exogène, dans quelque milieu que ce soit, n'implique pas nécessairement des changements généralisés dans la structure des écosystèmes récepteurs. Le résultat de cette perturbation dépend donc à la fois des propriétés écologiques

de l'espèce considérée, de la structure des communautés autochtones et des contraintes qu'imposent les facteurs abiotiques. L'intégration de l'espèce colonisatrice dépend d'un équilibre entre ces différents facteurs. Dans d'autres contextes écologiques que les étangs piscicoles, l'intégration des espèces colonisatrices aux communautés autochtones pourrait donc également parfois se faire sans préjudices généralisés au fonctionnement de l'écosystème, même si l'arrivée d'espèces exotiques est généralement considérée, à raison, comme une des menaces principales pour la biodiversité dans bon nombre de cas, générant de multiples questions quant à leur gestion (Sutherland *et al.* 2006).

L'évaluation des conséquences associées à la présence d'une espèce dans les écosystèmes colonisés demeure cependant délicate. **En effet, ces conséquences peuvent être sous-estimées lorsque l'espèce est encore dans sa phase d'intégration à l'écosystème, et que son stade ultime de développement est méconnu.** L'ampleur maximale des perturbations liées à la colonisation ne s'exprime parfois qu'à ce stade, une fois que la population issue de cette colonisation s'est stabilisée. Dans un cadre idéal, il importerait de comprendre les effets de l'apparition d'une espèce dès l'établissement (temps 0) pour ne pas risquer d'observer un « état initial » déjà altéré des écosystèmes, et donc de sous-estimer les conséquences induites par la colonisation d'une espèce. Ensuite, sur le plus long terme, des phénomènes tels que les changements de successions biologiques pourraient être observés et mis en relation avec les perturbations issues de la présence de l'espèce. D'autre part, il convient de ne pas négliger le rôle que peut avoir l'activité humaine pour faciliter l'intégration d'une espèce animale à son environnement. Dans le cas d'une population sédentaire comme le cygne en Dombes, évoluant dans un milieu aquatique temporairement utilisé comme terre arable, il est possible que l'intégration soit facilitée par l'activité humaine, ce qui limiterait ses effets sur la structure de l'écosystème d'étang mais qui pourrait également favoriser son installation (exemple : les résidus issus des assèchements temporaires des étangs fournissent une source d'énergie facile d'accès en période hivernale, ce qui pourrait avoir favorisé l'implantation de l'espèce). Plus largement, les perturbations issues de l'activité humaine tendent à accroître l'eutrophisation des écosystèmes aquatiques, ce qui peut être défavorable à la biodiversité (Brinson & Malvarez 2002). Dans le cas des oiseaux d'eau, l'accroissement de la production primaire qui en est issu (macrophytes aquatiques) pourrait être profitable à l'arrivée de nouvelles espèces comme le cygne tuberculé, notamment durant l'hiver. Sous cet angle, la colonisation des habitats aquatiques par le cygne tuberculé pourrait également être perçue comme un indicateur de changement des écosystèmes.

Au final, en termes de conservation, il est important de comprendre comment s'insèrent les nouvelles espèces dans les écosystèmes. Cela permet à terme de leur attribuer des statuts juridiques appropriés, qui reposent sur des arguments scientifiques objectifs, et de concentrer les efforts de suivi et donc de gestion sur les espèces qui en ont le plus besoin. Cependant, cette procédure résulte encore le plus souvent davantage de décisions politiques et de compromis avec les représentants des secteurs socio-économiques, plutôt que de réelles politiques de conservation de la nature à partir des connaissances scientifiques acquises.

CONCLUSION

Au-delà des aspects purs d'écologie traités dans ce travail, il paraît indispensable d'ouvrir la discussion plus largement. Dans ce cas, un détour par l'histoire de la Dombes apparaît comme un bon moyen de positionner les processus liés à la présence relativement récente du cygne tuberculé dans un contexte plus large des évolutions à l'œuvre dans cette région.

Une exploration sommaire du passé d'une région d'étangs comme la Dombes démontre que les changements y ont été incessants, sur des pas de temps très variables. Dès le XIV^{ème} siècle, la Dombes a été transformée de marais à étangs par la main de l'homme à des fins agricoles. Elle a ensuite été asséchée massivement, pour des raisons sanitaires (paludisme) et économiques (construction d'une voie ferrée par exemple) à la fin du XIX^{ème} siècle, avant d'être de nouveau remise en eau au début du XX^{ème} siècle, répondant donc au fil des siècles à des exigences sociétales variables (Bernard 2008). Ces procédés, en plus de changements plus globaux (réchauffement climatique par exemple), ont certainement impliqué des changements fréquents dans la structure des communautés animales et végétales, mais qui sont peu documentés car trop anciens. Néanmoins une constante semble demeurer, le fonctionnement écologique des étangs est resté largement tributaire de l'activité agricole (pisciculture et cultures principalement), qui dans sa diversité a fait de la Dombes une place importante sur le plan international pour la biodiversité des zones humides, tant végétale qu'animale. L'agriculture dombiste a considérablement évolué récemment, passant de systèmes de polyculture-élevage à des systèmes dominés par les cultures. La Dombes s'est également fortement urbanisée, alors que l'activité piscicole serait en déprise et que peu de connaissances existent sur l'activité de chasse. Dans le même temps, de profonds changements semblent être survenus sur la faune et la flore locale : la raréfaction des herbiers de macrophytes aquatiques, la régression des roselières, le moindre succès de reproduction des canards, la diminution des effectifs de foulques, la baisse des rendements piscicoles ou même l'arrivée de nouvelles espèces animales. Si les changements opérés sur le paysage agricole dombiste sont indéniables, beaucoup de ceux opérés sur la faune et la flore restent l'objet de nombreuses spéculations, car quasiment pas documentés.

Aujourd'hui, les apparitions d'espèces comme le ragondin, le cormoran *Phalacrocorax carbo* ou le cygne sont montrées du doigt comme étant à l'origine des disfonctionnements présumés des étangs. Or ce processus de colonisation, au moins pour les espèces non

introduites, s'inscrit dans le cadre logique de fonctionnement des écosystèmes sur le long terme, mis en dynamique par des perturbations et relativement stable sur le court terme. A leur arrivée, la présence des espèces implique inéluctablement des ajustements chez les communautés présentes auparavant. Cependant, il demeure délicat de déterminer à partir de quand l'espèce colonisatrice est considérée comme ayant un impact ou non sur le système. Cela est d'autant plus difficile à estimer que différentes approches, pas forcément contradictoires, peuvent se mêler pour juger de cet impact selon que l'on considère la perte pour l'homme (enjeux économiques) ou la valeur intrinsèque de la nature (anthropocentrisme versus écocentrisme, Kortenkamp & Moore 2001). De plus, la réflexion doit prendre en compte d'autres aspects ni économiques ni écologiques, mais de dimension sociétale. En effet le cygne tuberculé est une espèce qui bénéficie d'une « affection » importante dans la société, qui doit être prise en compte lors de la formulation de mesures de gestion (Ellis & Elphick 2007). Nous ne sommes parvenus à démontrer qu'un effet que sur les communautés de macrophytes aquatiques, sur des étangs répondant à des conditions écologiques particulières sans que l'effet soit généralisé, alors qu'aucun effet direct n'a pu être démontré sur les autres espèces d'oiseaux d'eau. Les résultats de cette étude sont cohérents avec les connaissances pré-établies dans des contextes écologiques différents.

D'autres formes de dégradations que celles associées à la colonisation par de nouvelles espèces sont très probables dans les étangs piscicoles, étant des systèmes très anthropisés. En effet, on sait que des facteurs plus polémiques, car dépendant directement de l'activité humaine, peuvent avoir davantage d'importance que ces espèces nouvelles pour les systèmes étudiés, sans qu'un espace de discussion soit fourni sur les stratégies de conservation à déployer, quand bien même les connaissances pour exécuter les mesures nécessaires sont disponibles.

Sans référence solide sur le fonctionnement des étangs sans ces espèces, le stade avancé de leur colonisation dans les étangs rend aujourd'hui difficile l'estimation de leurs effets. L'acquisition de données sur le long terme est indispensable pour détecter un impact et minimiser le risque de ne détecter qu'un effet inclus dans un processus inscrit sur le long terme (Hewitt *et al.* 2001). En effet, nous sommes aujourd'hui au stade où l'intégration du cygne tuberculé à l'écosystème est réalisée et où les relations observées peuvent déjà résulter de leur présence, sans que leur contribution réelle aux déséquilibres présentement mentionnés ne puisse être estimée. Dans un cadre plus large, nous suggérons donc de suivre la biodiversité sur le long terme, dans des haut lieux de biodiversité comme la Dombes, à l'aide d'indicateurs soigneusement sélectionnés pour déterminer d'une part les évolutions opérées

au cours du temps, et d'autre part les perturbations à l'origine des changements survenus et donc la contribution réelle d'espèces comme le cygne tuberculé aux phénomènes observés. De tels travaux bénéficieraient beaucoup d'approches multidisciplinaires. L'effort de recherche doit donc être structuré et ne doit pas se concentrer uniquement sur les espèces colonisatrices, au risque d'oublier le rôle d'autres facteurs d'importance supérieure, le but final étant de ne pas compromettre les efforts de conservation déployés.

BIBLIOGRAPHIE

- Adler, P.B., Raff, D.A. & Lauenroth, W.K. (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.
- Agami, M. & Waisel, Y. (1986) The role of mallard ducks (*Anas platyrhynchos*) in distribution and germination of seeds of the submerged hydrophyte *Najas marina* L. *Oecologia* 68: 473-475.
- Aldridge, C.L. & Boyce, M.S. (2008) Accounting for fitness : combining survival and selection when assessing wildlife-habitat relationships. *Israel journal of ecology and evolution* 54: 389-419.
- Altmann, J (1974) Observational study of behaviour : sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Amat, J.A. (1984) Ecological segregation between red-crested pochard *Netta rufina* and pochard *Aythya ferina* in a fluctuating environment. *Ardea* 72: 223-233.
- Amat, J.A. (1990) Food usurpation by waterfowl and waders. *Wildfowl* 41:107-116.
- Amat, J.A., & Soriguer, R.C. (1984) Kleptoparasitism of coots by gadwalls. *Ornis Scandinavica* 15:188-194.
- Anderson, D.R. & Burnham, K.P. (1999) General strategies for the analysis of ringing data. *Bird Study* 46: 261-270.
- Aragones, L. & Marsh, H. (2000) Impact of Dugong grazing and turtle cropping on tropical seagrass communities. *Pacific conservation biology* 5: 277-288.
- Arzel, C., Elmberg, J. & Guillemain, M. (2006) Ecology of spring-migrating Anatidae : a review. *Journal of ornithologia* 147: 167-184.
- Baddeley, A. & Turner, R. (2005) Spatstat : An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of statistical software* 12: 42.
- Baddeley, A. (2008) Analysing spatial point patterns in R. CSIRO and University of western australia, p. 199.
- Badzinski, S.S., Davison Ankney, C. & Petrie, S.A. (2006) Influence of migrant Tundra swans (*Cygnus columbianus*) and Canada geese (*Branta canadensis*) on aquatic vegetation at Long Point, Lake Erie, Ontario. *Hydrobiologia* 567: 195-211.
- Bailey, M., Petrie, S.A. & Badzinski, S.S. (2007) Diet of mute swans in Lower Great Lakes Coastal Marshes. *The Journal of wildlife Management* 72.

