



**HAL**  
open science

## Sélection de l'habitat d'une espèce exotique en milieu urbain : le cas de la perruche à collier *Psittacula krameri*

Marine Le Louarn

### ► To cite this version:

Marine Le Louarn. Sélection de l'habitat d'une espèce exotique en milieu urbain : le cas de la perruche à collier *Psittacula krameri*. Biodiversité et Ecologie. Aix Marseille Université, 2017. Français. NNT : . tel-01838407

**HAL Id: tel-01838407**

**<https://hal.science/tel-01838407>**

Submitted on 13 Jul 2018

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

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



## THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

Numéro National : 2017AIXM0425

Discipline : **Ecologie**

Ecole Doctorale Sciences de l'Environnement (ED251)

Thèse présentée pour obtenir le grade de **Docteur de l'Université d'Aix-Marseille**

Présentée et soutenue publiquement le 13/12/2017 par

**Marine Le Louarn**

### **Sélection de l'habitat d'une espèce exotique en milieu urbain :**

### **Le cas de la Perruche à collier *Psittacula krameri***

Habitat selection of an exotic species in urban areas:

The case of the ring-necked parakeet *Psittacula krameri*

#### **Directeurs de thèse :**

Magali Deschamps-Cottin, Maître de Conférences, LPED

Philippe Clergeau, Professeur, MNHN

Soutenue le 13/12/2017 devant le jury :

M. Lluís BROTONS	Principal Investigator, CTFC, Spain	Rapporteur
M. Jean-Louis MARTIN	Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier	Rapporteur
Mme. Solène CROCI	Chargée de Recherche, CNRS, Rennes	Examinatrice
Mme. Sandra LUQUE	Directrice de Recherche, IRSTEA, Montpellier	Examinatrice
M. Philippe CLERGEAU	Professeur, MNHN, Paris	Directeur
Mme. Magali DESCHAMPS-COTTIN	Maître de Conférences, LPED, Marseille	Directrice



**Sélection de l'habitat d'une espèce exotique en milieu  
urbain :**

**Le cas de la Perruche à collier *Psittacula krameri***



Living systems are never in equilibrium.  
They are inherently unstable.  
They may seem stable, but they're not. Everything is moving and changing.  
In a sense, everything is on the edge of collapse.

**Michael Crichton**, *Jurassic Park*, 1990



## Remerciements

---

3 années de thèse, ce sont 3 années de rencontres, de collaborations, d'échanges, de partages. Il n'y a qu'un auteur sur le travail final, et pourtant il y a tant de personnes entre les lignes.

Je tiens tout d'abord, en tout premier lieu, en toute première page, à remercier mes deux encadrants de thèse, Philippe Clergeau et Magali Deschamps-Cottin. Magali, merci de m'avoir tant apporté durant ces années. Tu m'as appris à mieux me connaître, à ne préjuger de rien, à aller au bout des choses. Ta bonne humeur, ta pertinence, ton intelligence ont rendu possible ce travail. Philippe, merci d'avoir accepté de me prendre en stage de Master puis en thèse, de m'avoir fait confiance quand je suis venue taper à ta porte. Tu as su mieux que quiconque me mettre des petits coups de 'pression', qui ont fait sortir, je l'espère, le meilleur de moi-même. Je sais la chance que j'ai eu d'avoir deux personnes inestimables comme vous à mes côtés et je pense qu'il n'y a pas de mots suffisamment forts pour vous exprimer ma gratitude...

Je remercie les membres du jury, Lluís Brotons, Jean-Louis Martin, Solène Croci et Sandra Luque d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Je remercie les incroyables chercheurs du réseau ParrotNet. Ces réunions aux quatre coins du monde m'ont permis, en plus de découvrir des pays et des cultures extraordinaires, d'enrichir mes réflexions sur cette thèse et sur le milieu scientifique de manière général. Je remercie tout particulièrement Diederik Strubbe pour son aide et son accueil en Belgique, Liviu Parau pour sa bonne humeur à toutes épreuves, Yariv Malihi pour sa bienveillance, Michael Braun pour son aide et sa connaissance parfaite des perruches, Leonardo Ancillotto et toute la team Italy pour votre hyperactivité scientifique et votre amitié, et Luis Reino pour nos discussions sur la vie. Et bien sûr merci à tous les autres ParrotNetteurs !

Je remercie Patrick Bayle, de la mairie de Marseille, pour ses connaissances inestimables sur la faune, pour sa bonne humeur et bien sûr pour ses crânes. Merci de partager cette passion et d'avoir enrichi ma collection ! Ce *Vulpes vulpes* de 1986 n'est pas prêt de me quitter !

Je remercie Céline Charrier, qui m'a transmis un peu de son amour de l'enseignement et qui m'a fait confiance. J'ai partagé de supers moments avec toi !

Je remercie la LPO et tout particulièrement Amine Flitti pour sa réactivité, et tous les contributeurs de la base Faune-Paca pour leurs observations. Ce travail n'aurait pas été possible sans vous. Je pense tout particulièrement à Robert Weimer et Claude Falke, les irréductibles de l'ornithologie marseillaise, qui ne sont jamais avares de partager leur connaissance si précieuse des oiseaux.



Je remercie l'association La Chevêche et tout particulièrement Eric Barthélémy. Sans toi, je ne serais pas là aujourd'hui. Il aura suffi d'un email en 2013, où tu me conseilles de contacter Philippe suite à mon voyage à Londres et mon premier contact avec les perruches à collier, et la machine était lancée.

Je remercie Cyril Cottaz et Virginie Croquet, de l'ONCFS, pour le travail que l'on a accompli ensemble et que l'on continuera d'accomplir. Oui, les organismes publics et les scientifiques peuvent travailler ensemble !

Je remercie tous les chercheurs et chercheuses du LPED. Je pense tout particulièrement à Christine Robles, Carole Barthélémy, Ambroise Dalecki, Jeff Mauffrey mais aussi à Hubert Mazurek, Bénédicte Gastineau et Valérie Montès. Merci à Myriam, à Amélie S., à Jérémy, à Estelle, à Audrey.

Merci à Rémi Chappaz pour nos discussions au détour d'un couloir. Merci à Laetitia et Xavier Moreau pour les encouragements si précieux (et merci d'avoir un super chien). Merci à Frank Dhermain, fournisseur officiel de perruches mais aussi grand ornithologue. Merci à Bruno Vila pour sa bienveillance et pour ses Colibris !

Merci à toutes les perruches de France, d'Allemagne, d'Israël, d'Angleterre, de Belgique. Promis, un jour je viendrais voir ce que vous cachez dans ces cavités...

Merci à mes amis. Merci à ma Soso, si loin mais pourtant si près, toujours. Merci à ma Poulette, Amélie, pour ton amitié, ton soutien, ta bonne humeur, ton rire. Allez, c'est bientôt la fin pour toi aussi et le chemin de Saint Jacques t'attend ! Merci à Juju, à Camille, à Ugo.

Merci à ma famille pour leur soutien. Merci à ma petite maman d'être toujours là, et pardon de l'être si peu. Merci à Eve, ma sœur, aussi, un jour...

Merci à mon Poupou, à ma Mimou, à ma Bilulu, et merci à ma Pitchounne et mon gros Cassou, vous me manquez tellement.

Et puis, merci à Olivier. Merci pour ces 11 ans d'amour, de joie. Merci d'être là, d'être toi. Merci pour ton soutien mais aussi pour tout le reste, ce qui ne peut s'exprimer avec des mots...

## Table des matières

<b>Introduction générale</b> .....	<b>1</b>
<b>Objectifs de la thèse et structure</b> .....	<b>18</b>
<b>1 Présentation du modèle biologique : la Perruche à collier</b> .....	<b>23</b>
1.1 Description .....	23
1.2 Biologie de l'espèce .....	24
1.3 Aire de répartition et historique d'introduction .....	25
<b>Article 1: Rose-ringed parakeet <i>Psittacula krameri</i> populations and numbers in Europe: a complete overview</b> .....	<b>30</b>
1.4 Impacts.....	45
<b>2 Etude de la dynamique de population sur la ville de Marseille.....</b>	<b>51</b>
2.1 Contexte et site d'étude .....	51
2.2 Problématique .....	53
2.3 Introduction.....	54
2.4 Matériels et Méthodes.....	56
2.5 Résultats.....	59
2.6 Discussion.....	62
2.7 Conclusion.....	64
<b>3 Sélection du site de nidification en milieu urbain.....</b>	<b>67</b>
3.1 Contexte et sites d'études .....	67
3.2 Problématique .....	68
<b>Article 2 : Nest-site selection and niche breadth of introduced populations of the ring-necked parakeet <i>Psittacula krameri</i> in urban areas.....</b>	<b>71</b>
3.3 Conclusion.....	93
<b>4 Dynamique temporelle de la sélection de l'habitat et distribution potentielle future</b> .....	<b>97</b>
4.1 Contexte et sites d'études .....	97
4.2 Problématique .....	100
<b>Article 3 : 'Kill two birds with one stone': Urban tree species classification using bi-temporal Pléiades images to study nesting preferences of an invasive bird. ....</b>	<b>102</b>

Article 4 : Success in the city: dynamic distribution models highlight temporal variations and differing ecological requirements of native range-shifting and non-native invasive birds.....	123
4.3 Conclusion.....	163
<b>5 Approche éthologique des interactions interspécifiques .....</b>	<b>167</b>
5.1 Contexte et zone d'étude.....	167
5.2 Problématique.....	168
Article 5 : Interference competition between an invasive parakeet and native bird species at feeding sites .....	170
5.3 Conclusion.....	179
<b>6 Synthèse générale et perspectives.....</b>	<b>183</b>
Du choix des sites les plus lumineux.....	184
De l'importance de la prise en compte du comportement agonistique.....	187
Prédire la distribution future .....	191
Conclusion.....	194
<b>Bibliographie.....</b>	<b>197</b>
<b>Glossaire .....</b>	<b>225</b>
<b>Annexes .....</b>	<b>230</b>
Annexe S1. Informations supplémentaires au Chapitre 2.....	231
Annexe S2. Informations supplémentaires au Chapitre 3.....	234
Annexe S3. Publication supplémentaire de l'auteur .....	236
<b>Crédits photographiques .....</b>	<b>248</b>