-
- Bakker, C., Blair, J.M. & Knapp, A.K. (2003) Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands ? *Oecologia* 137: 385-391.
- Balon, E.K. (1995) Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. *Aquaculture* 129, 3-48.
- Barry, R. & Peter, D. (2010) splanx: Spatial and Space-Time Point Pattern Analysis. R package version 2.01-27.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1990) Ecology - Individuals, populations and Communities. Blackwell.
- Bell, M.C., Delany, S.N., Millett, M.C. & Pollitt, M.S. (1997) Wintering waterfowl community structure and the characteristics of gravel pits. *Wildlife biology* 3: 65-78.
- Benmergui, M., Fournier, J.Y., Fouque C. & Broyer J. (2005) L'expansion du Cygne tuberculé en Dombes. *Faune sauvage* 266: 22-28. in French.
- Bernard, C. (2008) L'étang, l'homme et l'oiseau - Incidences des modes de gestion des étangs piscicoles sur les ceintures de végétation et l'avifaune nicheuse en Sologne, Brenne, Bresse, Territoire de Belfort et Champagne humide. Ecole Normale Supérieure des Lettres et Sciences Humaines de Lyon, p. 632.
- Betts, M.G., Rodenhouse, N.L., Scott Sillett, T., Doran, P.J. & Holmes, R.T. (2008) Dynamic occupancy models reveal within-breeding season movement up a habitat quality gradient by a migratory songbird. *Ecography* 31: 592-600.
- Bird, J., Pettygrove, G. & Eadie, J. (2000) The impact of waterfowl foraging on the decomposition of rice straw: mutual benefits for rice growers and waterfowl. *Journal of Applied Ecology* 37: 728-741.
- BirdLife International (2004) Birds in Europe - Population estimates, trends and conservation status. Information Press, Oxford, United Kingdom.
- Boege, K. & Marquis, R.J. (2005) Facing herbivory as you grow up : the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 441-448.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H. & White, J-S.S. (2008) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 127-135.
- Bond, N.R., Lake, P.S. & Arthington, A.H. (2008) The impacts of drought on freshwater ecosystems : an Australian perspective. *Hydrobiologia* 600: 3-16.

- Bortolus, A., Iribarne, O.O. & Martinez, M. (1998) Relationship between waterfowl and the Seagrass *Ruppia maritima* in a southwestern atlantic coastal lagoon. *Estuaries* 21: 710-717.
- Boulinier, T. Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flather, C.H. & Pollock, K.H. (2001) Forest fragmentation and bird community dynamics : inference at regional scales. *Ecology* 82: 1159-1169.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E. & Schmiegelow, F.K.A. (2002) Evaluation resource selection functions. *Ecological modelling* 157: 281-300.
- Brinson, M.M. & Malvarez, A.I. (2002) Temperate freshwater wetlands : types, status, and threats. *Environmental conservation* 29: 115-133.
- Brochet, A.L., Gauthier-Clerc, M., Mathevet, R., Béchet, A., Mondain-Monval, J.Y. & Tamisier, A. (2009c) Marsh management, reserve creation, hunting periods and carrying capacity for wintering ducks and coots. *Biodiversity and Conservation* 18: 1879-1894.
- Brochet, A.L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M. & Green, A. J. (2009a) The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. *Ecography* 32: 919-928.
- Brochet, A.L., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M. & Green, A.J. (2009b) Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue : duck guts are more important than their feet. *Freshwater biology* 55: 1262-1273.
- Brochet, A.L., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Fritz, H., Waterkeyn, A., Baltanas, A. & Green, A.J. (2010) Field evidence of dispersal of branchiopods, ostracods and bryozoans by teal (*Anas crecca*) in the Camargue (southern France). *Hydrobiologia* 637: 255-261.
- Brown, J.H., Stevens, G.C. & Kaufman, D.M. (1996) The geographic range : size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 27: 597-623.
- Brown, J.L. (1969) Territorial behavior and population regulation in birds - a review and re-evaluation. *Wilson Bulletin* 81: 293-329.
- Brown, M. & Dinsmore, J.J. (1986) Implications of marsh size and isolation for marsh bird management. *Journal of wildlife Management* 50: 392-397.
- Broyer, J. (2009) Compared distribution within a disturbed fishpond ecosystem of breeding ducks and bird species indicators of habitat quality. *Journal of Ornithology* 150:761-768.
- Broyer, J. & Calenge, C. (2010) Influence of fish-farming management on duck breeding in French fish pond systems. *Hydrobiologia* 637: 173-185.
- Bruslé, J. & Quignard, J.P. (2001) Biologie des poissons d'eau douce européens.

-
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretical approach, 2nd edition, New York : Springer.
- 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: 516-519.
- Calsbeek, R. & Sinervo, B. (2002) An experimental test of the ideal despotic distribution. *Journal of Animal Ecology* 71: 513-523.
- Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1993) The trophic cascade in lake ecosystems. Cambridge University Press.
- Carr, G.M., Duthie, H.C. & Taylor, W.D. (1997) Models of aquatic plant productivity : a review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany* 59: 195-215.
- Case, T.J. & Gilpin, M.E. (1974) Interference competition and niche theory. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71: 3073-3077.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Osvaldo, S.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Diaz, S. (2000) Consequence of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology* 9: 129-136.
- Chase, J.M. (2003) Community assembly : when should history matter ? *Oecologia* 136: 489-498.
- Chisholm, H. & Spray, C. (2002) Habitat usage and field choice by mute and whooper swans in the tweed valley, Scotland. *Waterbirds* 25 (special publication): 177-182.
- Clark, R.G. & Shutler, D. (1999) Avian habitat selection : pattern from process in nest-site use by ducks ? *Ecology* 80: 272-287.
- Coleman, J.T., Spray, C.J., Percival, S.M., Rieckard, A.T. & Yeoman, P. (2002) The dynamics of a flock of Mute Swans at Berwick-upon-Tweed with Particular reference to the effects of Age, Sex, Social status and Body condition on molt. *Waterbirds* 25 (Special publication 1): 346-351.
- Conley, D.J. (2000) Biogeochemical nutrient cycles and nutrient management strategies. *Hydrobiologia* 410: 87-96.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 982: 1119-1144.

- Conover, M.R. & Kania, G.S. (1994) Impact of interspecific aggression and herbivory by mute swans on native waterfowl and aquatic vegetation in New England. *The Auk* 11: 744-748.
- Copp, G.H., Britton, J.R., Cucherousset, J., Garcia-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. & Stakénas, S. (2009) Voracious invader or benign feline ? A review of the environment biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* 10: 252-282.
- Cornulier, T. & Bretagnolle, V. (2006) Assessing the influence of environmental heterogeneity on bird spacing patterns : a case study with two raptors. *Ecography* 29: 240-250.
- Couteron, P., Seghieri, J. & Chadoeuf, J. (2003) A test for spatial relationships between neighbouring plants in plots of heterogeneous plant density. *Journal of vegetation science* 14: 163-172.
- Cox, D.R. (1972) Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society* 34: 187-220.
- Cox, R.R., Hanson, M.A., Roy, C.C., Euliss JR, N.H., Johnson, D.H. & Butler, M.G. (1998) Mallard duckling growth and survival in relation to aquatic invertebrates. *The Journal of wildlife Management* 62: 124-133.
- Cramp, S., Simmons, K., Ferguson-Lees, I., Gillmor, R., Hollom, P., Hudson, R., Nicholson, E., Ogilvie, M., Olney, P., Voous, K. & Wattel, J. (1986) Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa, The Birds of Western Palearctic. Oxford University Press.
- Crivelli, A.J. (1983) The destruction of aquatic vegetation by carp. *Hydrobiologia* 106: 37-41.
- DAISIE (2010) Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. <http://www.europe-alien.org/>
- Dandelot, S., Verlaque, R., Dutartre, A. & Cazaubon, A. (2005) Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia* 551: 1-6.
- De Haan, Y. (2009) Reproductive energetics of Mute swan, *Cygnus olor*, on the Lower Great Lakes.
- Defos du Rau, P., Barbraud, C. & Mondain-Monval, J.Y. (2003) Estimating breeding population size of the red crested pochard (*Netta rufina*) in the Camargue (southern France) taking into account detection probability : implications for conservation. *Animal conservation* 6: 379-385.

-
- Del Moral, R. & Grishin, S.Y. (1999) Volcanic disturbances and Ecosystem recovery. in : Walker, L.R. (ed.) Ecosystems of disturbed ground, ecosystems of the world. In: Elsevier (ed.), pp. 137-160.
- Desnouhes, L., Pichaud, M., Le Clainche, N., Mesléard, F. & Giroux, J.F. (2003) Activity budget of an increasing wintering population of Greylag Geese *Anser anser* in southern France. *Wildfowl* 54: 39-49.
- Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Hutchinson, M.A., Ewers, R.M. & Gemmill, N.J. (2005) Are invasive species the drivers of ecological change ? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 470-474.
- Diehl, S. & Kornijow, R. (1998) Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. In: Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M. & K. Christoffersen (Eds), The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies* 131: 24-46.
- DOCOB (2004) Document d'objectifs Natura 2000, Etangs de la Dombes, Rapport principal. p. 300.
- Dormann, C.F. (2007) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global ecology and biogeography* 16: 129-138.
- DuBowy, P.J. (1988) Waterfowl communities and seasonal environments : temporal variability in interspecific competition. *Ecology* 69: 1439-1453.
- Duncan, P., Hewison, A.J.M., Houte, S., Rosoux, R., Tournebize, T., Dubs, F., Burel, F. & Bretagnolle, V. (1999) Long-term changes in agricultural practices and wildfowling in an internationally important wetland, and their effects on the guild of wintering ducks. *Journal of applied ecology* 36.
- Durant, D., Fritz, H. & Duncan, P. (2004) Feeding patch selection by herbivorous Anatidae : the influence of body size, and of plant quantity and quality. *Journal of avian biology* 35: 144-152.
- Durant, D., Desnouhes, L., Guillemain, M., Fritz, H. & Mesléard, F. (2009) How do shoot clipping and tuber harvesting combine to affect *Bolboschoenus maritimus* recovery capacities ? *Botany* 87: 883-887.
- Ellis, M.M. & Elphick, C.S. (2007) Using a stochastic model to examine the ecological, economic and ethical consequences of population control in a charismatic invasive species : mute swans in North America. *Journal of applied ecology* 44: 312-322.

- Elmberg, J. (2009) Are dabbling ducks major players or merely noise in freshwater ecosystems ? A European perspective, with references to population limitation and density dependence. *Wildfowl* Special issue 2: 9-23.
- Elphick, C.S. (2000) Functional equivalency between rice fields and seminatural wetland habitats. *Conservation Biology* 14: 181-191.
- Enell, M., Löfgren, S. (1988) Phosphorus in interstitial water: methods and dynamics. *Hydrobiologia* 170, 103-132.
- Esselink, P., Helder G.J.F., Aerts, B.A. & Gerdes, K. (1997) The impact of grubbing by Greylag geese (*Anser anser*) on the vegetation dynamics of a tidal marsh. *Aquatic Botany* 55: 261-279.
- Evans, D.M. & Day, K.R. (2001) Does shooting disturbance affect diving ducks wintering on large shallow lakes ? A case study on Lough Neagh, Northern Ireland. *Biological conservation* 98: 315-323.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Fairbairn, S.E. & Dinsmore, J.J. (2001) Local and Landscape-level influences on wetland bird communities of the prairie pothole region of Iowa, USA. *Wetlands* 21: 41-47.
- Falk-Petersen, J., Bohn, T. & Sandlund, O.T. (2006) On the numerous concepts in invasion biology. *Biological invasions* 8: 1409-1424.
- Fiedler, W. (2003) Recent changes in migratory behaviour of birds : a compilation of field observation and ringing data. In : Avian migration. Berlin, Springer-Verlag.
- Fisher, J.B., Trulio, L.A., Biging, G.S. & Chromczak, D. (2007) An analysis of spatial clustering and implications for wildlife management : a burrowing Owl example. *Environmental Management* 39: 403-411.
- Fleishmann, E., Ray, C., Sjögren-Gulve, P., Boggs, C.L. & Murphy, D.D. (2002) Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* 16: 706-716.
- Flint, P.L. Petersen, M.R., Dau, C.P., Hines, J.E. & Nichols, J.D. (2000) Annual survival and site fidelity of Steller's eiders molting along the Alaska peninsula. *Journal of wildlife Management* 64: 261-268.
- Fouque, C., Guillemain, M. & Schricke, V. (2009) Trends in the numbers of Coot *Fulica atra* and wildfowl Anatidae wintering in France, and their relationship with hunting activity at wetland sites. *Wildfowl* (Special issue 2): 42-59.