## Index des Figures

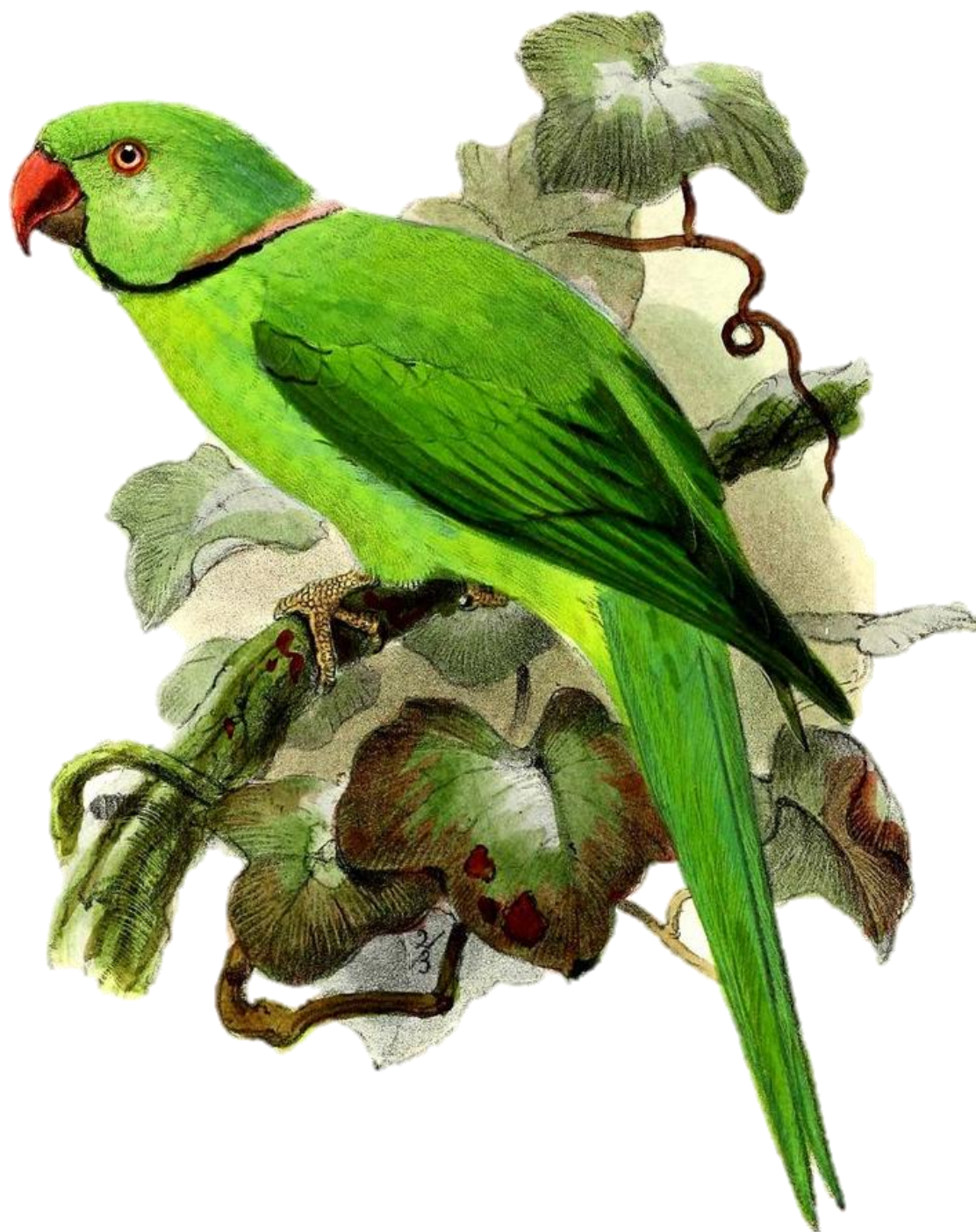
---

<b>Figure 1 :</b> Evolution passée et estimation future de la proportion de la population mondiale vivant en milieux urbanisés de 1810 à 2030 (Tirée de United Nations 2014).....	2
<b>Figure 2 :</b> Evolution de la proportion d'études publiées sur la faune urbaine de 1971 à 2010 dans 16 revues scientifiques (Tirée de Magle et al. 2012). .....	4
<b>Figure 3 :</b> Cadre conceptuel du processus d'invasion biologique (Modifié d'après Blackburn et al. 2011, Sol et al. 2017). .....	9
<b>Figure 4 :</b> Ratio entre le nombre d'espèces exotiques et le nombre d'espèces natives d'oiseaux en zones urbaines et naturelles dans différentes villes du globe (Tirée de Sol et al. 2017, voir pour plus de détails). .....	12
<b>Figure 5 :</b> Cadre conceptuel du processus d'invasion en milieu urbain (Modifié d'après Blackburn et al. 2011, Sol et al. 2017). .....	15
<b>Figure 6 :</b> Schéma récapitulatif de la structure de thèse. ....	19
<b>Figure 7 :</b> La Perruche à collier <i>Psittacula krameri</i> (Scopoli, 1789). (a) Mâle adulte, (b) Mâle et femelle adulte, (c) Juvénile, (d) Mâle bleu immature, (e) Mâle Immature ou femelle.....	23
<b>Figure 8 :</b> Aire géographique naturelle des quatre sous-espèces de perruches à collier <i>Psittacula krameri</i> (Cette carte a été réalisée d'après les données de Baptista et al. 1997, Le Gros 2014, BirdLife International 2017a).....	26
<b>Figure 9 :</b> Distribution de la Perruche à collier <i>Psittacula krameri</i> en France métropolitaine (Cette carte a été réalisée d'après les données de eBird 2017 ainsi que les données récoltées par le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et par l'auteure dans le cadre de cette thèse). .....	28
<b>Figure 10 :</b> Aire géographique d'introduction de la Perruche à collier <i>Psittacula krameri</i> (Cette carte a été réalisée d'après les données de BirdLife International 2017a, eBird 2017).....	29
<b>Figure 11 :</b> Représentation de la Perruche à collier <i>Psittacula krameri</i> dans l'art (a) La Vierge au chanoine Van der Paele (Jan van Eyck, 1434-1436), (b) Timbre du Royaume du Bahreïn (1991), (c) Peinture murale de rue (Londres).....	29
<b>Figure 12 :</b> Occupation du sol en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (Tirée de ARPE 2012). .....	51
<b>Figure 13 :</b> Localisation géographique de la ville de Marseille.....	52
<b>Figure 14 :</b> Evolution des effectifs de populations de perruches à collier <i>Psittacula krameri</i> pour les villes de Londres, Bruxelles et de Paris (Tirée de Clergeau et al. 2015). .....	53
<b>Figure 15 :</b> Méthodologie employée pour la construction du modèle d'estimation des paramètres de la population de perruches à collier <i>Psittacula krameri</i> sur la ville de Marseille, France (Modifiée d'après Peck 2013). .....	58
<b>Figure 16 :</b> Localisation des sites de nidification et des dortoirs de la Perruche à collier <i>Psittacula krameri</i> recensés en 2015 et 2016 sur la ville de Marseille, France. ....	59

<b>Figure 17</b> : Effectifs maximaux observés chaque année durant les comptages aux dortoirs de perruches à collier <i>Psittacula krameri</i> effectués sur la ville de Marseille pour la période 2002-2016.....	60
<b>Figure 18</b> : Variations intra-annuelles de l'effectif de perruches à collier observés au dortoir sur la période 2014-2016.. .....	61
<b>Figure 19</b> : Carte des classes d'habitats définies par l'Urban Atlas sur la ville de Marseille, France (Cette carte a été réalisée d'après les données de EEA 2014). .....	68
<b>Figure 20</b> : Approche échelle-dépendante de la sélection de l'habitat et des choix qui s'offrent aux individus pour la sélection d'un site de nidification (à gauche) ou d'une zone d'alimentation (à droite) (Tirée de Piersma 2012).....	69
<b>Figure 21</b> : Dortoirs de perruches à collier <i>Psittacula krameri</i> à (A) Bruxelles, Belgique et (B) Heidelberg, Allemagne.....	94
<b>Figure 22</b> : Localisation géographique de la zone d'étude. ....	99
<b>Figure 23</b> : Localisation des sites d'études dans la métropole du Grand Paris (étoiles rouges à droite).....	167
<b>Figure 24</b> : Etat des populations de perruches à collier <i>Psittacula krameri</i> sur la ville de Marseille et prédiction de la colonisation future (a) Evolution de l'effectif depuis la date de première reproduction connue (1998), (b) Prédiction de la colonisation exprimée en pourcentage de cellules de 50 m de résolution colonisées. ....	191

# Introduction générale

---





## Introduction générale

---

Le déclin global de la biodiversité est principalement attribué aux activités anthropiques, qui induisent la destruction et la fragmentation des **habitats**<sup>1</sup>. (Wilcove et al. 1998, Jenkins 2003, Gurevitch and Padilla 2004). Parmi celles-ci, l'expansion urbaine constitue probablement le changement le plus drastique pour la biodiversité, au travers d'une modification profonde de la structure et de la composition des communautés présentes dans ces nouveaux écosystèmes façonnés par l'être humain. Les zones urbanisées peuvent être perçues comme les deux faces d'une même pièce, détruisant ou fragmentant l'habitat de certaines espèces, mais aussi créant un espace écologique unique et de nouvelles opportunités pour d'autres. Des petits villages aux grandes métropoles, les paysages urbains sont aussi variés que les cultures qui les ont érigés. Pourtant, certaines espèces semblent, à l'échelle globale, plus aptes à trouver de quoi subsister et parfois même proliférer. Parmi ces espèces, certaines sont natives, d'autres exotiques. Leur point commun : l'exploitation des ressources et l'adaptation à ce nouvel environnement où une seule espèce domine les communautés animales. Les milieux urbains constituent donc un terrain de recherche unique et 'quasi-expérimental des processus écologiques' tels que les invasions biologiques (Clergeau et al. 1998). Dans un contexte de crise de la biodiversité, où 30% des espèces d'oiseaux menacées d'extinction sont présentes en ville, et que le développement urbain est un phénomène inéluctable pour les décennies à venir, il apparaît aujourd'hui important de comprendre la relation entre les composantes de ces néo-habitats et les espèces qui réussissent à y vivre avec succès (Aronson et al. 2014).

### Une Terre urbaine

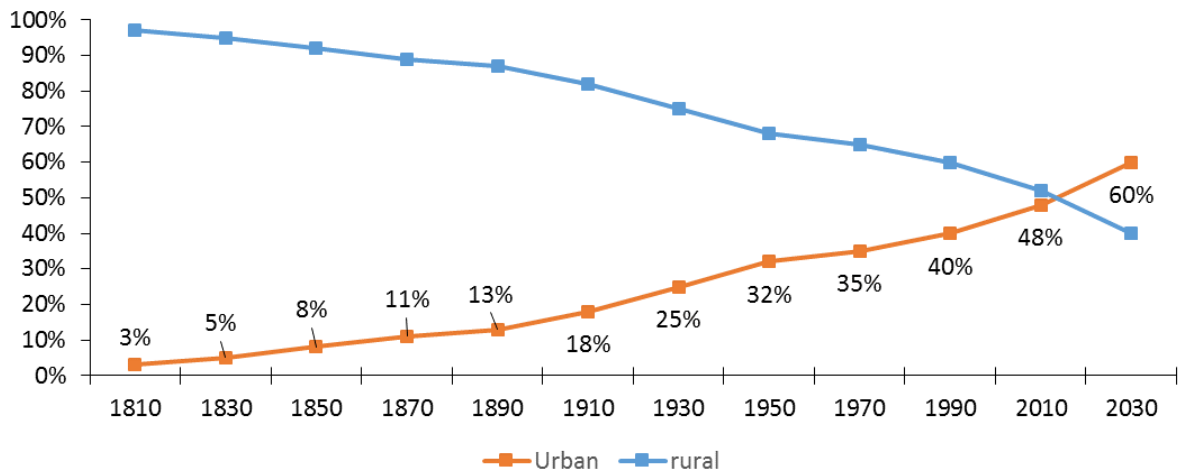
Tandis que le milliard d'êtres humains était atteint aux alentours des années 1850, il n'aura fallu que douze ans (1975-1987) pour passer de quatre à cinq milliards d'habitants. Depuis 2008, et ce pour la première fois dans l'Histoire, plus de la moitié de la population humaine mondiale vit dans une zone urbanisée (United Nations 2017). Ce phénomène d'amplification en milieu urbain semble trouver ses causes dans l'accroissement démographique des populations humaines (dont le nombre d'individus est estimé à 11 milliards en 2100 selon le scénario médian des Nations Unis, United Nations 2017) ainsi que dans l'exode rural amorcé dès la Révolution Industrielle. Évaluée à 3% au début du 19<sup>ème</sup> siècle, la proportion urbaine de la population mondiale pourrait atteindre 60% à l'horizon 2050 (Figure 1, United Nations 2014). La concentration humaine dans les zones urbanisées est déjà le fait de l'Europe et de la France (Encadré 1), où respectivement 73% et 79.5% de la population vit en milieu urbain.

---

<sup>1</sup> Les termes en gras sont définis dans le Glossaire situé page 221







**Figure 1 :** Evolution passée et estimation future de la proportion de la population mondiale vivant en milieux urbanisés de 1810 à 2030 (Tirée de United Nations 2014).

Cet accroissement du nombre de citadins ne se traduit cependant pas par une augmentation mais au contraire par une diminution de la densité d'habitants dans de nombreuses villes d'Europe (Oueslati et al. 2015). A la différence des grandes métropoles, dont l'expansion verticale semble prédominer sur l'horizontale (Shi et al. 2009), de nombreuses zones urbaines transforment les milieux adjacents en zones d'habitats individuels espacés, mitage qui se concentre notamment dans les milieux les plus sensibles tels que les hot-spots de biodiversité (Sainteny 2008). Ce phénomène d'étalement urbain (*urban sprawl*) entraîne une transformation et une fragmentation horizontale des paysages ruraux et naturels. En effet, l'artificialisation des terres entre 2006 et 2014 était due à 46% à l'habitat individuel (bâti, jardins et annexes) contre seulement 16% pour les réseaux routiers et 3% pour l'habitat collectif (Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt 2015). Estimé entre 0.2% et 2.4% de la surface terrestre (Potere and Schneider 2007), les zones urbanisées pourraient s'étendre en 2050 sur 2 millions de km<sup>2</sup>, représentant environ 8% de la totalité des terres émergées (Angel et al. 2011). Cette progression spatiale pourrait affecter 2.8% des hot-spots de biodiversité à l'échelle globale, particulièrement en zone Méditerranéenne où, d'ici 2030, une augmentation de 160% de la couverture urbaine est attendue (Seto et al. 2012). L'impact de la consommation de l'espace par le développement urbain fait l'objet de nombreuses préoccupations à l'échelle globale, dans un contexte de crise de la biodiversité (EEA 2006, Seto et al. 2012).