-
- Fouque, C., Guillemain, M., Benmergui, M., Delacour, G., Mondain-Monval, J.Y. & Schricke, V. (2007) Mute swan (*Cygnus olor*) winter distribution and numerical trends over a 16-year period (1987/1988-2002-2003) in France. *Journal of ornithology* 148: 477-487.
- Frenot, Y., Gloaguen, J.C., Massé, L. & Lebouvier, M. (2001) Human activities, ecosystem disturbance and plant invasions in subantarctic Crozet , Kerguelen and Amsterdam islands. *Biological conservation* 2001: 33-50.
- Fretwell, S.D. & Lucas, J. & Henry., L. (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in Birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* XIX: 16-36.
- Fritz, H., Duncan, P., Gordon, I.J. & Illius, A.W. (2002) Megaherbivores influence trophic guilds structure in African ungulate communities. *Oecologia* 131: 620-625.
- Frochot, B. & Roché, J. (2000) Les fonctions des zones humides pour les oiseaux. In: Dunod (ed.) Fonctions et valeurs des zones humides, pp. 261-276.
- Fustec, E. & Lefeuvre, J.C. (2000) Les fonctions des zones humides : des acquis et des lacunes. In: Dunod (ed.) Fonctions et valeurs des zones humides, pp. 17-38.
- Gauthier, G., Giroux, J.F., Reed, A., Béchet, A. & Bélanger, L. (2005) Interactions between land use, and population increase in greater snow geese : what are the consequences for natural wetlands. *Global change biology* 11: 856-868.
- Gauthier, G., Giroux, J.F. & Rochefort, L. (2006) The impact of goose grazing on arctic and temperate wetlands. *Acta Zoologica Sinica* 52(supplement), 108-111.
- Gauthier-Clerc, M. & Le Maho, Y. (2001) Beyond bird marling with rings. *Ardea* 89: 221-230.
- Glenn, S.M. & Collins, S.L. (1992) Effects of scale and disturbance on rates of immigration and extinction of species in prairies. *Oikos* 63: 273-280.
- Gordon DM (1997) The population consequences of territorial behavior. *Trends in Ecology and Evolution* 12(2): 63-66.
- Goreaud, F., Loreau, M. & Millier, C. (2002) Spatial structure and the survival of an inferior competitor : a theoretical model of neighbourhood competition in plants. *Ecological modelling* 158: 1-19.
- Goreaud, F. & Pélissier, R. (2003) Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function : population independence vs. random labelling hypotheses. *Journal of vegetation science* 14: 681-692.
- Goss-Custard. (1980) Competition for food and interference among waders. *Ardea* 68: 31-52.
-

- Goss-Custard, J.D., Stillman, R.A., Caldow, R.W.G., West, A.D. & Guillemain, M. (2003) Carrying capacity in overwintering birds : when are spatial models needed ? - *Journal of applied ecology* 40: 176-187.
- Green, A.J. (1996) Analyses of globally threatened Anatidae in relation to threats, distribution, migration patterns, and habitat use. *Conservation Biology* 10: 1435-1445.
- Green, R.E. (2004) Breeding biology. In: Sutherland WJ, Newton I, Green RE (eds) *Bird ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford University Press.
- Gregg, W.W. & Rose, F.L. (1985) Influences of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure, and microdistribution in streams. *Hydrobiologia* 128: 45-56.
- Gren, I.M., Folke, C., Turner, K. & Batemen, I. (1994) Primary and secondary values of wetlands ecosystems. *Environmental Resource Economics* 4: 55-74.
- Grosbois, V. & Thompson, P.M. (2005) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos* 109: 273-290.
- Guillemain, M., Fritz, H. & Blais, S. (2000) Foraging methods can affect patch choice: an experimental study in Mallard (*Anas Plathyrynchos*). *Behavioural processes* 50: 123-129.
- Guillemain, M., Fritz, H., Guillon, N. & Simon, G. (2002) Ecomorphology and coexistence in dabbling ducks : the role of lamellar density and body length in winter. *Oikos* 98: 547-551.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8: 993-1009.
- Gustafson E.J., Parker G.R. (1994) Using an index of habitat patch proximity for landscape design. *Landscape and Urban Planning* 29: 117-130.
- Haapanen, A. (1991) Whooper swan *Cygnus c. cygnus* population dynamics in Finland. *Wildfowl* supplement 1: 137-141.
- Haig, S.M., Mehlman, D.W. & Oring, L.W. (1998) Avian movements and wetland connectivity in landscape conservation. *Conservation Biology* 12: 749-758.
- Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Hastings, A. (1996) Models of spatial spread : is the theory complete ? *Ecology* 77: 1675-1679.
- Hawkes, C.V. & Sullivan, J.J. (2001) The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology* 82(7), 2045-2058.

- Hewitt, J.E., Thrush, S.E. & Cummings, V.J. (2001) Assessing environmental impacts: effects of spatial and temporal variability at likely impact scales. *Ecological Applications* 11: 1502-1516.
- Hibert, F., Calenge, C., Fritz, H., Maillard, D., Bouché, P., Ipavec, A., Convers, A., Ombredane, D. & De Visscher, M.-N. (2010) Spatial avoidance of invading pastoral cattle by wild ungulates : insights from using point process statistics. *Biodiversity and Conservation* 19: 2003-2024.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R. & Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global change biology* 12: 450-455.
- Hidding, B. (2009) Avoidance and tolerance to avian herbivores in aquatic plants. Utrecht University, p. 166.
- Hidding, B., Nolet, B.A., Van Eerden, M.R., Guillemain, M. & Klaassen, M. (2009) Burial depth distribution of fennel pondweed tubers (*Potamogeton pectinatus*) in relation to foraging by Bewick's swan. *Aquatic Botany* 90: 321-327.
- Horrocks, N., Perrins, C. & Charmantier, A. (2009) Seasonal changes in male and female bill knob size in the Mute swan *Cygnus olor*. *Journal of avian biology* 40(5): 511-519.
- Hu, P. Tsiatis, A.A. & Davidian, M. (1998) Estimating the parameters in the Cox Model when covariate variables are measured with error. *Biometrics* 54: 1407-1417.
- Idestam-Almquist, J. (1998) Waterfowl herbivory on *Potamogeton pectinatus* in the Baltic Sea. *Oikos* 81: 323-328.
- Jakob, C., Ponce-Boutin, F., Besnard, A. & Eraud, C. (2010) On the efficiency of using song playback during call count surveys of Red-legged partridges (*Alectoris rufa*). *European Journal of wildlife research*.
- Jaksic, F.M. (1998) Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1427-1445.
- Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M. & Christoffersen, K., (1998) The structuring role of submerged macrophytes in lakes. New York, Springer.
- Johnson, C.J. Nielsen, S.E., Merrill, E.H., McDonald, T.L. & Boyce, M.S. (2006) Resource selection functions based on used-availability data : Theoretical motivation and evaluation methods. *Journal of wildlife Management* 70: 347-357.
- Jones, J. (2001) Habitat selection studies in avian ecology : a critical review. *The Auk* 118: 557-562.

- Källander, H. (2005) Commensal association of waterfowl with feeding swans. *Waterbirds* 28: 326-330.
- Kear, J. (2005) Ducks, Geese and Swans (Volume 1 & 2). Oxford University Press.
- Keating, K.A. & Cherry, S. (2004) Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *The Journal of Wildlife Management* 68: 774-789.
- Kirby, J., Delany, S. & Quinn, J. (1994) Mute swans in Great Britain : a review, current status and long-term trends. *Hydrobiologia* 279/280: 467-482.
- Kitchell, J.F., Schindler, D.E., Herwig, B.R., Post, D.M., Olson, M.H. & Oldham, M. (1999) Nutrient cycling at the landscape scale : the role of diel foraging migrations by geese at the Bosque del Apache national wildlife refuge, New Mexico. *Limnology Oceanography* 44: 828-836.
- Klaassen, R. (2006) Foraging in a spatially patterned world : migratory swans (*Cygnus columbianus*) seeking buried pondweed (*Potamogeton pectinatus*) tubers. NIOO KNAW. University of Groningen.
- Knapton, R.W. & Petrie, S.A. (1999) Changes in distribution and abundance of submerged macrophytes in the Inner bay at Long Point, Lake Erie : implication for foraging waterfowl. *Journal Great Lakes Resources* 25: 783-798.
- Koenig, W.D. & Knops, J.M.H. (1998) Testing spatial autocorrelation in ecological studies. *Ecography* 21: 423-429.
- Kortenkamp, K.V. & Moore, C.F. (2001) Ecocentrism and anthropocentrism : moral reasoning about ecological commons dilemmas. *Journal of Environmental Psychology* 21.
- Krebs, C.J. (2001) Ecology.
- Kurki, S. Nuikula, A. Helle, P. Lindén, H. (2000) Landscape fragmentation and forest composition grouse breeding success in boreal forests. *Ecology* 81: 1985-1997.
- Lacoul, P. & Freedman, B. (2006) Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews* 14: 89-136.
- Lake, P.S., (2003) Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater biology* 48, 1161-1172.
- Laliberte, A.S. & Ripple, W.J. (2004) Range contractions of north american carnivores and ungulates. *Bioscience* 54: 123-138.
- LaMontagne, J.M., Jackson, L.J. & Barclay, R.M.R. (2003b) Characteristics of ponds used by trumpeter swans in a spring migration stopover area. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1791-1798.