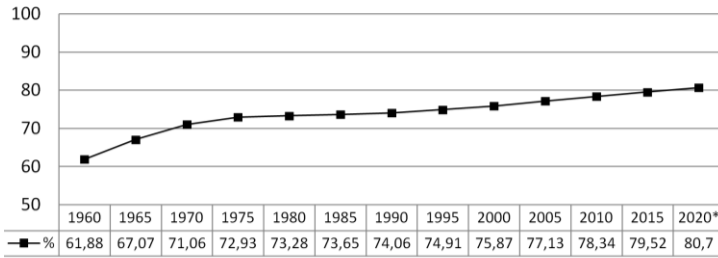


## ENCADRE 1 : Entre milieu urbain et milieu rural, le cas de la France

**79.5%** des Français vivent dans une zone urbaine



Population urbaine (% de la population totale) en France de 1960 à 2020\*  
(\*Estimation)



**21.8%** du territoire français est considéré comme urbain



Sources : Clanché and Rascol (2011), Banque Mondiale (2017)

L'urbanisation des territoires français s'est fortement accélérée au cours de la dernière décennie. Les villes occupent, en 2010, 119 000 km<sup>2</sup> soit une progression de 19% en dix ans.

Les populations d'Ile-de-France (96.4%) et de Provence-Alpes-Côte d'Azur (94.3%) sont les plus urbaines.

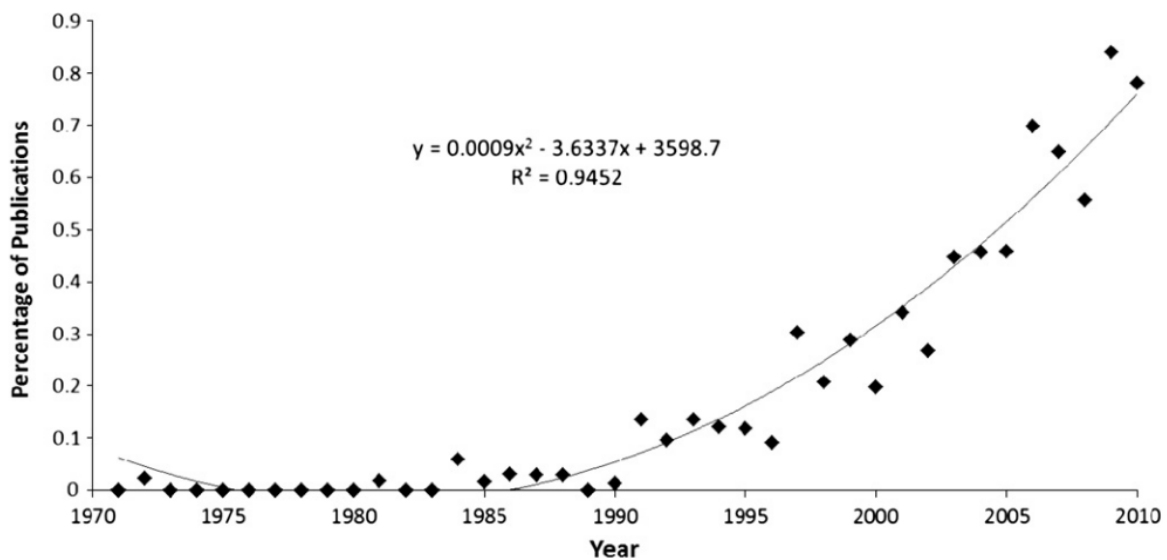
La densité de population augmente de manière globale mais diminue en zone urbanisée. L'espace urbain compte en moyenne, 400 habitants au km<sup>2</sup> contre 600 en 1962. L'étalement urbain, processus d'expansion urbaine sous la forme d'habitats individuels, semble en être la cause.

### Une science urbaine

Malgré l'importance spatiale et cinétique de l'urbanisation, et son impact reconnu sur la biodiversité, l'étude des systèmes anthropisés a longtemps été la spécificité des sciences sociales et géographiques. Les écologues se focalisaient sur les milieux dits naturels ou vierges et ont délaissé ces milieux trop impactés, trop perturbés que sont les villes (Rees 1997, McDonnell 1997). Les études en écologie urbaine ont connu depuis les vingt dernières années une augmentation du nombre de publications, en particulier les études concernant les communautés et les populations d'oiseaux (Clergeau et al. 1998). Une prise de conscience des effets globaux des activités anthropiques sur les écosystèmes terrestres semble avoir eu lieu et sur l'intérêt d'étudier les villes pour la compréhension globale des processus fondamentaux qui régissent la distribution des organismes. Les événements de colonisation naturelle des villes ont, par exemple, ouvert la compréhension des mécanismes d'invasions ou ont permis d'améliorer les mesures de conservation des espèces au sein d'un monde urbanisé. Au cours des dix dernières années, de nombreuses conférences internationales ont accueilli des sessions dédiées à l'écologie urbaine, regroupant des scientifiques travaillant sur une écologie des villes et pour les villes, et non plus une écologie dans la ville (Schwarz and Herrmann 2016), point de vue notamment amorcé par les travaux synthétiques de Duvigneaud (1974) et plus récemment de Clergeau (2007). Ce changement subtil dénote une prise de conscience de l'importance des connaissances scientifiques qui peuvent et pourront,



dans le futur, permettre d'améliorer la conception et la perception des milieux urbanisés, en y incluant la biodiversité qu'ils peuvent abriter (Clergeau 2015). Malgré un intérêt croissant pour l'étude des milieux urbains, la proportion d'études publiées reste cependant minoritaire par rapport aux études menées en milieu plus naturels. Deux synthèses ont permis de constater qu'entre 1995 et 2010, les études publiées sur le milieu urbain équivalent à 2.5% de la totalité des études en écologie (Martin et al. 2010) et qu'entre 1971 et 2010, le volume de publication sur la faune en ville ne dépasse pas les 2% (Figure 2, Magle et al. 2012). Malgré les nombreuses synthèses faisant le constat d'un manque d'études et de connaissances sur les milieux urbanisés (McDonnell 1997, Pickett et al. 1997, McIntyre 2000, Martin et al. 2012), les villes restent un des écosystèmes les plus faiblement étudiés et les moins compris à travers le monde (Martin et al. 2012).



**Figure 2 :** Evolution de la proportion d'études publiées sur la faune urbaine de 1971 à 2010 dans 16 revues scientifiques (Tirée de Magle et al. 2012).

Des sciences sociales, l'écologie urbaine a hérité d'un certain nombre de termes et parfois de leur définition. Cependant, il n'existe pas de réponse simple à la question : Qu'est-ce que l'urbain ? De nombreuses formes de discrimination des zones urbaines existent, sur la base de la densité de population humaine, des limites administratives, des frontières fonctionnelles (basées sur les flux de ressources), sur la densité de surfaces imperméables et autres composantes de l'activité anthropique. Les définitions diffèrent entre grandes institutions, parfois même au sein d'une même institution au fil du temps (Cohen 2004, Montgomery 2008). Par exemple, la Commission Européenne définit la ville comme une zone géographique délimitée par une limite administrative établie, dont chaque cellule de 1 km<sup>2</sup> abrite au moins 1500 habitants et qui contient un centre-ville abritant au moins 50% de la population totale de la ville (EU 2016). En France, l'Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques (INSEE) préfère le terme d'unité urbaine, dont la définition est fondée sur la continuité du bâti et du nombre d'habitants, deux constructions ne présentant pas de



coupure spatiale de plus de 200 mètres et l'unité urbaine contenant une zone où la population agglomérée compte au moins 2000 habitants (on parlera alors de ville-centre). Dans un souci d'uniformité, Marzluff et al. (2001) propose une définition des termes basée sur un gradient de surfaces bâties et de densité humaine, les zones urbaines présentant une proportion de bâti supérieure à 50%, des densités de bâtiments et d'habitants supérieures à dix par hectare. Cette étude distingue également les zones suburbaines, caractérisée par une proportion plus faible de bâtiments (entre 30% et 50% de la surface, entre 2.5 à 10 bâtiments par hectare) mais une densité humaine équivalente aux zones urbaines. D'autres études ont caractérisé ce gradient le long de l'axe centre-ville/milieu naturel par trois zones : (1) le centre-ville, composé d'une zone centrale correspondant au centre-ville historique où la proportion de végétation est inférieure à 15% et les bâtiments composés de trois à cinq étages, et d'une zone résidentielle adjacente où les bâtiments ont en général d'un à trois étages et la proportion de végétation est comprise entre 20% et 40% (2) la zone suburbaine, principalement constituée par des résidences individuelles, de parcs, de cimetières et de grands complexes commerciaux. La proportion de végétation dans la zone suburbaine est d'environ 70% et (3) la zone périurbaine qui entoure la ville et comprend des zones agricoles, des sites récréationnels comme des golfs ou des parcs et des sites plus naturels comme des boisements ou des lacs (Clergeau et al. 2001). L'approche des villes au travers du gradient urbain-rural reste cependant une simplification des patrons complexes produits par l'urbanisation, des impacts spécifiques pouvant varier en fonction de facteurs historiques, économiques ou encore en fonction de la situation géographique (Alberti et al. 2001, Hahs and McDonnell 2006).

### **De la singularité des systèmes urbanisés**

Une approche écologique de la ville revient à la considérer comme un système, caractérisé par une histoire, une structure et une fonction, composé d'éléments biotiques et abiotiques qui lui sont propres, et par un flux de ressources particulier (Rebele 1994, Hobbs et al. 2006, Fox 2007). Les milieux urbains diffèrent ainsi des milieux plus naturels de par l'intensité, l'étendue et la synergie des pressions qu'ils exercent sur le vivant, induisant des comportements, des dynamiques de populations et des formations de communautés particuliers (e.g. Wandeler et al. 2003, Mockford and Marshall 2009, Evans 2010). Des analogies avec les milieux plus naturels peuvent cependant être décelées (Richardson et al. 2010). A l'instar des milieux urbains, certaines zones naturelles peuvent exhiber de hauts degrés de fragmentation et être soumis à de fréquentes perturbations tels que des événements climatiques saisonniers (e.g. tempêtes, moussons) ou encore le balancement des marées auxquelles peuvent être soumises les communautés intertidales (Rebele 1994, Collinge 1996). Faeth et al. (2011) établissent d'autres analogies, par exemple la similarité des surfaces bétonnées des villes et des zones rudérales en milieu naturel, les auteurs soutenant que les écosystèmes urbains ne présentent pas de caractéristiques nouvelles ou uniques pour



les organismes qui y vivent. De nombreuses études ont cependant attesté des impacts très spécifiques des composantes des milieux urbanisés sur les organismes.

Quels que soient les latitudes ou le régime climatique, les milieux urbains à travers le monde possèdent une température de l'air plus élevée et des jours de neige moins nombreux que les milieux adjacents (e.g. Karl et al. 1988, Arnfield 2003). La différence de température entre le milieu rural et le milieu urbain peut ainsi atteindre 12°C (Kaye et al. 2006). Ce phénomène, appelée l'Îlot de Chaleur Urbain (ICU, Oke 1987), se traduit par une température plus élevée au niveau du sol, de la canopée et dans les premières couches supérieures de l'air (Shepherd 2005). L'ICU est induit par différents facteurs et leurs interactions, mais tend principalement à augmenter avec la densité de surfaces imperméables (et donc une diminution de la densité de végétation), qui absorbent les radiations solaires durant la journée et les réémettent durant la nuit (Shahmohamadi et al. 2011). Du fait des températures plus élevées en ville, la phénologie de la végétation peut différer des milieux adjacents, mais également le long du gradient d'urbanisation, induisant une productivité primaire plus élevée dans certaines zones (pour une synthèse voir Neil and Wu 2006).