-
- LaMontagne, J.M., Jackson, L.J. & Barclay, R.M.R. (2003a) Compensatory growth responses of *Potamogeton pectinatus* to foraging by migrating trumpeter swans in spring stop over areas. *Aquatic Botany* 76: 235-244.
- Latham, J. (1999) Interspecific interactions of ungulates in European forests : an overview. *Forest ecology and management* 120: 13-21.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological monographs* 62: 67-118.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm ? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Leyequien, E., De Boer, W.F. & Cleef, A. (2007) Influence of body size on coexistence on bird species. *Ecological Research* 22: 735-741.
- Lin, D.Y. & Wei, L.J. (1989) The robust inference for the Cox proportional Hazards Model. *Journal American Statistical Association* 84: 1074-1078.
- Lind, H. (1984) The rotation display of the mute swan *Cygnus olor* : Synchronised neighbour responses as instrument in the territorial defence strategy. *Ornis scandinavia* 15: 98-104.
- Lodge, D.M. & Lorman, J.G. (1987) Reductions in Submersed Macrophytes biomass and species richness by the Crayfish *Orconectes rusticus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 44: 591-597.
- Lodge, D.M. (1991) Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany* 41: 195-224.
- Lodge, D.M. (1993) Biological invasions : lessons for ecology. *Trends in ecology and evolution* 8: 133-136.
- Lodge, D.M., Cronin, G., Van Donk, E. & Froelich, A.J. (1998b) Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa. in E. Jeppesen, M. Sondergaard, M. Sondergaard, and K. Christoffersen, eds. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. . Springer-Verlag.
- Lodge, D.M., Stein, R.A., Brown, K.M., Covich, A.P., Bronmark, C., Garvey, J.E. & Klosiewski, S.P. (1998a) Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity : challenges in spatial scaling. *Australian journal of ecology* 23: 53-67.
- Loonen, M.J.J.E. & De Vries, C. (1995) De Grauwe Gans Anser anser als standvogel in ZW-Nederland. *Limosa* 68: 11-14.
- Lotwick, H.W. & Silverman, B.W. (1982) Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of he Royal Statistical society* 44: 406-413.
-

- Ma, Z., Cai, Y., Li, B. & Chen, J. (2010) Managing wetlands habitats for waterbirds : an international perspective. *Wetlands* 30: 15-27.
- MacDougall, A.S. & Turkington, R. (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems. *Ecology* 86: 42-55.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S. & Royle, J.A. (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248-2255.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Hines, J.E., Knuston, M.G., Franklin, A.B. (2003) Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84: 2200-2207.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Sutton, N., Kawanishi, K. & Bailey, L.L. (2005) Improving inferences in population studies of rare species that are detected imperfectly. *Ecology* 86: 1101-1113.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, D.W. & Hines, J.E. (2006) Occupancy estimation and modeling - Inferring patterns and dynamics of species occurrence, Elsevier.
- Mäkela, S., Huiti, E. & Arvola, L. (2004) Spatial patterns in aquatic vegetation composition and environmental covariates along chains of lakes in the Kokemäenjoki watershed (S. Finland). *Aquatic Botany* 80, 253-269.
- Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. & Erickson, W.P. (2002) Resource selection by animals. Kluwer.
- Marklund, O. & Sandsten, H. (2002) Reduction of benthic macroinvertebrates due to waterfowl foraging on submerged vegetation during autumn migration. *Aquatic ecology* 36: 541-547.
- Marklund, O., Sandsten, H., Hansson, L.A. & Blindow, I. (2002) Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates. *Freshwater biology* 47: 2049-2059.
- Martin, P. & Bateson, P. (1993) Measuring behaviour, an introductory guide. Cambridge university press. Cambridge.
- Maschinski, J. & Whitham, T.G. (1989) The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American naturalist* 134: 1-19.
- McCann, K.S. (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- McNab, J.M. & Shannon, D.W.F. (1974) The nutritive value of barley, maize, oats and wheat for poultry. *British poultry science* 15: 561-567.

-
- McNaughton, S.J. (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S.J. & Georgiadis, N.J. (1986) Ecology of african grazing and browsing mammals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17: 39-65.
- Melles, S.J., Badzinski, D.F., M.J., Csillag, F. & Lindsay, K. (2009) Disentangling habitat and social drivers of nesting patterns in songbirds. *Landscape ecology* 24: 519-531.
- Merendhino, M.T. & Anknew, C.D. (1994) Habitat use by mallards and american black ducks breeding in central Ontario. *The Condor* 96: 411-421.
- Mikami, O. & Kawata, M. (2004) Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions ? A theoretical model for interspecific territoriality. *Evolutionary Ecology Research* 6: 765-775.
- Miquet, A. (2003) Cygne tuberculé. In Cochet G (ed.) Les oiseaux nicheurs de Rhône-Alpes : pp 53. CORA, Lyon, France.
- Mitchell, S.F. & Perrow, M.R. (1998) Interaction between grazing birds and macrophytes. In: Jeppesen, E., Sondegaard, M., Sondergaard, M. & K. Christoffersen (Eds), The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies* 131: 175-196.
- Mitchell, S.F. & Wass, R.T. (1996) Grazing by black swans (*Cygnus atratus* Latham), physical factors, and the growth and loss of aquatic vegetation in a shallow lake. *Aquatic Botany* 55: 205-215.
- Moilanen, A. & Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics : effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79: 2503-2515.
- Mönkkönen, M. & Forsman, J.T. (2002) Heterospecific attraction among forest birds : a review. *Ornithological science* 1: 41-51.
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *PNAS* 98: 5446-5451.
- Morris, D.W. (2003) Toward an ecological synthesis : a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13.
- Moyle, P.B. & Light, T. (1996) Biological invasions of fresh water : empirical rules and assembly theory. *Biological conservation* 78: 149-161.
- Munoz-Fuentes, V., Green, A.J., Negro, J.J. & Sorenson, M.D. (2006b) Hybridization between white-headed ducks and introduced ruddy ducks in Spain. *Molecular ecology* 16: 629-638.

- Munoz-Fuentes, V., Green, A.J., Sorenson, M.D., Negro, J.J. & Vila, C. (2006a) The ruddy duck *Oxyura jamaicensis* in Europe : natural colonization or human introduction ? *Molecular ecology* 15: 1441-1453.
- Munroe, D.M. & Noda, T. (2009) Spatial pattern of rocky intertidal barnacle recruitment : comparison over multiple tidal levels and years. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89: 345-353.
- Murray, J.R. & Bertram, G. (1971) The ecological consequences of territorial behavior in birds. *Ecology* 52: 414-423.
- Musil, P. & Fuchs, R. (1994) Changes in abundance of water birds species in southern Bohemia (Czech Republic) in the last 10 years. *Hydrobiologia* 279/280: 511-519.
- Naugle, D.E., Higgins, K.F., Nusser, S.M. & Johnson, W.C. (2001a) Scale-dependent habitat use in three species of prairie wetland birds. *Landscape ecology* 14: 267-276.
- Naugle, D.E., Johnson, R.R., Estey, M.E. & Higgins, K.F. (2001b) A landscape approach to conserving wetland bird habitat in the prairie pothole region of eastern south dakota. *Wetlands* 21: 1-17.
- Nichols, J.D., Boulinier, T., Hines, J.E., Pollock, K.H. & Sauer, J.R. (1998) Estimating rates of local species extinction, colonization, and turnover in animal communities. *Ecological applications* 8: 1213-1225.
- Niemi, G.J. & McDonald, M.E. (2004) Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 89-111.
- Nolet, B.A. & Drent, R.H. (1998) Bewick's Swans refuelling on pondweed tubers in the Dvina Bay (White Sea) during their spring migration : first come, first served. *Journal of avian biology* 29: 574-581.
- Nolet, B.A., Gyimesi, A. & Klaassen, R.H.G. (2006) Prediction of bird-day carrying capacity on a staging site : a test of depletion models. *Journal of Animal Ecology* 75: 1285-1292.
- Nuechterlein, G.L. & Storer, R.W. (1985) Aggressive behavior and interspecific killing by flying steamer-ducks in Argentina. *The Condor* 87: 87-91.
- Nummi, P. & Pöysä, H. (1997) Population and community level responses in *Anas*-species to patch disturbance caused by an ecosystem engineer, the beaver. *Ecography* 20: 580-584.
- Nummi, P. & Saari, L. (2003) Density-dependent decline of breeding success in an introduced, increasing mute swan *Cygnus olor* population. *Journal of avian biology* 34: 105-111.

-
- O'Briain, M. Reed, A. & MacDonald, S.D. (1998) Breeding, moulting, and site fidelity of Brant (*Branta bernicla*) on Bathurst and Seymour Islands in the Canadian High Arctic. *Arctic* 51: 350-360.
- O'Connell JR, A.F., Talancy, N.W., Bailey, L.L., Sauer, J.R., Cook, R. & Gilbert, A.T. (2006) Estimating site occupancy and detection probability parameters for Meso- and Large Mammals in a coastal ecosystem. *The Journal of wildlife Management* 70: 1625-1633.
- O'Hare, M., Stillman, R.A., McDonnell, J. & R., Wood, L. (2007) Effects of mute swan grazing on a keystone macrophyte. *Freshwater biology* 52: 2463-2475.
- Oksanen, L., Fretwell, S.D. & Järvinen, O. (1979) Interspecific aggression and the limiting similarity of close competitors : the problem of size gaps in some community arrays. *The American Naturalist* 114: 117-129.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 18-24.
- Olsen, B., Munster, V.J., Wallensten, A., Waldenström, A., Osterhaus, A.D.M. & Fouchier, R.A.M. (2006) Global patterns of influenza A virus in wild birds. *Science* 312: 384-388.
- Orians, G.H. & Willson, M.F. (1964) Interspecific territories of birds. *Ecology* 45: 736-745.
- Orians, G.H. (2000) Behavior and community structure. *Etologia* 8: 43-51.
- Osvaldo, E.S., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Owen, M. & Black, J.M. (1990) Waterfowl ecology. Blackie and Son Ltd., Glasgow, UK.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 483-488.
- Pagano, A. & Arnold, T.W. (2009) Estimating detection probabilities of waterfowl broods from ground-based surveys. *The Journal of wildlife Management* 73: 686-694.
- Paillisson, J.M., Reeber, S., Carpentier, A. & Marion, L. (2006) Plant-water regime management in a wetland : consequences for a floating vegetation-nesting bird, whiskered tern *Chlidonias hybridus*. *Biodiversity and Conservation* 15: 3469-3480.
- Paracuellos, M. & Telleria, J.L. (2004) Factors affecting the distribution of a waterbird community : the role of habitat configuration and bird abundance. *Waterbirds* 27: 446-453.
-

- Paracuellos, M. (2006) How can habitat selection affect the use of a wetland complex by waterbirds. *Biodiversity and Conservation* 15: 4569-4582.
- Pascal, O., Lorvelec, O., Vigne, J.-D., Keith, P. & Clergeau, P. (2003) Evolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et extinctions. Institut National de Recherche Agronomique, Centre National de Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Patterson, T.A., Thomas, L., Chris., W., Ovaskainen, O. & Matthiopoulos, J. (2008) State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 87-94.
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C. (2007) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 149-158.
- Perrow, M.R., Schutten, J.H., Howes, J.R., Holzer, T., Madgwick, F.J. & Jowitt, A.D. (1997) Interactions between coot (*Fulica atra*) and submerged aquatic macrophytes : the role of birds in the restoration process. *Hydrobiologia* 342-343: 241-255.
- Perry, G.L. W., Miller, B.P. & Enright, N.J. (2006) A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant ecology* 187: 59-82.
- Perry, M.C. (2004) Mute Swans and their Chesapeake Bay Habitats : Proceedings of a symposium. In: USGS (ed.), p. 60.
- Peterson, A.T. (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The quarterly review of biology* 78: 419-433.
- Petrie, S.A. & Francis, C.M. (2003) Rapid increase in the lower Great Lakes population of feral mute swans : a review and a recommendation. *Wildlife Society Bulletin* 31: 407-416.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989) The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Platt, W.J. & Connell, J.H. (2003) Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological monographs* 73: 507-522.
- Pollock, K.H., Marsh, H., Lawler, I.R. & Allredge, M.W. (2006) Estimating animal abundance in heterogeneous environments : an application to aerial surveys for dugongs. *The Journal of wildlife Management* 70: 255-262.
- Post, D.M., Taylor, J.P., Kitchell, J.F., Olson, M.H., Schindler, D.E. & Herwig, B.R. (1998) The role of migratory waterfowl as nutrient vectors in a managed wetland. *Conservation Biology* 12: 910-920.
- Pöysä, H. (1983) Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos* 40: 295-307.

-
- Pöysä, H., Elmberg, J., Sjöberg, K. & Nummi, P. (1998) Habitat selection rules in breeding mallards (*Anas platyrhynchos*): a test of two competing hypotheses. *Oecologia* 114: 283-287.
- Pöysä, H. & Paasivaara, A. (2006) Movements and mortality of common goldeneye *Bucephala clangula* broods in a patchy environment. *Oikos* 115: 33-42.
- Pöysä, H. & Sorjonen, J. (2000) Recolonization of breeding waterfowl communities by the whooper swan : vacant niches available. *Ecography* 23: 342-348.
- Prins, H.H.T. & Ydenberg, R.C. (1985) Vegetation growth and a seasonal habitat shift of the barnacle goose (*Branta leucopsis*). *Oecologia* 66: 122-125.
- Pulliam, H.R. & Danielson, B.J. (1991) Sources, sinks, and habitat selection : a landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist* 137 : 50-66.
- R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. from <http://www.R-project.org>.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global ecology and biogeography* 15: 321-327.
- Rees, E.C. (1990) Bewick's swans : their feeding ecology and coexistence with other grazing anatidae. *Journal of applied ecology* 27: 939-951.
- Rees, E. C., Bruce, J.H. & White, G.T. (2005) Factors affecting the behavioural responses of whooper swans (*Cygnus c. cygnus*) to various human activities. *Biological conservation* 121: 369-382.
- Rip, W. J., Rawee, N. & De Jong, A. (2006) Alternation between clear, high-vegetation and turbid, low-vegetation states in shallow lake: the role of birds. *Aquatic Botany* 85, 184-190.
- Ripley, B.D. (1977) Modelling Spatial Patterns. *Journal of Royal Statistical Society of Britain* 39: 172-212.
- Ritchie, M.E. (1998) Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. *Evolutionary ecology* 12: 309-330.
- Rittenhouse, T.A., Semlitsch, R. & Thompson III, F.R. (2009) Survival costs associated with wood frog breeding migrations : effects of timber harvest and drought. *Ecology* 90: 1620-1630.
- Rodriguer-Villafane, C., Bécares, E. & Fernandes-Alaez, M. (2007) Waterfowl grazing effects on submerged macrophytes in a shallow Mediterranean lake. *Aquatic Botany* 86: 25-29.

- Rodriguez-Perez, H. & Green, A.J. (2006) Waterbirds on widgeongrass *Ruppia Maritima* in a Mediterranean wetland : comparing bird groups and seasonal effects. *Oikos* 112: 525-534.
- Rodway, M.S. (1998) Habitat use by Harlequin Ducks breeding in Hebron Fiord, Labrador. *Canadian Journal of Zoology* 76: 897-901.
- Romme, W.H., Everham, E.H., Frelich, L.E., Moritz, M.A. & Sparks, R.E. (1998) Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances ? *Ecosystems* 1: 524-534.
- Rowell, H. & Spray, C. (2004) Mute swan *Cygnus olor* (Britain and Ireland population) in Britain and Northern Ireland 1960-1961 - 2000-2001. Waterbird Review Series, The wildfowl and Wetlands Trust/Join Nature Conservation Committee, Slimridge: 77.
- Rozas, L.P. & Odum, W.E. (1988) Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes : testing the roles of food and refuge. *Oecologia* 77: 101-106.
- Ruffino, L., Bourgeois, K., Vidal, E., Duhem, C., Paracuellos, M., Escribano, F., Sposimo, P., Baccetti, N., Pascal, M. & Oro, D. (2009) Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biological invasions* 11: 1631-1651.
- Sandsten, H. & Klaassen, M. (2008) Swan foraging shapes spatial distribution of two submerged plants, favouring the preferred prey species. *Oecologia* 156: 569-576.
- Santamaria, L. (2002) Selective waterfowl herbivory affects species dominance in a submerged plant community. *Arch. hydrobiol.* 153: 353-365.
- Savard, J.P.L. (1984) Territorial behaviour of Common Goldeneye, Barrow's Goldeneye and Bufflehead in areas of sympatry. *Ornis scandinavia* 15: 211-216.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. & Walker, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- Schmieder, K., Werner, S. & Bauer, H.-G. (2006) Submersed macrophytes as a food source for wintering waterbirds at Lake Constance. *Aquatic Botany* 84: 245-250.
- Schoener, T.W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369-404.
- Scott, D.K. (1984) Winter territoriality of Mute swans *Cygnus olor*. *Ibis* 126: 168-176.
- Searle, K.R., Vandervelde, T., Thompson Hobbs, N., Shipley, L.A. & Wunder, B.A. (2006) Spatial context influences patch residence time in foraging hierarchies. *Oecologia* 148: 710-719.
- Sebastian-Gonzalez, E., Sanchez-Zapata, J.A. & Botella, F. (2010) Agricultural ponds as alternative habitat for waterbirds: spatial and temporal patterns of abundance and management strategies. *European Journal of wildlife research* 56: 11-20.

- Secrétariat de la Convention de Ramsar (2006) Le Manuel de la Convention de Ramsar: Guide de la Convention sur les zones humides (Ramsar, Iran, 1971).
- Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E. & Swift, D.W. (1987) Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience* 37: 789-799.
- Setälä, H. & Mäkelä, I. (1991) Galerucella nymphaceae (Col., Chrysomelidae) grazing increases Nuphar leaf production and affects carbon and nitrogen dynamics in ponds. *Oecologia* 86: 170-176.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949) The mathematical theory of communication. Illinois: University of Illinois Press.
- Sjöberg, K., Pöysä, H., Elmberg, J. & Nummi, P. (2000) Response of mallard ducklings to variation in habitat quality : an experiment of food limitation. *Ecology* 81: 329-335.
- Sondergaard, M., Bruun, L., Lauridsen, T., Jeppesen, E. & Vindbaek Madsen, T. (1996) The impact of grazing waterfowl on submerged macrophytes : in situ experiments in a shallow eutrophic lake. *Aquatic Botany* 53: 73-84.
- Sousa, W.P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Spray, C. J. Coleman, B. & Coleman, J. (2002) The migration Atlas : movements of the birds of Britain and Ireland. London, (eds. C.V. Wernham, M.P.Thoms, J.H. Marchant, J.A. Clark, G.M. Siriwardena & S.R. Baillie). T. & A.D. Poyser.
- Stafford, J.D., Kaminski, R.M., Reinecke, K.J. & Manley, S.W. (2006) Waste rice for waterfowl in the Mississippi Alluvial Valley. *The Journal of wildlife Management* 70: 61-69.
- Staicer, C.A., Freedman, B., Srivastava, D., Dowd, N., Kilgar, J., Hayden, J., Payne, F. & Pollock, T. (1994) Use of lakes by black duck broods in relation to biological, chemical, and physical features. *Hydrobiologia* 279/280, 185-199.
- Stamps, J.A. (1988) Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *The American Naturalist* 131: 329-347.
- Strauss, S.Y. & Agrawal, A.A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 179-185.
- Strayer, D.L., Eviner, V.T., Jeschke, J.M. & Pace, M.L. (2006) Understanding the long term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 645-651.
- Summerville, K.S. & Crist, T.O. (2004) Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography* 27: 3-12.

- Sutherland, W.J., Armstrong-Brown, S., Armsworth, P.R., Tom, B., Brickland, J., Campbell, C.D., Chamberlain, D.E., Cooke, A.I., Dulvy, N.K., Dusic, N.R., Fitton, M., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Grout, N., Harvey, H.J., Hedley, C., Hopkins, J.J., Kift, N.B., Kirby, J., Kunin, W.E., Macdonald, D.W., Marker, B., Naura, M., Neale, A.R., Oliver, T., Osborn, D., Pullin, A.S., Shardlow, M.E.A., Showler, D.A., Smith, P.L., Smithers, R.J., Solandt, J.L., Spencer, J., Spray, C.J., Thomas, C.D., Thompson, J., Webb, S.E., Yalden, D.W. & Watkinson, A.R. (2006) The identification of 100 ecological questions of high policy relevance in the UK. *Journal of Applied Ecology* 43: 617-627.
- Svazas, S., Meissner, W., Serebryakov, V., Kozulin, A. & Grishanov, G. (2001) Changes of wintering sites of waterfowl in central and eastern Europe. OMPO, p. 149.
- Tableman, M. & Kim, J. S. (2004) Survival analysis using S. Analysis of time-to-event data. Chapman et Hall/CRC, Boca Raton, Florida.
- Tatu, K.S., Anderson, J.T., Hindman, L.J. & Seidel, G. (2006) Mute swan's impact on submerged aquatic vegetation in Chesapeake Bay. *The Journal of wildlife Management* 71: 1431-1439.
- Tatu, S.K., Anderson, J.T., Hindman, L.J. & Seidel, G. (2007) Diurnal foraging activities of mute swans in Chesapeake bay, Maryland. *Waterbirds* 30: 121-128.
- Thomas, D.L. & Taylor, E.J. (2006) Study designs and tests for comparing resource use and availability II. *The Journal of wildlife Management* 70: 324-336.
- Tilman, D. (1982) Resource competition and community structure. Princeton University Press.
- Tingley, M.W. & Beissinger, S.R. (2009) Detecting range shifts from historical species occurrences : new perspectives on old data. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 625-633.
- Toivonen, H. & Huttunen, P., (1995) Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland. *Aquatic botany* 51, 197-221.
- Towns, D.R., Atkinson, I.A.E. & Daugherty, C.H. (2006) Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated ? *Biological invasions* 8: 863-891.
- Townsend, C.R. (2003) Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology* 17: 38-47.
- Tuite, C.H., Hanson, P.R., & Owen, M. (1984) Some ecological factors affecting winter wildfowl distribution on inland waters in England and Wales, and the influence of water-based recreation. *Journal of applied ecology* 21: 41-62.
- Valeix, M., Fritz, H., Chamaillé-James, S., Bougarel, M. & Murindagomo, F. (2008) Fluctuations in abundance of large herbivore populations : insights into the influence of

- dry season rainfall and elephant numbers from long term data. *Animal conservation* 11: 391-400.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C. & Simberloff, D. (2008) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological invasions* 10: 1345-1351.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C. & Simberloff, D. (2009) Invasive species can also be native... *Trends in Ecology and Evolution* 24: 585.
- Van Donk, E. & Adrie, O. (1996) Effects of grazing by fish and waterfowl on the biomass and species composition of submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 340, 285-290.
- Van Donk, E. & Van de Bund, W.J. (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities : allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72: 261-274.
- Vickery, J. A., Sutherland, W.J., Watkinson, A.R., Lane, S.J. & Rowcliffe, J.M. (1995) Habitat switching by dark-bellied brent geese *Branta b. bernicla* (L.) in relation to food depletion. *Oecologia* 103: 449-508.
- Villard, M.A., Trzcinski, M.C. & Merriam, G. (1999) Fragmentation effects on forest birds : relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation biology* 13: 774-783.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Wand, M. & Jones, M. (1995) Kernel smoothing.
- Ward, R.W., Cranswick, P.A., Kershaw, M., Austin, G.E., Brown, A.W., Brown, L.M., Coleman, J.C., Chisholm, H.K. & Spray, C. J. (2007) Numbers of mute swans *Cygnus olor* in Great Britain : results of the national census in 2002. *Wildfowl* 57: 3-20.
- Weiher, E., Keddy, P.A. (1999) Ecological assembly rules : perspectives, advances, retreats.
- Weisner, S.E.B., Strand, J.A. & Sandsten, H. (1997) Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. *Oecologia* 109: 592-599.
- White, G.C. & Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-139.
- White, G.C. & Garott, R.A. (1990) Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press.
- Whited, D., Galatowitsch, S., Tester, J.R., Schik, K., Lethinen, R. & Husvelth, J. (2000) The importance of local and regional factors in predicting effective conservation. Planning strategies for wetland bird communities in agricultural and urban landscapes. *Landscape and Urban Planning* 49: 49-65.