De nombreuses sources de pollution sont inhérentes aux milieux urbanisés, les effets directs et indirects des pollutions sonores, chimiques et lumineuses étant de plus en plus étudiés. Les milieux urbains sont générateurs d'une grande variété de sons émis par les habitations, le trafic routier, les industries pour n'en citer que quelques-uns. L'exposition chronique aux bruits, amplifiés par des surfaces réfléchissantes (effet écho) comme les bâtiments, peut avoir des conséquences sur la santé, la **fitness** et le comportement des oiseaux. Les sons étant considérés comme des signaux de dangers immédiats et liés au succès reproducteur chez les oiseaux, le filtre généré par la pollution sonore urbaine peut entraîner des conséquences sévères sur les dynamiques de population. En milieu urbain, l'amplitude vocale des chants augmente (effet Lombard, pour une synthèse voir Brumm and Zollinger 2011) et leur durée diminue (Slabbekoorn and den Boer-Visser 2006), la pollution sonore pouvant alors agir comme un filtre favorisant les espèces les plus plastiques, dont le succès reproducteur est positivement corrélé à l'intensité sonore (Francis et al. 2009). Une large gamme de polluants chimiques est également présente en ville et certains ont montré des effets négatifs sur l'intégrité physiologique des oiseaux. Par exemple, la pollution par les métaux lourds peut réduire la taille et la survie des couvées chez le Pigeon biset *Columba livia* (Nam and Lee 2006) et augmenter la prévalence de l'agent pathogène responsable du paludisme des oiseaux chez le Moineau domestique *Passer domesticus* (Bichet et al. 2013). La pollution chimique peut également avoir un impact sur le comportement des individus. Une étude menée en 2005 sur la mésange charbonnière *Parus major* a par exemple montré que les mâles ont un chant moins fréquent et un répertoire sonore plus limité à proximité d'une source de pollution aux métaux lourds (Gorissen et al. 2005). La présence de lumière artificielle est commune à toutes les zones urbanisées, les deux-tiers de la population



humaine étant exposé à des degrés de luminosité dépassant le seuil considéré comme pollution lumineuse (Cinzano et al. 2001). La lumière générée par les villes perturbent le cycle circadien, entraînant une augmentation de l'activité nocturne qui se traduit, par exemple, par un chant débutant cinq heures plus tôt chez le Merle noir *Turdus merula* en milieu urbain (Nordt and Klenke 2013). La lumière peut également avoir un effet positif sur l'attractivité des mâles. Chez la mésange bleue *Cyanistes caeruleus*, les mâles ayant un territoire illuminé par la lumière artificielle ont en effet des couvées extra conjugales plus nombreuses (Kempnaers et al. 2010), l'attractivité plus élevée des mâles chantant plus tôt ayant été suggérée (Poesel et al. 2006).

Parmi les spécificités structurales et compositionnelles des milieux urbains, la fragmentation des habitats, induite par des structures imperméables comme les routes ou les bâtiments, peut avoir plusieurs effets sur la biodiversité urbaine. En restreignant les mouvements des individus entre les différents habitats, la fragmentation peut induire des noyaux de population plus isolés, plus sensible aux événements stochastiques et dont la persistance dans le temps peut être réduite (Saunders et al. 1991, Fahrig 2003). A l'échelle locale, la séparation des patches favorables à une espèce par des routes peut augmenter significativement le risque de collisions routières (Mumme et al. 2000). La fragmentation induit également une forte hétérogénéité (diversité) des habitats, composés de patches (tâches) dont la taille et les conditions environnementales varient fortement (Cadenasso et al. 2007). Les effets de la fragmentation peuvent varier selon les villes, en fonction de la configuration spatiale de ces patches d'habitats (Chace and Walsh 2006) et notamment de la proportion d'habitats et d'espèces végétales présentes avant l'urbanisation.

L'urbanisation induit la simplification structurale et compositionnelle de la végétation, les espèces natives étant en majorité remplacées par des structures minérales (bâtiments, routes et autres infrastructures imperméables) et par un nouvel assemblage dominé par des espèces exotiques (Rebele 1994). Les systèmes urbanisés se caractérisent ainsi par la coexistence entre espèces natives et espèces exotiques (**communautés recombinaées**) qui, tout du moins dans le cas de la végétation, sont en majorité contrôlées par l'action humaine qui, en conséquence, définissent la qualité et la quantité des habitats. La gestion anthropique des espaces à caractère naturel (*sensu* Clergeau 2007) entraîne également une augmentation des zones enherbées et l'enlèvement des éléments non désirés tels que les bois morts ou la litière (Marzluff and Ewing 2001). Ces changements vont avoir un impact sur la faune native, dont la diversité tend à être positivement corrélée avec la complexité de la végétation et la richesse en espèces végétales natives (Savard et al. 2000). A l'inverse, la faune native diminue à mesure qu'augmente le nombre d'espèces animales exotiques (Green 1984). En effet, les espèces végétales exotiques ne sont pas les seuls organismes à avoir été introduits par l'homme, les milieux urbains se caractérisant également par un grand nombre d'espèces animales exotiques (Blair 1996). L'urbanisation entraîne la perte d'espèces natives à l'échelle régionale (Fuller and Gaston 2009) mais constitue également le point d'entrée



d'espèces exotiques. La Bernache du Canada *Branta canadensis* ou encore l'Ecureuil gris *Sciurus carolinensis* sont des exemples parmi tant d'autres (Williamson 1983, Conover 1992). En facilitant leur introduction, leur établissement et leur expansion, les villes sont des hot-spots d'espèces exotiques dont une petite, mais significative, proportion pourra causer des dommages (Klotz and Kühn 2010).

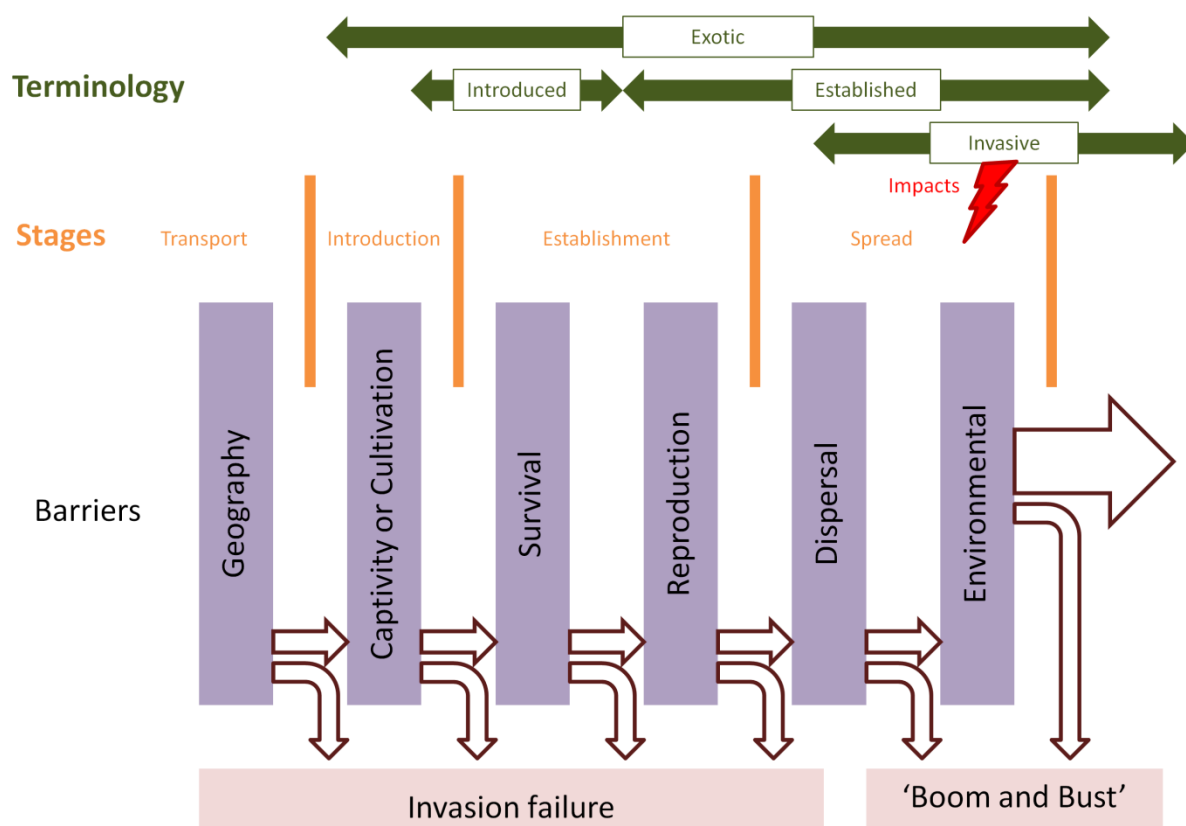
### Les espèces exotiques envahissantes

L'avènement des moyens de transports internationaux et des grandes lignes de communication commerciales a conduit à une diminution voire une suppression des barrières géographiques naturelles, dispersant certaines espèces dans des zones, hors de leur aire géographique d'origine, où leur capacité de dispersion ne leur aurait probablement jamais permis d'aller (Westphal et al. 2008). Malgré les arguments de certains auteurs, stipulant que les activités anthropiques ne font qu'accélérer un processus naturel d'expansion spatiale des espèces (Brown and Sax 2004, 2005), de nombreuses études indiquent que le phénomène d'invasion contemporain diffère fortement des vagues historiques ou des événements de dispersion à longue distance (Mack et al. 2000, Wilson et al. 2009), les introductions d'origine anthropique affectant même des régions inhospitalières comme l'Antarctique (Frenot et al. 2005). Gaston et al. (2003) fournissent un exemple frappant sur l'île volcanique de Gough dans l'archipel britannique Tristan Da Cunha, seulement foulée par l'homme quelques centaines de fois depuis sa découverte, et où plus de 70% des insectes ptérygotes sont exotiques et dont 10% seulement seraient arrivés par colonisation naturelle. Le taux mais également la distance d'introduction semblent être bien plus élevés comparé à un phénomène d'origine naturelle, les espèces étant transportées sur des distances beaucoup plus importantes que ne leur permettent leur capacité naturelle (Wilson et al. 2009). Des zones aussi éloignées que la Nouvelle Zélande et le Royaume Uni, qui ne partageaient il y a plusieurs centaines d'années aucune espèce d'oiseau en commun, en partagent désormais plusieurs dizaines, et malgré le fait que les oiseaux soient capables d'une grande mobilité, il apparaît peu probable que ce phénomène de similarité soit dû à un processus de colonisation naturelle (Duncan et al. 2003). Cette dispersion assistée par l'être humain diffère également d'une dispersion naturelle de par le nombre d'individus concernés, généralement plus élevé (Williamson 1996). La fréquence des transports d'organismes peut induire des événements d'introduction répétés comme, par exemple, dans le cas du rat noir *Rattus rattus*, dont la distribution et la survie en milieux insulaires dépend des transports maritimes (Anderson 2009). En palliant les événements stochastiques (*rescue effect*, Brown and Kodric-Brown 1977) ou en contrebalançant l'**effet Allee** (Drake and Lodge 2006), l'apport de nouveaux individus par les activités anthropiques favorisent ainsi l'établissement et la survie des populations introduites. Enfin, la dispersion d'origine anthropique permet le franchissement de barrières biogéographiques mais également aux organismes d'outrepasser les conditions climatiques extrêmes (e.g. tempêtes, cyclones) pouvant influencer le succès de leur dispersion naturelle. Via une grande variété de vecteurs



(e.g. avions, bateaux, voitures), les activités anthropiques permettent à des organismes d'être transporté de et vers n'importe quelle région du globe (Westphal et al. 2008, Hulme 2009). L'introduction en masse d'espèces exotiques, assistée dans leur dispersion par l'homme, apparaît aujourd'hui comme sans précédent et faisant partie des changements globaux induits par les activités anthropiques (Blackburn et al. 2009).

La présence et la richesse spécifique des espèces exotiques à l'échelle globale résultent d'un processus hiérarchique composé de plusieurs phases (Figure 3) incluant : le transport et l'introduction d'espèces hors de leur aire naturelle d'occurrence ; l'établissement de populations viables autour du point d'introduction ; et l'expansion spatiale et démographique de ces populations (Williamson 1996, Blackburn et al. 2011).