- Wiegand, T., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N. & Okuda, T. (2007) Analyzing the spatial structure of a sri lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology* 88: 3088-3102.
- Wiegand, T. & Moloney, K.A. (2004) Ring, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- Wieloch, M. (1991) Population trends of the mute swan *Cygnus olor* in the Palearctic. *Wildfowl*: 22-32.
- Wilson, J.R.U., Dormontt, E.E., Prentis, P.J., Lowe, A.J. & Richardson, D.M. (2009a) Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 136-144.
- Wilson, T.L., Johnson, E.J. & Bissonette, J.A. (2009b) Relative importance of habitat area and isolation for bird occurrence patterns in a naturally patchy landscape. *Landscape ecology* 24: 351-360.
- Yamanaka, T., Tanaka, K., Hamasaki, K., Nakatani, Y., Iwasaki, N., Sprague, D.S. & Bjornstad, O.N. (2009) Evaluating the relative importance of patch quality and connectivity in a damselfly metapopulation from a one-season survey. *Oikos* 118: 67-76.
- Young, T.P., Chase, J.M. & Huddleston, R.T. (2001) Community succession and assembly. *Ecological restoration* 19: 5-18.
- Zedler, J.B. (2000) Progress in wetland restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 402-407.

ANNEXES

Annexe 1 :

Impact du cantonnement des couples reproducteurs de cygne tuberculé (*Cygnus olor*) sur l'avifaune des étangs : le cas de la Dombes. Bourgogne nature 11.

GAYET, G., BROYER, J., VAUX, V. & GUILLEMAIN, M.

Acte du 44^{ème} colloque interrégional d'ornithologie 5^{èmes} rencontres Bourgogne faune sauvage. 28 novembre 2008, St-Brisson (58).

Impact du cantonnement des couples reproducteurs de cygne tuberculé (*Cygnus olor*) sur l'avifaune des étangs : le cas de la Dombes

Guillaume GAYET ^{1,2}, Joël BROYER ², Vincent VAUX ^{1,2} & Matthieu GUILLEMAIN ³

Résumé

Le cygne tuberculé (*Cygnus olor*) est une espèce protégée dont les populations ont connu un essor démographique important au cours des dernières décennies en France. Aujourd'hui, il est soupçonné de causer des dysfonctionnements sur les milieux naturels, notamment en raison de son comportement territorial à l'égard des autres oiseaux d'eau. Les conséquences de la présence de couples de cygnes sur la répartition des oiseaux d'eau ont été étudiées sur 84 étangs en Dombes (Ain) d'avril à juillet 2008. Aucun impact n'a pu être démontré sur la distribution des oiseaux d'eau au sein du complexe d'étangs. L'effectif moyen et la densité moyenne d'oiseaux d'eau sont le plus souvent plus importants sur les étangs où les couples de cygnes sont présents. L'importance de cette différence varie au cours de la saison, probablement en raison de phénomènes de concentration des oiseaux à certaines périodes de l'année (mue par exemple), sur des sites comportant des ressources attractives à la fois pour les cygnes et le reste de la communauté d'oiseaux d'eau.

Mots clefs : Cygne tuberculé (*Cygnus olor*), Foulque (*Fulica atra*), Anatidés, étang, territorialité.

¹ Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain - 19 rue du 4 septembre - 01000 BOURG EN BRESSE, France

² Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage - Direction des études et recherche - Montfort - 01330 BIRIEUX, France

³ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage - Direction des études et recherche - Le Sambuc - 13200 ARLES, France

Introduction

Depuis quelques décennies, le rythme d'apparition de nouvelles espèces dans les milieux naturels s'est considérablement accentué. Les écosystèmes aquatiques et l'avifaune qui leur est inféodée sont directement concernés par ce phénomène. Si dans certains cas l'introduction, accidentelle ou non, de ces espèces ne fait aucun doute (Bernache du Canada - *Branta canadensis*, Oulette d'Égypte - *Alopochen aegyptiacus*, Ibis sacré - *Threskiornis aethiopicus*, Erismature rousse - *Oxyura jamaicensis*), il est d'autres espèces comme le cygne tuberculé (*Cygnus olor*) dont l'origine est peu documentée : férale, extension d'aire de répartition ou les deux simultanément ? Il n'en demeure pas moins que les interrogations quant aux impacts potentiels de ces espèces sont importantes.

Le cygne tuberculé est le plus grand herbivore aquatique sauvage d'Europe de l'ouest ; il se nourrit principalement d'herbiers aquatiques de pleine eau (Cramp *et al.* 1986; Bailey *et al.* 2007). Réputé territorial (Rowell and Spray 2004) et agressif envers les autres espèces oiseaux d'eau durant la reproduction (Cramp *et al.* 1986; Conover and Kania 1994), les conséquences de la présence des couples de cygne sur les communautés d'oiseaux d'eau ont été peu étudiées jusqu'alors.

Le cygne tuberculé a connu une forte expansion démographique en Europe de l'Ouest durant les dernières décennies (BirdLife International 2004). Occasionnelle en France avant les années 1970, l'espèce a été protégée par la loi de protection de la nature en 1976 et est devenue relativement commune depuis. En France, chaque hiver entre 1987/1988 et 2002/2003, le taux d'expansion annuel moyen de l'espèce a été supérieur à 7% sur 98 zones humides d'importance nationale pour les oiseaux d'eau (Fouque *et al.* 2007). Aujourd'hui, l'essor des populations est tel que celles implantées localement sont soupçonnées de causer des dégâts sur les milieux naturels et agricoles (Dombes, littoral vendéen, Camargue, Val de Saône, Lorraine, Audomarois...), au point de susciter des demandes de régulation (Dombes, Audomarois, Val de Saône par exemple). En l'état, les connaissances sur l'écologie du cygne tuberculé ne sont pas toujours suffisantes pour statuer objectivement sur de telles demandes.

Cet article présente en partie une étude de l'impact du cygne tuberculé sur l'écosystème d'étang. Du fait des questionnements et des a priori qui entourent le comportement territorial de cette espèce, ce sont les résultats relatifs aux relations entre le cygne tuberculé et le reste de l'avifaune qui sont développés ici. Si le cygne développe un comportement territorial

interspécifique, on peut s'attendre à ce que l'abondance et la densité des oiseaux d'eau soient moindres sur les étangs occupés par un couple de cygne par rapport aux étangs sans cygnes. A l'inverse, si le cygne ne développe pas une territorialité interspécifique forte, les abondances et densités d'oiseaux d'eau ne devraient pas être inférieures où les cygnes sont présents. On pourrait même observer davantage d'oiseaux d'eau là où sont les couples de cygne. En effet, les foulques et les canards plongeurs peuvent exploiter directement ou indirectement les mêmes ressources que les cygnes (herbiers aquatiques submergés), et donc être attirés par les mêmes étangs que ces derniers. Les canards de surface, au contraire, exploitent un espace plus limité sur les étangs (non plongeurs) et leur abondance ne devrait pas, en cas d'absence de territorialité des cygnes, être corrélée à la présence des cygnes.

Méthodes

Le but de cette étude est de déterminer si les cygnes tuberculés développent une territorialité susceptible d'affecter l'utilisation des étangs par les autres oiseaux d'eau en période de reproduction. En raison de leur proximité écologique relative, les foulques (*Fulica atra*) et les Anatidés peuvent être en compétition avec les cygnes. Nous avons donc déterminé si la présence des cygnes affectait la répartition et la structure des communautés d'oiseaux aquatiques à l'échelle des étangs.

Aire d'étude

La Dombes est une vaste région de 1450 étangs dans l'Est de la France (Ain). Les étangs ont une surface moyenne de 7,3 ha (se : 0,2). Jusqu'en 1970, c'était la zone humide avec le plus grand nombre de canards reproducteurs en France (Broyer 2009). Dans cette région, les espèces d'Anatidés reproducteurs les plus courantes sont le canard colvert (*Anas platyrhynchos*) et le canard chipeau (*Anas strepera*) pour les canards de surface ; le fuligule milouin (*Aythya ferina*) et la nette rousse (*Netta rufina*) pour les canards plongeurs. En ce qui concerne le cygne, la première nidification date de 1974 (Miquet 2003), puis la population a augmenté jusqu'à atteindre environ 1000 individus lors de l'été 2005 (Benmergui *et al.* 2005). Cette région a été sélectionnée comme site d'étude en raison des enjeux écologiques présents, des interrogations des acteurs locaux et du peu de connaissances qu'il existe sur le cygne dans de tels contextes écologiques.

Echantillon d'étangs

Les canards et foulques ont été suivis sur un échantillon de 84 étangs, dont la taille varie entre 1 et 18 ha (moyenne : 9,4 – se : 0,4). Si la territorialité du cygne a un effet, son impact sur les oiseaux doit se dissiper avec la surface du site, c'est pourquoi nous avons évité les étangs de plus de 20 ha. Les étangs ont été tirés au hasard en veillant toutefois à ce qu'ils soient inscrits dans un circuit réalisable en un minimum de temps. Nous avons vérifié que les cygnes étaient bien répartis sur les différentes gammes de surface d'étangs suivis.

Comptages d'oiseaux d'eau

Les cygnes, les autres Anatidés et les foulques ont été comptés en distinguant par espèce les couples, les mâles et les femelles. Les comptages ont été réalisés toutes les 3 semaines depuis un point fixe sur la berge. Les nichées n'ont pas été intégrées dans le suivi car les juvéniles ne répondent pas à la présence des cygnes indépendamment de la femelle ou du reste de la nichée. L'observateur a réalisé d'autres mesures sur les étangs sans quitter le point de comptage (cartographie de la distribution des oiseaux d'eau). Vu la durée passée sur chaque site, on peut considérer qu'il y a peu de chances que la présence de cygnes n'ait pas été détectée par l'observateur. Le même observateur a réalisé tous les relevés.

Dans un premier temps, pour mesurer l'abondance d'individus nous avons fait la somme du nombre d'oiseaux comptés sur chaque site à l'exception des cygnes. L'analyse sommaire des effectifs permet de mesurer la taille des communautés d'oiseaux d'eau indépendamment de la surface des étangs. Les comptages sont analysés en comparant les effectifs moyens de foulque, de canards plongeurs et de canards de surface. L'appartenance taxonomique (foulque versus Anatidés) et les méthodes de recherche alimentaire des oiseaux (canards plongeurs versus canards de surface) ne les exposent pas de la même

manière aux interactions avec les couples de cygnes. Les foulques et la plupart des canards plongeurs, qui dépendent plus des herbiers submergés pour leur alimentation, seraient potentiellement plus exposés que les canards de surface en général (Cramp *et al.* 1986). La très grande majorité des effectifs de canards plongeurs dénombrés correspondent au fuligule milouin (herbivore à omnivore) puis à la nette rousse (herbivore).

Dans un deuxième temps, une comparaison des densités d'oiseaux d'eau (nombre d'individus/ha) a été réalisée entre étangs avec et sans couples de cygnes cantonnés. Cet indice permet d'intégrer la surface des étangs dans le comparatif et de mesurer la concentration des individus sur les sites avec couples et sans cygne. C'est donc sur cette mesure que les différences ont été testées statistiquement. En raison de l'écart des données à la normalité, un test non paramétrique de Mann-Whitney a été utilisé. Un seuil de 5% (p -value < 0,05) a été choisi pour déterminer si les différences sont significatives ou non.

Période d'étude

4 comptages ont été réalisés sur les étangs entre mi-avril et mi-juillet 2008. La délimitation des périodes de comptages correspond aux différentes phases biologiques des oiseaux d'eau :

- Mi-avril à mi-mai : couvain des cygnes, ponte et couvain des canards plongeurs, éclosion des canards de surface.
- Mi-mai à début juin : éclosion des couvées de cygnes, élevage des nichées de canards de surface, éclosion des nichées de canards plongeurs et début de la mue des adultes.
- Début juin à fin juillet : éclosion des dernières nichées (canards plongeurs) et mue des adultes.

Le nombre d'étangs suivis lors de chaque comptage a pu varier en raison des vidanges de certains sites (tableau I). Le plus grand nombre de couples est observé en avril, puis il décroît rapidement. Il est fort probable que ce phénomène soit lié à des échecs de reproduction ; les couples de cygne auraient alors quitté l'étang. La comparaison de la structure des communautés d'oiseaux d'eau est réalisée lors de chaque comptage sur les étangs avec couples (présence de 2 adultes : 1 mâle et 1 femelle) et sans cygnes. Les étangs avec un seul cygne adulte ou un groupe de plus de 2 individus ont été écartés de l'analyse. Dans le premier cas, cela pourrait correspondre à un couple non détecté (le second membre du couple peut être dans la végétation). Dans le cas suivant, la réponse des oiseaux d'eau à la présence d'un groupe ou d'un couple pourrait être différente. Nous avons donc conservé la présence de 2 cygnes comme indice de territorialité, en raison de l'association que les autres espèces d'oiseaux peuvent faire entre la présence de 2 cygnes et celle d'un territoire défendu.

	Passage 1 : 15/4/8 au 9/5/8	Passage 2 : 13/5/8 au 2/6/8	Passage 3 : 3/6/8 au 20/6/8	Passage 4 : 26/6/8 au 17/7/8
Présence de cygne	52	36	34	22
Présence de couple de cygne	40	23	26	17
Nichée de cygne présente	3	10	9	7
Aucun cygne observé	32	46	47	59
Nombre total d'étangs suivis	84	82	81	81

Durant le suivi, le même étang peut se trouver d'un comptage sur l'autre dans la première partie de l'échantillon (avec couple) ou la seconde (sans cygne). Malheureusement, nous ne disposons pas de suffisamment de nichées de cygnes lors de chaque comptage pour réaliser la comparaison sur les étangs avec des familles et sans cygnes. Comme les relevés sont réalisés à un intervalle de 3 semaines sur des périodes différentes du cycle biologique des oiseaux, les comptages sont considérés comme indépendants.

Résultats

Comptage d'oiseaux d'eau

Lors de chaque passage, le nombre moyen d'oiseaux d'eau, de foulques et de canards plongeurs est supérieur sur les étangs avec un couple de cygnes (Tableau II). Sur ces mêmes étangs, le nombre total d'oiseaux d'eau et le nombre de foulques est le double de celui observé sur les étangs sans cygnes (sauf au passage 1, où la différence est moins forte sur le nombre total). Cette différence est particulièrement flagrante chez la foulque. La part importante des foulques dans les effectifs totaux explique les différences observées sur le nombre total d'oiseaux. Concernant les canards plongeurs, les différences

d'effectifs moyens sont réduites au premier passage mais gagnent ensuite en importance lors des passages de mai à juillet ; on observe en moyenne de plus grands effectifs sur les étangs avec des couples. Chez les canards de surface, on observe plus d'individus sur les étangs avec couples lors des deux premiers passages et lors du dernier passage ; où l'effectif moyen sur les étangs avec couple est le double de celui sur les étangs sans cygnes. Lors du troisième passage, on observe l'effet inverse.

La densité moyenne d'oiseaux d'eau est toujours supérieure sur les étangs avec des couples de cygne (figure 1). Les différences observées sont significatives aux passages 2 (p -value=0.010), 3 (p -value=0.009) et plus faible au passage 4 (p -value=0.045). Chez la foulque et les canards plongeurs, les densités moyennes observées sont également supérieures sur les étangs avec cygne. Les différences ne sont pas significatives aux passages 1 et 4 (p -value=0.090), en revanche elles le sont aux passages 2 (p -value=0.003) et 3 (p -value=0.002) pour la foulque. En ce qui concerne les canards plongeurs, la densité moyenne observée sur les étangs avec couples est significativement différente au passage 3 bien que faible (p -value=0.049), mais pas aux passages 1 (p -value=0.063), 2 (p -value=0.104) et 4 (p -value=0.183). Les densités moyennes de canards de surface sont supérieures sur les étangs sans cygnes bien que non significatives au passage 1 (p -value= 0.893), 2 (p -value= 0.568) et 4 (p -value=0.641). Au passage 3, on observe l'effet inverse, les densités moyennes de canards de surface sont supérieures sur les étangs avec cygne, même si cette différence est faible (p -value=0.043)

Il est à noter que sur les étangs où des couples de cygne sont présents, des congénères adultes ont été vus très rarement.

Discussion

En avril, la densité d'oiseaux d'eau, quel que soit le type de communauté, ne diffère pas significativement entre les étangs avec couples et sans cygnes. La répartition des oiseaux d'eau sur les étangs ne serait donc pas affectée par la présence des couples. Entre mai et juillet, les densités totales d'oiseaux d'eau diffèrent significativement entre les deux ensembles d'étangs. Les plus grands effectifs de foulques (mai-juin), et dans une moindre mesure de canards plongeurs (juin), sont probablement à mettre sur le compte de concentrations locales d'oiseaux sur les sites où les couples de cygnes sont présents. L'association des foulques et des canards plongeurs avec les couples de cygnes à cette époque de l'année, peut être due à des phénomènes d'agrégation (mue) sur des étangs probablement bien pourvus en herbiers de macrophytes aquatiques, favorables à ces oiseaux qui ont une capacité d'accès aux herbiers proche de celle du cygne (il peut se nourrir jusqu'à 1 m de profondeur). En juin, la différence négative observée sur les canards de surface, bien que faible, est probablement à mettre sur le compte de préférences écologiques différentes de celle du cygne, des foulques et dans une

Tableau II. Effectifs d'oiseaux d'eau (nombre d'individus) sur les étangs de la Dombes avec couples de cygnes et sans cygnes (avril à juillet 2008).

	Passage	Avec couple	Sans cygnes
		Moyenne±Erreur-standard	Moyenne±Erreur-standard
Oiseaux d'eau	1	34,2±3,5	19,8±2,5
	2	40,9±5,9	16,0±1,9
	3	33,0±5,7	12,7±2,0
	4	40,4±14,9	12,6±2,4
Foulque	1	19,7±2,9	9,3±1,6
	2	21,7±4,0	5,9±0,8
	3	20,0±4,2	6,3±1,5
	4	27,2±10,8	8,6±1,7
Canards plongeurs	1	9,8±1,3	5,8±1,5
	2	13,8±3,3	5,9±1,2
	3	10,5±2,5	3,6±0,9
	4	8,2±5,3	2,3±0,9
Canards de surface	1	4,7±0,5	4,6±0,7
	2	5,3±1,6	4,2±1,1
	3	2,5±0,6	2,8±0,6
	4	1,8±0,9	0,6±0,2

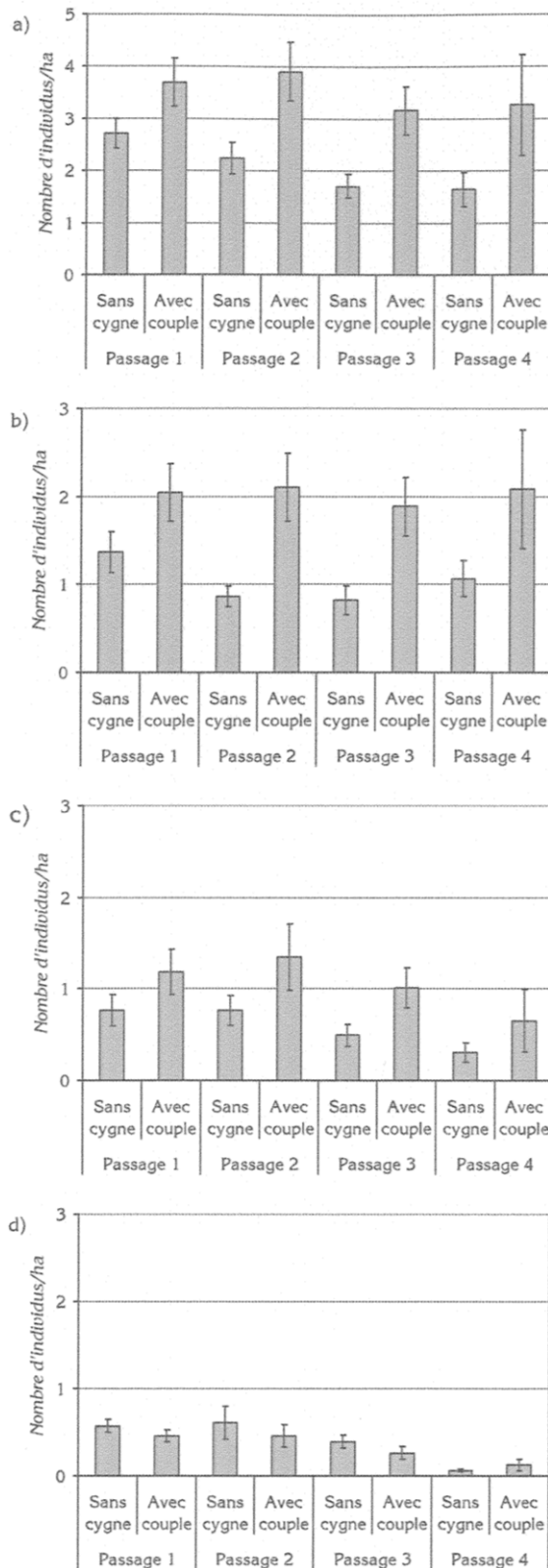


Figure 1. Densité d'oiseaux d'eau (a), de foulques (b), de canards plongeurs (c) et de canards de surface (d) sur les étangs de la Dombes selon la présence des cygnes (avril à juillet 2008).

moins mesure des canards plongeurs. L'absence de différences prononcées le reste de l'année sur les densités de canards dans leur ensemble, suggère une répartition relativement homogène de cette communauté. Cette analyse (répartition des oiseaux par groupe taxonomique) sera suivie d'un second travail qui tiendra compte plus en détail des exigences écologiques des espèces d'oiseaux d'eau dans le détail (Gayet *et al.* in press).

Nos résultats n'ont pas démontré d'impact des couples de cygnes sur la répartition des autres espèces d'oiseaux d'eau à l'échelle des étangs. Contrairement à ce que l'on observerait en cas de territorialité interspécifique marquée de la part des cygnes, les effectifs et les densités d'oiseaux d'eau sont en général supérieurs sur les étangs où les couples sont présents. De la même manière, Broyer (2009) n'a pas démontré d'impact sur le cantonnement et la reproduction des canards. Les scénarios de désertion par les oiseaux d'eau due à une territorialité interspécifique des cygnes sont peu crédibles. D'autres résultats, non présentés ici (Gayet *et al.* in press), corroborent les présents résultats en montrant une très faible fréquence d'interactions agressives entre les mâles en couple et les autres oiseaux d'eau. A l'inverse Conover and Kania (1994) ont détecté une fréquence de comportements territoriaux beaucoup plus importante que la notre. Cette différence entre les deux constats dressés peut être due à la variabilité et à la quantité de ressources présentes sur les étangs de la Dombes, qui ne génère pas un comportement exacerbé de territorialité interspécifique vu la quantité d'oiseaux présents sur les sites. D'autres contextes écologiques, dans des milieux saturés seraient certainement plus favorables à l'apparition de comportements territoriaux chez le cygne : lac oligotrophe, mare, gravière.... En effet, si les ressources alimentaires où les habitats sont en quantité réduite, un mécanisme de compétition peut apparaître alors que si elles sont plus abondantes de tels mécanismes n'apparaissent pas (Sale 1974). La présence de compétiteurs plus directs, de taille comparable au cygne (congénère, autres espèces de cygnes, bernaches, oies par exemple) que ceux observés en Dombes pourrait favoriser des comportements territoriaux interspécifiques. Leyequien *et al.* (2007) soutient ce postulat selon lequel une grande variation dans les tailles d'espèces sympatriques favorise la coexistence des espèces au sein d'une communauté. Notre résultat tend donc vers celui obtenu par Pöysä and Jorna (2000) sur le Cygne sauvage (*Cygnus cygnus*) qui émet l'hypothèse que lors de sa recolonisation des lacs finlandais, cette espèce aurait pu occuper une niche écologique disponible sans entrer en compétition avec les autres espèces. Depuis sa colonisation de la Dombes, le cygne tuberculé peut avoir occupé une niche écologique disponible sans impliquer une compétition interspécifique forte avec l'avifaune « locale ».