**Figure 3** : Cadre conceptuel du processus d'invasion biologique (Modifié d'après Blackburn et al. 2011, Sol et al. 2017). Ce cadre prend en compte la possibilité de l'échec d'invasion à n'importe lequel des stades, y compris lorsque l'espèce est établie et en expansion, phénomène qualifié de 'Boom and Bust', le terme 'Bust' faisant référence à la diminution de la taille des populations voire à leur disparition.

Plusieurs causes peuvent être à l'origine de l'introduction d'espèces exotiques via l'action humaine (Hulme et al. 2008). Tout d'abord, les introductions involontaires, résultant d'accidents, peuvent se produire pour des espèces dites domestiques ou sauvages s'échappant de captivité. C'est le cas par exemple de l'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus*, dont des colonies établies en France (sur les côtes sud-est et nord-ouest) seraient issues d'individus échappés de zoos et dont les impacts négatifs sur les oiseaux marins ainsi que la





faune aquatique ont été démontrés (Kayser et al. 2005, Yésou and Clergeau 2005, Clergeau et al. 2010). D'autres introductions involontaires peuvent résulter d'un transport non voulu d'organismes, par exemple dans le cas de la Moule zébrée *Dreissena polymorpha* fixée sur les bateaux (Johnson and Padilla 1996) ou encore par le biais de nouveaux corridors connectant des zones auparavant isolées (e.g. Hansen and Clevenger 2005, Gollasch et al. 2006). Le nombre croissant d'**Espèces Exotiques Envahissantes**<sup>2</sup> a également conduit à la prise de mesure de contrôle biologique, i.e. l'utilisation de prédateurs naturels pour la gestion des EEE dans leur aire d'introduction (e.g. Caltagirone and Doult 1989). Cependant, certaines espèces introduites en tant qu'agent de contrôle se sont à leur tour avérées néfastes pour l'écosystème. Par exemple, la coccinelle *Harmonia axyridis*, originaire d'Asie, a été introduite dès 1916 en Amérique du Nord afin de contrôler les populations de pucerons dans les zones agricoles et serait aujourd'hui en partie responsable du déclin des populations de coccinelles natives (Gordon 1985, Koch 2003). Les sociétés d'acclimatation, répandues au XIX<sup>ème</sup> siècle et en lien avec les grandes explorations, sont également responsables de nombreuses introductions d'espèces animales et végétales, considérées à l'époque comme des curiosités ou des espèces dites utiles. Le succès d'établissement de certaines espèces exotiques introduites pourrait même avoir encouragé les sociétés d'acclimatation à introduire davantage d'individus (Moulton et al. 2011, 2012). Un des exemples les plus connus implique l'introduction de moins de cent étourneaux sansonnets *Sturnus vulgaris* à New York en 1890, population aujourd'hui estimée à 200 millions d'individus (Cabe 1993). Enfin, des espèces exotiques peuvent être introduites à des fins alimentaires, comme par exemple la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* largement introduite autour du globe et vecteur de pathogènes pouvant entraîner de forts taux de mortalité chez certaines espèces d'amphibiens (Martín-Torrijos et al. 2016), ou encore à des fins esthétiques tels que la Griffon de sorcière *Carpobrotus* sp. dont les impacts en milieu insulaires sont largement documentés (e.g. Bourgeois et al. 2004, Peña et al. 2010) ou le Tamia de Sibirie *Tamias sibiricus* introduit en France (Chapuis 2005).

L'établissement d'une espèce introduite dépend d'une variété de facteurs intrinsèques aux milieux et d'une gamme de **traits** intrinsèques aux espèces. Afin d'évaluer la probabilité qu'une espèce devienne envahissante, il est nécessaire de comprendre les facteurs qui vont déterminer le franchissement de chacun des filtres du processus d'invasion. Ces facteurs peuvent être classés en trois grandes catégories, les facteurs spécifiques aux espèces (e.g. traits d'histoire de vie), les facteurs spécifiques à l'environnement (e.g. climat de la zone d'introduction) et les facteurs relatifs aux événements d'introduction (e.g. **pression de propagule**, Blackburn and Duncan 2001a, b, Cassey et al. 2004a). Malgré plusieurs études ayant tenté de dresser un portrait type des EEE (Morton et al. 1996, Pyšek 1998), il semblerait que les caractéristiques retenues ne soient pas valables pour plus de deux groupes taxonomiques (Hayes and Barry 2008). D'autres auteurs suggèrent qu'aucune caractéristique

---

<sup>2</sup> EEE dans la suite du texte

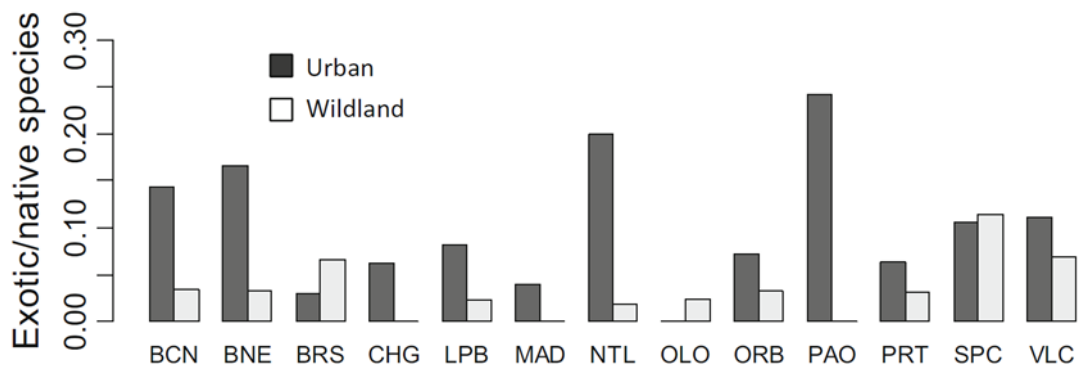


ne peut être commune à tous les EEE et que les recherches doivent se focaliser sur l'interaction qu'il existe entre les traits de ces espèces et les propriétés des systèmes dans lesquels elles ont été introduites (Heger and Trepl 2003). En dehors des caractéristiques propres aux espèces, plusieurs facteurs liés aux événements d'introduction pourraient expliquer en partie le succès d'invasion de certaines espèces exotiques, notamment la pression de propagule, seule mesure qui diffère pour chaque population introduite (contrairement aux facteurs spécifiques aux espèces ou à l'environnement qui restent constant à chaque événement d'introduction, e.g. Cassey 2002). Un nombre important d'études empiriques et corrélatives ont mis en évidence l'effet positif de la pression de propagule sur la probabilité d'établissement et d'expansion des espèces exotiques (pour une synthèse voir Lockwood et al. 2005). L'effet Allee et les événements stochastiques sont également à prendre en compte, comme le montre une étude expérimentale menée par Gertzen et al. (2011) suggérant leurs importances pour les populations introduites où les individus peuvent être génétiquement similaires et les effets fondateurs importants. Enfin, les caractéristiques inhérentes aux milieux d'introduction vont également jouer un rôle dans le processus d'invasion.

### **Du succès des espèces exotiques en milieu urbain**

En milieu urbain, le concept de perturbation apparaît central pour comprendre les mécanismes d'invasion, notamment grâce à l'héritage d'Elton qui le premier a suggéré leur rôle dans la vulnérabilité des milieux (Elton 1958). Il apparaît ainsi que les milieux soumis à des perturbations, et notamment les milieux urbains, semblent plus propices à l'établissement et l'expansion des espèces exotiques (Sax and Brown 2000) qui, dans le cas des oiseaux, dominent les assemblages urbains (Figure 4). En second lieu, la présence et l'expansion des EEE en milieux urbains pourraient être liées à certains traits spécifiques, attendus chez des espèces vivant à proximité de l'être humain et des structures anthropiques (Ehrlich 1989). On peut alors se demander quelles sont les caractéristiques des milieux urbanisés qui permettent aux espèces introduites de proliférer ? Et chez ces espèces, quels sont les traits liés à leur succès ?





**Figure 4 :** Ratio entre le nombre d'espèces exotiques et le nombre d'espèces natives d'oiseaux en zones urbaines et naturelles dans différentes villes du globe (Tirée de Sol et al. 2017, voir pour plus de détails).

Plusieurs hypothèses peuvent être formulées. En premier lieu, les perturbations liées aux activités anthropiques peuvent faciliter les invasions biologiques en augmentant la disponibilité et la nouveauté des ressources, et en diminuant la résistance biotique (Case 1996). Comme décrit précédemment, l'urbanisation va en effet agir comme un filtre spécifique, pouvant induire une instabilité des groupes fonctionnels par la perte d'espèces natives (Simberloff 1995), et ainsi augmenter la vulnérabilité du système aux invasions biologiques (*biotic resistance hypothesis*, Elton 1958). Simberloff et Von Holle (1999) propose une alternative à l'hypothèse d'Elton dans laquelle ils postulent que des interactions positives entre espèces exotiques pourraient favoriser le processus d'invasion en augmentant la probabilité de survie et l'intensité des impacts (*invasional meltdown hypothesis*). Cependant, la mesure dans laquelle ces interactions facilitatrices seraient communes aux EEE demeure encore méconnue (Simberloff 2006). Les altérations anthropogéniques des milieux vont générer une hétérogénéité environnementale spatio-temporelle au travers de la fragmentation des habitats naturels et de la création d'environnements artificiels. Les micro-habitats ainsi générés peuvent augmenter la probabilité qu'une espèce introduite satisfasse l'ensemble de ses exigences écologiques, sans que les ressources ne soient monopolisées par des espèces natives. De par les activités humaines, de nouvelles ressources vont être présentes, ressources pour lesquelles certaines espèces natives n'ont pas eu l'opportunité de s'adapter (MacLeod et al. 2009). De la capacité des espèces introduites à exploiter ces ressources, tout en tolérant la présence humaine, va dépendre leur succès d'établissement et la croissance de leurs populations (Tomiałojć 2017). Tout en étant limitées, les études montrant que ces nouvelles opportunités de ressources facilitent les invasions se multiplient. Par exemple, en Australie, le succès des espèces exotiques ne semblent pas corrélé à leur compétitivité supérieure, mais à leur capacité à exploiter les nouvelles ressources du milieu (Sol et al. 2012a), supportant l'hypothèse d'une exploitation opportuniste des ressources anthropiques par les espèces exotiques en milieu urbain (Marzluff 2001, Shochat et al. 2010).



En effet, tandis que le milieu et ses spécificités peuvent jouer un rôle clé, un certain nombre de traits intrinsèques aux espèces a été corrélé à leur succès d'invasion. En 1977, Tilman postule qu'une espèce introduite a une plus grande probabilité d'établissement si elle possède une capacité supérieure aux espèces natives d'obtenir des ressources limitées (*superior competitor hypothesis*, Tilman 1977). Cette hypothèse basée sur les ressources a cependant été largement critiquée du fait d'un manque d'études attestant la supériorité de ces espèces. Une autre hypothèse, formulée par Blossey et Notzold (1995), prédit qu'une espèce introduite en dehors de son aire naturelle géographique, et de ce fait libérée de ces ennemis naturels (*enemy release hypothesis*, Keane and Crawley 2002, Colautti et al. 2004), réallouera les ressources physiologiques à sa capacité de compétition (*evolution of increased competitive ability*). Une autre caractéristique majeure du succès des EEE semble être leur plasticité comportementale. En effet, la capacité d'une espèce à synchroniser son comportement en fonction de l'environnement dans lequel elle a été introduite conférerait un avantage sur les espèces qui persistent à conserver leur comportement d'origine (Sol et al. 2002). La probabilité d'établissement d'une espèce est ainsi positivement liée à sa capacité à apprendre de nouveaux comportements (Sol and Lefebvre 2000, Sol et al. 2005, Amiel et al. 2011). Ces ajustements, associés à des structures cérébrales particulières, semblent donc être essentiels pour persister dans les milieux urbanisés, et incluent le développement de techniques pour l'exploitation de nouvelles ressources alimentaires et l'évitement des sources de mortalité, comme les collisions routières, ou encore l'habituation à la omniprésence humaine (Maklakov et al. 2011). L'accès aux importantes quantités de ressources alimentaires en milieu urbain, notamment celles fournies par les citadins dans les mangeoires ou par la grande variété d'espèces végétales exotiques, pourrait s'avérer particulièrement important pour les EEE qui, dans les villes, semblent plus enclines à tester de nouvelles sources de nourriture et à adopter de nouvelles stratégies de recherche alimentaire (Møller 2009). Cet aspect peut être particulièrement pertinent lorsque la sélection artificielle a érodé certains comportements et caractéristiques phénotypiques nécessaires à la survie dans la nature, induisant des populations hautement dépendantes de l'assistance humaine (Carrete and Tella 2008). Certaines caractéristiques inhérentes à la sélection artificielle sont par exemple présentes chez le pigeon domestique *Columba livia* qui, des périodes de domestication, a gardé un tarse disproportionnellement long, limitant sa capacité de déplacement au sol et pouvant le contraindre à ne consommer que les ressources alimentaires fournis par les humains (Sol 2008). Une grande amplitude de niche écologique pourrait également augmenter la probabilité que l'espèce introduite trouve les ressources et les conditions environnementales qui lui sont favorables dans le milieu d'introduction (Cassey et al. 2004c) et le généralisme écologique induire une tolérance plus élevée face à l'urbanisation (Bonier et al. 2007). Plus récemment, l'étude des traits d'histoire de vie a mis en lumière des stratégies pouvant influencer sur la persistance à long terme des espèces introduites, une durée de vie plus importante et une reproduction plus fréquente étant positivement corrélées avec le succès d'invasion (Sol et al. 2012b).

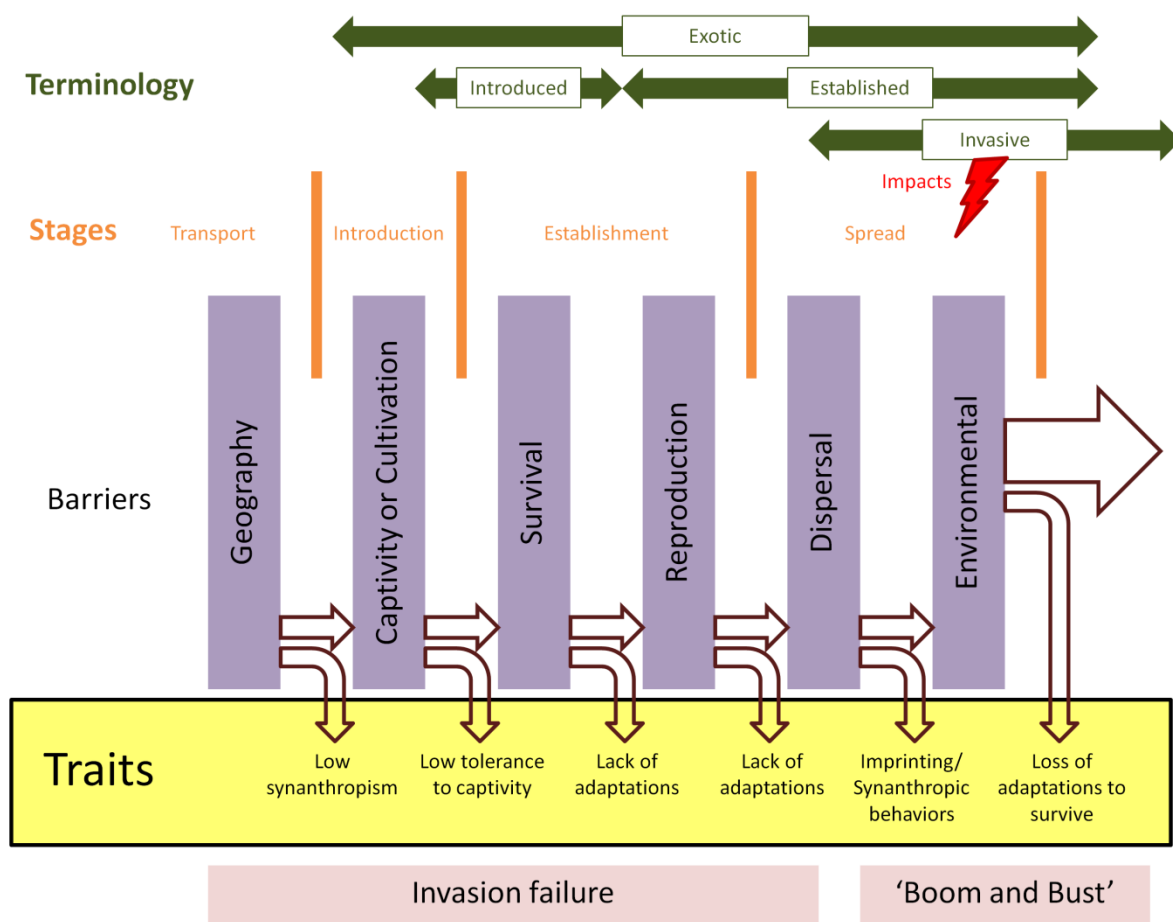


Certaines espèces exotiques manifestent une forte préférence pour le milieu urbain qui, de par ses spécificités, peut exercer une forte imprégnation des générations qui y sont nées (Evans et al. 2009). Ce mécanisme peut en partie expliquer la tendance de certaines espèces à conserver un mode de vie urbain et à ne pas coloniser les milieux adjacents (Evans et al. 2009). Si les espèces introduites ont été sélectionnées durant la capture et le transport sur la base de leur capacité à vivre à proximité des humains, cela pourrait également influencer leur préférence à s'établir dans les milieux urbains après leur introduction. Dans le cas des oiseaux, si la probabilité que des adaptations aux milieux urbains soient communes à toutes les espèces semble faible, il apparaît que les espèces introduites représentent une fraction non aléatoire de l'avifaune (Blackburn and Duncan 2001a, Duncan et al. 2003). La surreprésentation de cinq familles d'oiseaux, les Phasianidés (e.g. perdrix, faisans, paons), les Passéridés (i.e. famille des passereaux), les Psittacidés (e.g. perruches, perroquets), les Anatidés (e.g. oies, canards, cygnes) et les Columbidae (e.g. pigeons, tourterelles) reflète des espèces introduites pour la chasse ou encore pour leur esthétique. A partir de la seconde moitié du 19<sup>ème</sup> siècle, l'augmentation du nombre de ces espèces dans les milieux d'introduction coïncide avec l'avènement des premières sociétés d'acclimatation, largement responsable de nombreux événements d'introductions d'espèces d'Anatidés, de Colombidés ou encore de Phasianidés (Dyer et al. 2017). La capture préférentielle de ces espèces semblent être favorisée par la probabilité plus élevée qu'elles se trouvent à proximité des zones habitées (et de ce fait présentent une grande tolérance écologique et une flexibilité comportementale) mais également par une densité d'individus plus forte liée aux ressources anthropiques et à une pression de prédation relaxée en milieu urbain (Shochat et al. 2006, Evans et al. 2011, Møller et al. 2012, Sol et al. 2014). Les activités humaines non seulement vont sélectionner des espèces capables de subsister en zones urbaines, mais également les introduire préférentiellement dans ces milieux. L'association entre milieux urbains et espèces exotiques vient ainsi de la forte probabilité d'une introduction par l'humain à proximité des zones où il vit. Cette corrélation apparaît particulièrement pertinente pour les espèces dites domestiques. Chaque année, le commerce international de ces espèces induit la capture de plusieurs millions d'oiseaux à des fins d'exportation, des pays en voie de développement vers les pays développés (Gilardi 2006). La pratique populaire de détention d'oiseaux en cage ou encore l'aquariophilie sont des sources non négligeables d'introduction d'espèces exotiques (Romagosa 2015), plusieurs études ayant montré que ces espèces ont une probabilité de devenir envahissantes plus élevée (e.g. Cassey et al. 2004b, Alcaraz et al. 2005, Jeschke and Strayer 2006, Mason et al. 2013). De récentes études ont également montré que les individus capturés dans la nature en vue d'exportation sont, en comparaison des individus issus de générations domestiques, plus susceptibles de s'échapper de captivité et de survivre dans de nouveaux environnements, augmentant ainsi leur succès d'établissement dans les zones d'introduction (Carrete and Tella 2008, Cabezas et al. 2013). Cependant, l'interdiction permanente de commerce d'oiseaux sauvages récemment adoptée par l'Union Européenne (seules quelques espèces dont les individus sont issus de



générations captives et venant de pays approuvés sont autorisées) pourrait limiter le nombre d'évènements d'introduction mais également la persistance des nouvelles populations.

Pour conclure, le processus d'invasion en milieux urbains revêt certaines spécificités, tant au niveau des caractéristiques liées à ces milieux qu'aux traits des espèces qui s'y sont établie avec succès suite à leur introduction (Figure 5). L'étude combinée de ces deux mécanismes pourrait permettre une meilleure compréhension des filtres et des facteurs facilitants qui induisent une communauté faunistique si particulière en ville. Au-delà de l'intérêt scientifique, la problématique des EEE en ville se compose également d'une dimension sociétale forte dans un milieu où l'être humain est omniprésent.



**Figure 5** : Cadre conceptuel du processus d'invasion en milieu urbain (Modifié d'après Blackburn et al. 2011, Sol et al. 2017).



## Le cas de la perruche à collier

Parmi les espèces exotiques introduites en ville figure la Perruche à collier *Psittacula krameri* (Scopoli, 1789). Cette espèce de grande perruche de l'ordre des Psittaciformes (Encadré 2), originaire d'Afrique et d'Asie, a largement été introduite, notamment en Europe (Butler 2003, Pârâu et al. 2016). Sa popularité en tant qu'oiseau 'de cage' charismatique est un facteur crucial pouvant expliquer sa vaste distribution à travers le globe, certains événements d'introduction étant liés à des relâchés ou des échappées d'individus captifs (Strubbe and Matthysen 2007, Clergeau et al. 2009). Considérée comme le Psittacidé dont l'aire géographique est la plus étendue, la Perruche à collier occupe dans son aire native une grande diversité de biomes, des déserts arides d'Afrique sub-Saharienne aux régions les plus froides de l'Himalaya (Juniper and Parr 1998, Forshaw 2010). Cependant, des analyses menées sur les espèces introduites de Psittacidés révèlent que la taille de l'aire d'occurrence et le gradient latitudinal occupé n'ont pas d'effet significatif sur le succès d'établissement; la pression de propagule, un régime alimentaire généraliste et un comportement sédentaire étant les variables les plus importantes à l'échelle globale (Blackburn et al. 2004, Cassey et al. 2004b, voir toutefois Croci et al. 2007). Une étude spécifique menée sur la relation entre conditions climatiques et occurrences de la Perruche à collier suggère que l'espèce, malgré son apparente tolérance thermique, serait limitée par les zones les plus froides, ne parvenant pas à s'établir dans les zones excédant 50 jours de neige par an (Strubbe and Matthysen 2009c). La même étude suggère également que les activités anthropiques joueraient un rôle clé, le succès d'établissement de l'espèce étant positivement corrélé à la densité de population humaine à l'échelle de l'Europe (*human activity hypothesis*) indépendamment de la pression de propagule.