Aucun impact n'a pu être démontré à partir d'une analyse comparée des étangs avec couples et sans cygnes. Ce travail en appelle cependant un autre qui permettra de mesurer, à l'échelle du site, l'effet de la présence des couples de cygnes tuberculés sur la distribution des oiseaux d'eau au sein même d'un étang (processus d'attraction, évitement). Cet aspect sera traité dans le futur. Dans tous les cas, le cantonnement des couples de cygnes pourrait être un bon indicateur de l'état de conservation relatif des étangs, plus spécifiquement des sites favorables à la présence du reste des foulques et canards plongeurs. Cet indicateur aurait alors d'autant plus d'intérêt qu'il peut être facilement récolté sur le terrain (les cygnes sont plus faciles à détecter et à compter que la plupart des autres espèces). Dans le cas de régions où la population de cygne connaît une forte expansion démographique, la présence des couples reproducteurs ne serait pas seulement perçue comme une simple menace pesant sur les écosystèmes (déplétion des herbiers et territorialité exclusive) mais aussi comme une opportunité de monitoring quant à l'état de conservation des milieux aquatiques.

Conclusion

Le cygne tuberculé véhicule le plus souvent l'image d'une espèce agressive qui exclut le reste de l'avifaune de ses sites de reproduction, alors que peu de connaissances existent en fait sur le sujet. Les résultats de cette étude illustrent la nécessité d'acquérir les éléments de connaissances sur l'écologie des espèces avant d'opérer trop hâtivement toute démarche de gestion des populations. L'intérêt d'une telle démarche réside dans le fait de pouvoir au final rejeter ou valider toute association entre des dégradations constatées sur les milieux naturels et les caractéristiques écologiques des espèces étudiées. Au final, de tels résultats valent pour un contexte écologique bien particulier et ne sont pas toujours applicables directement à d'autres situations. De plus, la question de l'impact du cygne tuberculé sur d'autres compartiments de l'écosystème (herbiers de macrophytes aquatiques) reste posée.

Remerciements

Nous remercions vivement la Direction Régionale de l'Environnement Rhône-Alpes, la Fédération Nationale des Chasseurs, l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, la Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain et le Conseil Général de l'Ain pour leur concours financier. Nous adressons également nos remerciements aux propriétaires qui ont bien voulu que leurs étangs soient suivis. Merci également à François Mesléard (Fondation de La Tour du Valat) et Hervé Fritz (CNRS) pour leur participation active lors des comités scientifiques encadrant l'étude dans son ensemble et à Virginie GUYOT pour ses relectures.

Bibliographie

- ALTMANN, J. 1974. "Observational study of behavior : sampling methods." *Behaviour* 49: 227-267.
- BAILEY M., S.A. PETRIE, S.S. BADZINSKI 2007. "Diet of mute swans in Lower Great Lakes Coastal Marshes." *Journal of Wildlife Management* 72(3).
- BENMERGÜJ M., J.-Y. FOURNIER, C. FOUQUE, J. BROYER 2005. "L'expansion du Cygne tuberculé en Dombes." *Faune sauvage* n°266: 22-28.
- BROYER, J. 2009. «Compared distribution within a disturbed fishpond ecosystem of breeding ducks and bird species indicators of habitat quality.» *Journal of Ornithology* 150: 761-768.
- CONOVER M. R. and G.S. KANIA 1994. "Impact of interspecific aggression and herbivory by mute swans on native waterfowl and aquatic vegetation in New England." *The Auk* 11(3): 744-748.
- CRAMP S., K. SIMMONS, I.J. FERGUSON-LEES, R. GILLMOR, PAD. HOLLOW, R. HUDSON, EM. NICHOLSON, M.A. OGILVIE, PIS. OLNEY, KH. VOOUS, J. WATTEL 1986. Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa, The Birds of Western Palearctic, Oxford University Press.
- FOUQUE, C., M. GUILLEMAIN, M. BENMERGÜJ, G. DELACOUR, J.-Y. MONDAIN-MONVAL, V. SCHRICKE 2007. «Mute swan (*Cygnus olor*) winter distribution and numerical trends over a 16-year period (1987/1988-2002-2003) in France." *Journal of Ornithology* 148: 477-487.
- GAYET, G., M. GUILLEMAIN, F. MESLÉARD, H. FRITZ, V. VAUX, J. BROYER in press. Are Mute Swans (*Cygnus olor*) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, Eastern France. *Journal of ornithology*.
- HORROCKS, N., C. PERRINS, A. CHARMANTIER 2009. "Seasonal changes in male and female bill knob size in the mute swan *Cygnus olor*." *Journal of Avian Biology*.
- BirdLife International 2004. Birds in Europe - Population estimates, trends and conservation status.
- LEYEQUIËN, E., W.F. DE BOER, A. CLEEF 2007. "Influence of body size on coexistence on bird species." *Ecological Research* 22: 735-741.
- MARTIN, P. AND P. BATESON 1993. Measuring behaviour, an introductory guide.
- MIQUET, A. 2003. "Cygne tuberculé." In: Les oiseaux nicheurs de Rhône-Alpes. Cora: 197.
- PÖYSÄ, H. AND S. JORNA 2000. "Recolonization of breeding waterfowl communities by the whooper swan : vacant niches available." *Ecography* 23: 342-348.
- ROWELL, H. AND C. SPRAY 2004. "Mute swan *Cygnus olor* (Britain and Ireland population) in Britain and Northern Ireland 1960-1961 - 2000-2001." *Waterbird Review Series, The wildfowl and Wetlands Trust/Join Nature Conservation Committee, Slimridge*. 77.
- SALE, P. F. 1974. «Overlap in resource use, and interspecific competition.» *Oecologia* 17: 245-256.

Annexe 2 : Affiliations des co-auteurs des articles présents dans le manuscrit.

GAYET Guillaume

Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain, 19 rue du 4 septembre, 01000 Bourg en Bresse, France

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, Montfort, 01330 Birieux, France

BEGNIS Clément

Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain, 19 rue du 4 septembre, 01000 Bourg en Bresse, France

BENMERGUI Maurice

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, Montfort, 01330 Birieux, France

BIENVENU Jean-Philippe

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, Montfort, 01330 Birieux, France

BODY Guillaume

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, Montfort, 01330 Birieux, France

BOULINIER Thierry

UMR CNRS 5175 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, 34293 Montpellier,
France.

BROYER Joël

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice,
Montfort, 01330 Birieux, France

COSTIOU Alice

Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain, 19 rue du 4 septembre, 01000 Bourg
en Bresse, France

CURTET Laurence

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice,
Montfort, 01330 Birieux, France

ERAUD Cyril

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice,
Réserve de Faune de Chizé, Villiers-en-bois, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France

FRITZ Hervé

UMR CNRS 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive, UCB Lyon 1, Bât.
Grégor Mendel, 43 boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France.

GUILLEMAIN Matthieu

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, La
Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

MESLEARD François

La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France.

Université d'Avignon et des pays du Vaucluse, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de
Paléoécologie, IUT site Agroparc, BP 1207 84 911 Avignon Cedex 9, France.

VAUX Vincent

Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain, 19 rue du 4 septembre, 01000 Bourg
en Bresse, France

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice,
Montfort, 01330 Birieux, France

Colonisation d'un écosystème d'eau douce hétérogène par un oiseau d'eau herbivore :

le cygne tuberculé (*Cygnus olor*) dans les étangs piscicoles de la Dombes.

Dans certains cas, la colonisation des zones humides par les espèces animales et végétales peut être une menace majeure pour la biodiversité. Il est donc primordial de mieux connaître l'écologie des espèces colonisatrices pour définir leurs relations avec le reste de l'écosystème. Nous avons étudié les conséquences de la colonisation relativement récente des étangs piscicoles français par le cygne tuberculé (*Cygnus olor*). Nous nous sommes intéressés à l'expression de cette colonisation dans l'espace par l'étude des processus de sélection de l'habitat. Nos résultats montrent que dans un paysage d'étangs, la répartition des cygnes tuberculés dépend à la fois de la configuration spatiale des étangs (aire – isolement), des ressources disponibles et du statut de reproduction des cygnes tuberculés. Nous avons ensuite étudié les interactions entre le cygne tuberculé et les communautés animales et végétales des étangs. Sur les sites de cantonnement des couples, nous n'avons pas montré d'effet de la présence des cygnes tuberculés sur l'abondance des oiseaux d'eau, et aucune forme d'exclusion spatiale à l'échelle de l'étang. En revanche, les cygnes tuberculés peuvent générer une déplétion significative des herbiers de macrophytes aquatiques, suggérant des effets en cascade sur les autres communautés des étangs piscicoles. Comme toute perturbation générée par une espèce colonisatrice, celle associée à l'arrivée des cygnes doit néanmoins être replacée dans le contexte plus large des régimes de perturbations à l'œuvre sur l'écosystème, ce qui importe particulièrement dans le cas d'écosystèmes aussi dépendants de l'activité humaine que les étangs piscicoles.

Mots clefs : *cygne tuberculé, étangs piscicoles, canards, foulque, macrophytes aquatiques, Dombes, perturbation, sélection de l'habitat, herbivorie, compétition.*

Colonization of an heterogeneous freshwater ecosystem by a waterbird herbivore :

Mute swan (*Cygnus olor*) in Dombes fishponds.

In some cases, wetland colonization by animals and plants may be a major threat to biodiversity. It is therefore crucial to better understand the ecology of colonizing species to assess their relationships with the other elements of ecosystems. We studied the consequences of the relatively recent colonization of French fishponds by mute swan (*Cygnus olor*). We especially considered how such colonization now translates into space, through the analysis of habitat selection processes. Our results show that swan distribution within a fishpond landscape depends on fishpond spatial configuration (area – isolation), available resources as well as mute swan breeding status. We then analysed the relationships between mute swan and fishpond animal and plant communities. Where swan pair settle, we do not demonstrate any effect of swan presence on the abundance of other waterbirds, nor any spatial exclusion within fishponds. Conversely, mute swans can significantly deplete aquatic macrophyte beds, suggesting cascade effects on other fishpond communities are possible. Like any perturbation caused by a colonizing species, that associated with swan arrival however has to be considered in the broader context of perturbation regimes onto the ecosystem. This is especially crucial in ecosystems like fishponds, that are so much dependent upon human activity.

Key words : *mute swan, fishponds, ducks, coot, aquatic macrophytes, Dombes, perturbation, habitat selection, herbivory, competition.*