Plusieurs raisons ont conduit au choix de la perruche à collier comme modèle d'étude. Cette espèce a largement été introduite dans le monde, et particulièrement en Europe. Dans la majorité des sites d'introduction, les populations présentent une croissance exponentielle qui soulève des questions quant à ses potentiels impacts sur la biodiversité native, notamment à travers la compétition pour les cavités de nidification, et sur les activités anthropiques, tout particulièrement sur les zones agricoles. L'attractivité de l'espèce, la curiosité qu'elle suscite auprès des naturalistes ainsi que son plumage coloré et son cri strident rendent les données spatiales plus abondantes. L'étude des exigences écologiques de la perruche à collier pourrait permettre d'apporter des éléments de réponse quant au succès d'invasion de certaines espèces et, plus largement, les filtres qui induisent le déclin ou la perte d'espèces natives en milieu urbain. Tandis que de nombreuses études se sont focalisées sur l'échelle globale dans l'étude des facteurs pouvant expliquer le succès de la Perruche à collier, plus rares sont les analyses menées à l'échelle locale. Pourtant, des connaissances sur les exigences écologiques et la **sélection de l'habitat**, ainsi que sur la distribution potentielle future de l'espèce semblent essentielles, ces processus pouvant être spécifiques à chaque population et les décisions de gestion de l'espèce étant généralement prises au niveau des

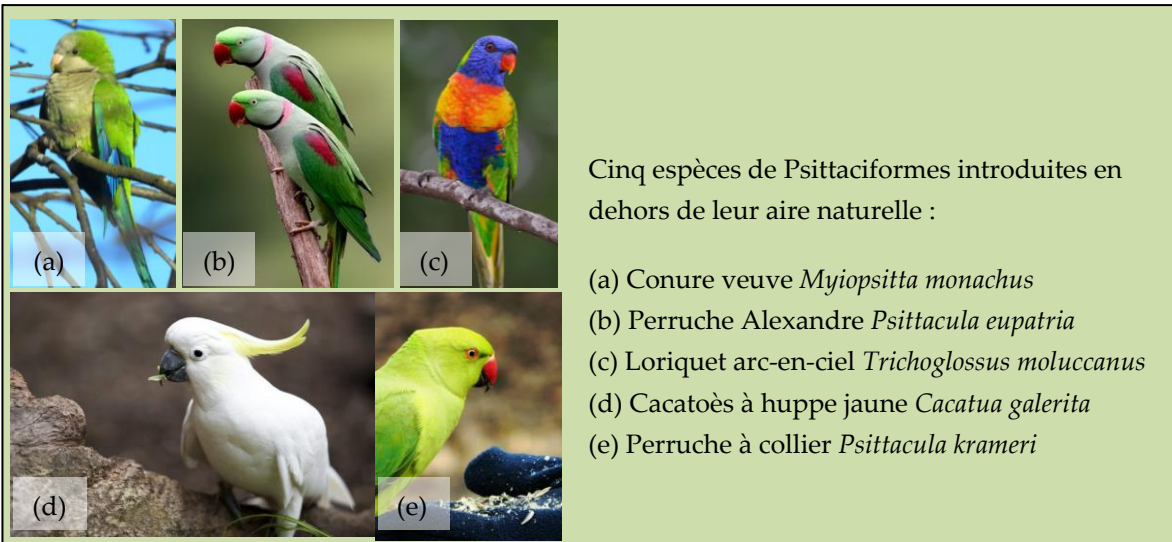


collectivités locales. De plus, il existe un manque de connaissances certain concernant l'effet des **traits comportementaux** dans les processus d'interaction entre espèces exotiques et espèce natives (Duncan et al. 2003), notamment pour la Perruche à collier dont la supériorité compétitive a été suggérée.

## ENCADRE 2 : ' N'ouvrez n'ouvrez pas la cage aux oiseaux'...

### Le cas des Psittaciformes

Au sein de l'ordre des Psittaciformes qui compte 355 espèces connues (dont font partie entre autres les espèces de perruches, de perroquets ou encore les conures), plus de 16% des espèces ont été introduites en dehors de leur aire naturelle géographique (Menchetti and Mori 2014), parmi lesquelles 70% sont considérées comme des pestes agricoles (pour seulement 15% toutes espèces confondues, Runde et al. 2007). Certaines de ces espèces sont plus susceptibles d'être introduites, comme *Psittacula* sp., *Agapornis* sp. ou encore *Amazona* sp., en raison d'un commerce plus intense, liée à leur popularité en tant qu'oiseau 'de cage', ou encore de leur prix de vente relativement faible (e.g. Cassey et al. 2004). La Perruche à collier et la Conure veuve sont considérées comme les deux espèces qui s'établissent le mieux dans des territoires où elles étaient historiquement absentes (Baptista et al. 1997). D'autres espèces de Psittaciformes, moins étudiées, sont pourtant à l'origine de dommages dans leur aire d'introduction. C'est le cas par exemple de la Perruche Alexandre, dont les impacts ne sont que très peu documentés et pour laquelle une récente étude suggère un fort potentiel d'invasion dans l'aire d'introduction (Ancillotto et al. 2016). Parmi les EEE émergentes figurent également le Loriqueur à tête bleue, introduit notamment en Tasmanie où l'espèce a été classée comme nuisible en raison des dégâts causés aux zones agricoles et de la compétition avec les autres Psittaciformes natifs (TG 2016), ou encore le Cacatoès à huppe jaune introduit en Nouvelle Zélande et dont la croissance des populations soulève des questions quant aux impacts potentiels sur les zones agricoles (Hay 2008).





## Objectifs de la thèse et structure

---

Les activités anthropiques ont donc une influence directe ou indirecte sur la grande majorité des écosystèmes à l'échelle globale. Les flux de transports commerciaux et humains s'affranchissent désormais des barrières géographiques naturelles et permettent la dispersion assistée d'espèces en dehors de leur aire naturelle de distribution, créant de nouvelles combinaisons d'espèces, particulièrement en milieux urbanisés. Les villes, comme entité ultime de la modification spatiale et fonctionnelle des écosystèmes, jouent un rôle crucial à la fois dans le déclin de certaines espèces natives mais également dans l'expansion spatiale et démographique d'espèces exotiques. L'impact des EEE réclame une meilleure compréhension des effets de la composante urbaine, mais également des traits spécifiques permettant à ces espèces de subsister en ville. L'occurrence de ces espèces, centralisées en milieu urbain, réclame une approche urbain-centrée et non comparative aux milieux adjacents, dits plus naturels. L'étude des populations d'espèces exotiques en milieu urbain nécessite de comprendre :

- Comment décrire et modéliser l'habitat urbain ?
- Quels sont les composantes des milieux urbains qui influencent la sélection de l'habitat chez une espèce introduite en phase d'expansion ?
- Dans quelle mesure la composante humaine participe-t-elle au déterminisme des patrons d'organisation spatio-temporelle des populations ?
- Quels sont les relations interspécifiques entre espèces capables d'exploiter les nouvelles ressources anthropiques, et peut-on révéler des traits comportementaux pouvant expliquer le succès d'invasion d'une espèce ?

Il s'agit ici d'étudier les mécanismes qui permettent aux espèces exotiques de s'établir en milieu urbain, au travers de l'étude des facteurs intrinsèques à l'espèce et des facteurs intrinsèques au milieu comme éléments potentiels du succès d'invasion. Utilisant la Perruche à collier comme modèle d'étude, l'objectif de cette thèse est de mettre en évidence les patrons d'organisation spatio-temporels présents et futurs des populations de perruches à collier afin de comprendre l'effet de certains facteurs environnementaux et socio-économiques inhérents aux milieux urbanisés, et d'étudier les interactions interspécifiques et les traits comportementaux inhérents aux espèces exotiques établies avec succès.

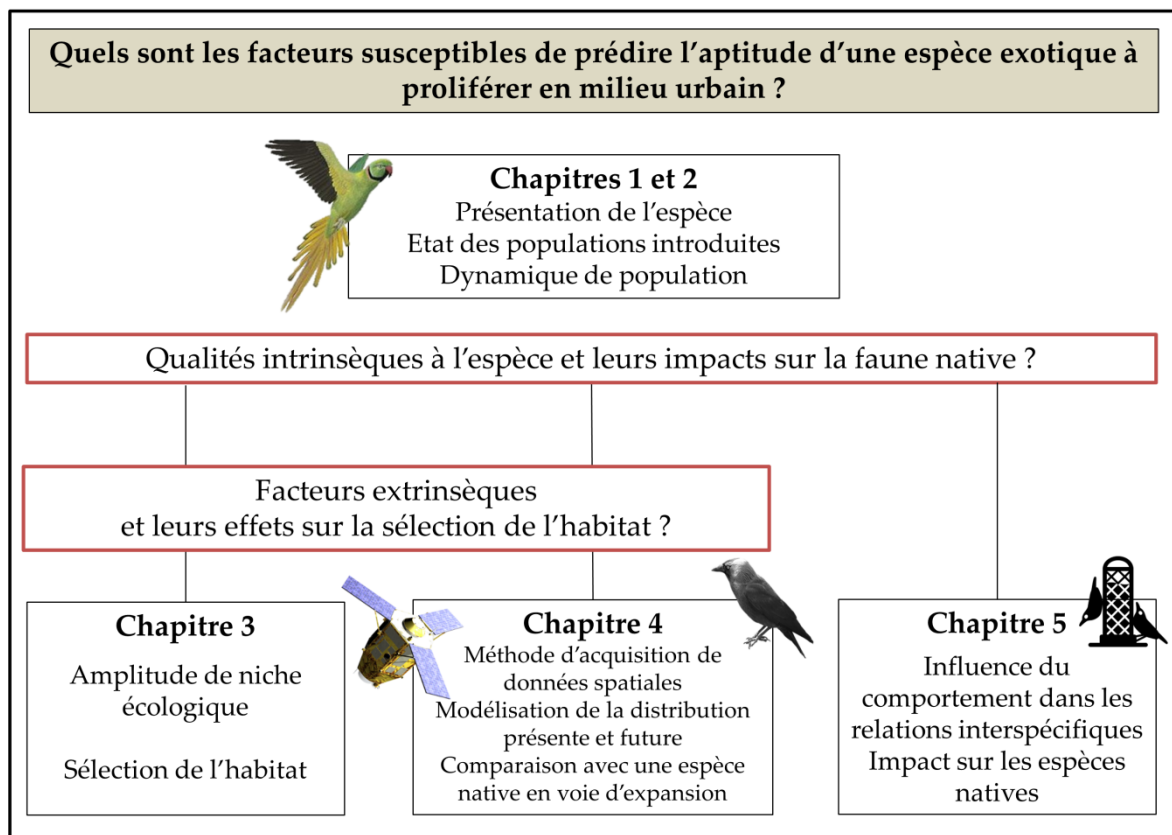
L'espèce étudiée sera tout d'abord présentée au travers d'une synthèse des connaissances sur sa biologie et son écologie ainsi que sur l'état des populations introduites en Europe (*Article 1*) et dans le monde (**Chapitre 1**). Les résultats de suivis de l'espèce permettront ensuite de discuter de la dynamique de population et des méthodes d'acquisition des données démographiques au sein de la zone d'étude (**Chapitre 2**).



Le **Chapitre 3** présentera les résultats d'une analyse comparative de la sélection de l'habitat de différentes populations européennes. L'apport des techniques de géomatique et des modèles de distribution dynamiques sera présenté dans le **Chapitre 4** à travers la présentation d'une méthode de télédétection (*Article 2*). Les patrons spatio-temporels d'une population de perruches à collier seront ensuite étudiés (**Chapitre 4**) grâce à des modèles dynamiques de distribution d'espèces, et comparés à une espèce native en expansion, le choucas des tours *Corvus monedula* (*Article 3*).

La mise en place d'une expérience de nourrissage passif (**Chapitre 5**) permettra d'étudier les traits comportementaux pouvant influencer sur le succès d'invasion et d'évaluer l'impact de la présence de la Perruche à collier sur les espèces natives (*Article 4*).

Enfin, une **synthèse générale** sera proposée à l'issue des travaux menés dans le cadre de cette thèse.



**Figure 6 :** Schéma récapitulatif de la structure de thèse.





# Chapitre 1. Présentation du modèle biologique

---





# 1 Présentation du modèle biologique : la Perruche à collier

---

## 1.1 Description

La Perruche à collier *Psittacula krameri* (Scopoli, 1769) fait partie de la famille des Psittacidae, dont font également partie les espèces de perroquets, inséparables ou encore amazones. Les individus adultes mesurent de 37 à 43 cm de long (leur longue queue pouvant mesurer jusqu'à 25 cm, Forshaw 2010) pour une envergure d'environ 40 cm ; leur poids varie de 95 à 143 g (Baptista et al. 1997). Le phénotype sauvage présente un plumage vert avec des nuances de jaune au niveau du corps et un plumage bleu-vert au niveau des rectrices. Dans le cadre de l'élevage domestique de l'espèce, la sélection de plusieurs mutations a permis la « création » d'individus de plusieurs couleurs et leurs variantes (e.g. bleue, jaune, albinos). Ces phénotypes peuvent également être retrouvés dans la nature, sans que l'on sache si les individus sont directement issus de relâchés ou d'une reproduction **férale** (Figure 7). Le bec, large et crochu, présente une couleur rouge ainsi qu'une extrémité noire, la mandibule inférieure étant entièrement noire chez les individus adultes mâles de la sous-espèce *P. k. krameri*. L'espèce présente un dimorphisme sexuel, les mâles adultes arborant une ligne de plumes noires des yeux jusqu'à la **cire** ainsi qu'une ligne de plumes rose-noire formant un collier au niveau du cou, qu'ils acquièrent entre la deuxième et la troisième année de leur vie. Les individus femelles ainsi que les juvéniles, qui sont très difficilement discernables, en sont dépourvus (Juniper and Parr 1998, Forshaw 2010).



**Figure 7 :** La Perruche à collier *Psittacula krameri* (Scopoli, 1789). (a) Mâle adulte, (b) Mâle et femelle adulte, (c) Juvénile, (d) Mâle bleu immature, (e) Mâle Immature ou femelle.



## 1.2 Biologie de l'espèce

La maturité sexuelle serait atteinte entre la période post-nidification de la deuxième année et la troisième année de vie (Ali and Ripley 1982, Sengupta et al. 2002), mais des cas d'immatures nicheurs ont été observés en Angleterre (Butler 2003). En captivité, la maturité sexuelle est estimée entre six et 12 mois, les mâles pouvant commencer les parades dès cinq mois (Duchesne 2004). La longévité moyenne des individus sauvages serait de 20 ans (Pithon and Dytham 2002), mais reste mal connue. En captivité, certains individus peuvent atteindre l'âge de 34 ans (Brouwer et al. 2000, McDonald Kinkaid 2015).

Dans son aire native (Figure 8), la Perruche à collier occupe plusieurs types d'écosystèmes : forêts secondaires, boisements, mangroves, prairies de savanes, zones agricoles entourées d'arbres (Baptista et al. 1997, Forshaw 2010), avec une forte abondance dans les parcs et jardins urbains (Ali and Ripley 1982). A l'instar de la plupart des Psittacidés, la Perruche à collier niche dans des cavités, en grande majorité d'arbres et parfois de bâtiments. Dans les arbres, l'espèce occupe des cavités naturelles ou secondaires, ayant été préalablement excavées par des cavernicoles primaires comme les pics (*Picus* sp.). La largeur et la dextérité de son bec permet à la Perruche à collier d'agrandir les cavités elle-même. Dans l'aire naturelle de distribution, la période de reproduction s'étend de novembre à juin en Asie, et d'août à novembre en Afrique (Baptista et al. 1997). Le suivi des populations introduites en Israël et au Royaume-Uni ont permis d'évaluer la phénologie de nidification de l'espèce. Au Royaume-Uni (Butler et al. 2013), comme en Israël (Shwartz et al. 2009), la période de ponte débute en février et le nombre moyen de jeunes à l'envol par nid est de 2.25 ( $\pm$  0.2, 52 nids) en Israël (Shwartz et al. 2009) et de 1.40 ( $\pm$  0.3, 108 nids) au Royaume-Uni (Butler et al. 2013). Le succès reproducteur dans l'aire d'introduction apparait donc plus faible que dans la partie indienne de l'aire native, où le nombre de jeunes à l'envol par nid est de 2.59 ( $\pm$  0.24, 50 nids, Shwartz et al. 2009). La nichée compte de trois à six œufs, l'incubation dure en moyenne 22 jours et les jeunes s'envolent sept semaines après l'éclosion (Baptista et al. 1997). Les mâles approvisionnent la femelle durant la couvaison puis, après éclosion, les jeunes au nid (Hossain et al. 1993, Strubbe and Matthysen 2011).

Les individus sont sédentaires tout au long de l'année (Forshaw 2010), quelques cas de mouvements migratoires ayant toutefois été observés (Forshaw 2010), à l'instar d'un individu présent dans un vol migratoire de grives mauvis *Turdus iliacus* et de grives litornes *Turdus pilaris* à Norfolk (UK, Taylor et al. 2000). Comme la majorité des Psittacidés (et d'un certain nombre d'espèces d'oiseaux en général), les perruches à collier se rassemblent la nuit en dortoirs communs, rassemblant les individus d'une ou plusieurs populations au sein d'un ou plusieurs arbres (ce comportement est discuté en **Chapitre 2**). En période de reproduction, les femelles restent au nid tandis que les mâles et les immatures se déplacent généralement jusqu'au dortoir (pers. obs., Butler 2003, Strubbe and Matthysen 2011).



Le régime alimentaire de la perruche à collier est principalement frugivore-granivore, dépendant de la disponibilité des ressources au fil des saisons. Dans ses aires d'introduction, la perruche à collier montre cependant une grande plasticité alimentaire, consommant une grande variété de plantes exotiques et natives (Feare 1996, Pithon 1998, Butler 2003, Clergeau and Vergnes 2011) et parfois du pain et des denrées carnées (Cramp and Simmons 1985). Le suivi par radio-tracking de quatre individus en Ile-de-France a également permis de quantifier l'usage des mangeoires par la perruche à collier, les individus passant approximativement la moitié de leur activité quotidienne à s'alimenter sur les mangeoires (Clergeau and Vergnes 2011).

Il n'existe que peu de données publiées sur les prédateurs de la perruche à collier dans son aire d'introduction. Au Royaume-Uni, quatre prédateurs d'œufs au nid par l'écureuil gris *Sciurus carolinensis* ont été observés (Butler et al. 2013), quelques prédateurs réussies parmi de nombreux échecs par le Faucon pèlerin *Falco peregrinus*, l'Épervier d'Europe *Accipiter nisus* et le Faucon hobereau *Falco subbuteo* ont été observées à Londres (Pithon and Dytham 2002, Hancock and Martin 2015), ainsi que des pelotes de réjection de Chouette hulotte *Strix aluco* contenant des plumes de perruches à Londres (Hancock and Martin 2015) et Marseille (pers. obs.). En France, parmi les espèces susceptibles de prédater les œufs, les jeunes ou les adultes figurent l'Autour des palombes *Accipiter gentilis*, des corvidés tels que la Pie bavarde *Pica pica* ou le Choucas des tours, la Belette *Mustela nivalis* et l'Hermine *Mustela erminea*, le Rat noir *Rattus rattus* et le Surmulot *Rattus norvegicus*, ainsi que les chats féraux. L'étude comparative de Shwartz et al. (2009) montre que la prédation n'a pas d'effet négatif significatif sur les populations introduites du Royaume-Uni et d'Israël, malgré le fait que la pression de prédation soit le principal facteur limitant dans l'aire native.

L'espèce n'est inscrite dans aucune annexe de la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore menacées d'extinction (*Convention on International Trade of Endangered Species*, CITES), la population du Ghana ayant été retirée de l'Annexe III en 2007, et est classée *Least Concern* par l'Union internationale pour la conservation de la nature (*International Union for Conservation of Nature*, IUCN).

### 1.3 Aire de répartition et historique d'introduction

Sur la base de leurs différences géographiques et morphologiques, quatre sous-espèces sont aujourd'hui reconnus (Figure 8) :

Deux sous-espèces africaines

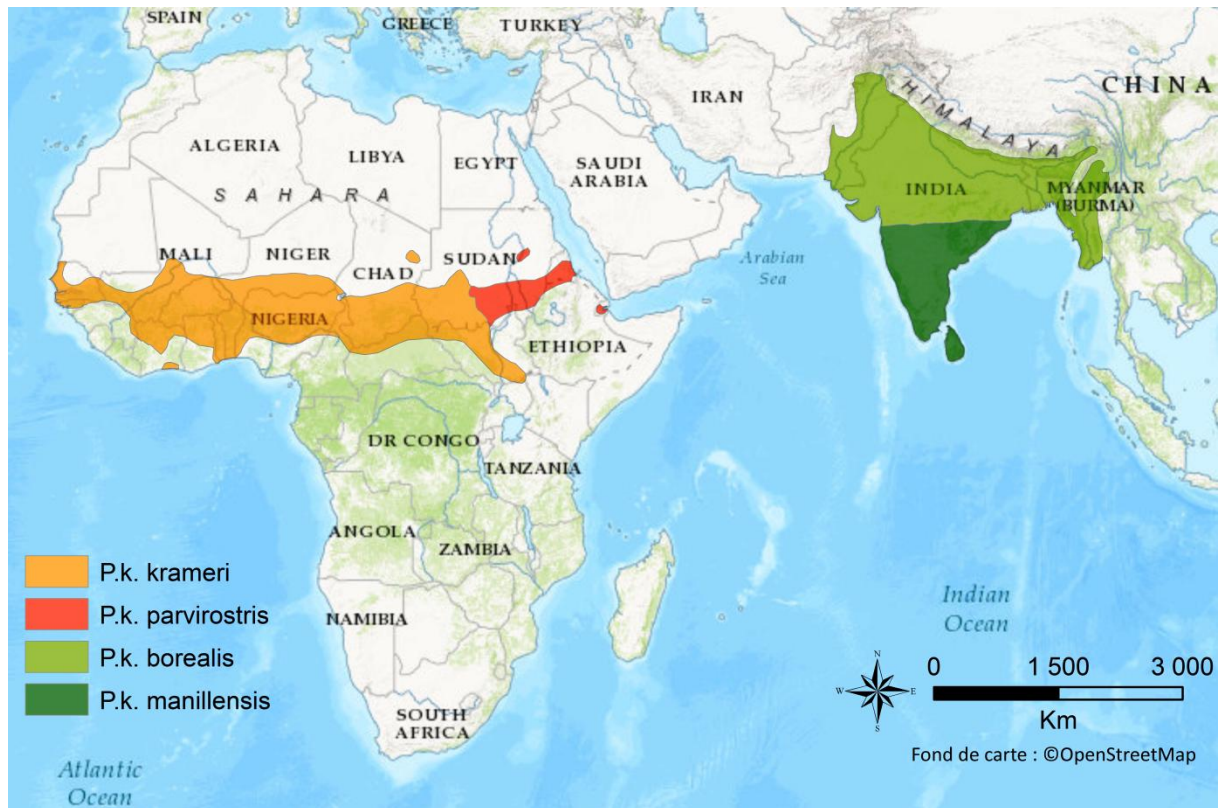
- *P.k.krameri* (Scopoli, 1769) : de l'Afrique de l'Ouest (Sénégal, Guinée, sud de la Mauritanie) à l'Ouganda et le sud du Soudan
- *P.k.parvirostris* (Souance, 1856) : Sud du Soudan, Erythrée, nord de l'Éthiopie et Djibouti





## Deux sous-espèces asiatiques

- *P.k.borealis* (Neumann, 1915) : Pakistan, nord de l'Inde, Bangladesh, Népal et Myanmar (au-dessus du 20<sup>ème</sup> parallèle nord)
- *P.k.manillensis* (Bechstein, 1800) : Sud de l'Inde et Sri Lanka (sous le 20<sup>ème</sup> parallèle nord)



**Figure 8 :** Aire géographique naturelle des quatre sous-espèces de perruches à collier *Psittacula krameri* (Cette carte a été réalisée d'après les données de Baptista et al. 1997, Le Gros 2014, BirdLife International 2017a).

L'intérêt de l'être humain pour l'esthétique et la compagnie de la Perruche à collier remonte à l'époque de l'Antiquité. Confinée alors à la partie sud du Sahara, et du Ceylan à la partie est de l'Inde, l'espèce s'est ensuite étendue naturellement, occupant des milieux plus anthropisés et devenant problématique pour les zones agricoles. Durant les conquêtes d'Alexandre Le Grand (356-323 av. J.C.) et de ses successeurs, la Perruche à collier fut importée d'Inde vers l'ouest, considérée comme un bien de luxe dans les grands marchés d'Alexandrie. De nombreux documents attestent de son succès comme oiseau de compagnie dans l'empire Romain et Byzantin, sa présence étant illustrée sur des fresques murales ou racontée par des poètes et des écrivains. Depuis cette époque, plusieurs auteurs observent et relatent des populations férales, comme la population de la région de Gizeh établie depuis 1912 et décrit par Meinertzhagen en 1930 (Meinertzhagen 1930). Dès 1986, Kinzelbach suggère que l'espèce pourrait, dans le futur, étendre son aire géographique assistée par le transport d'espèces exotiques et tirant profit des arbres des parcs urbains pour la nidification



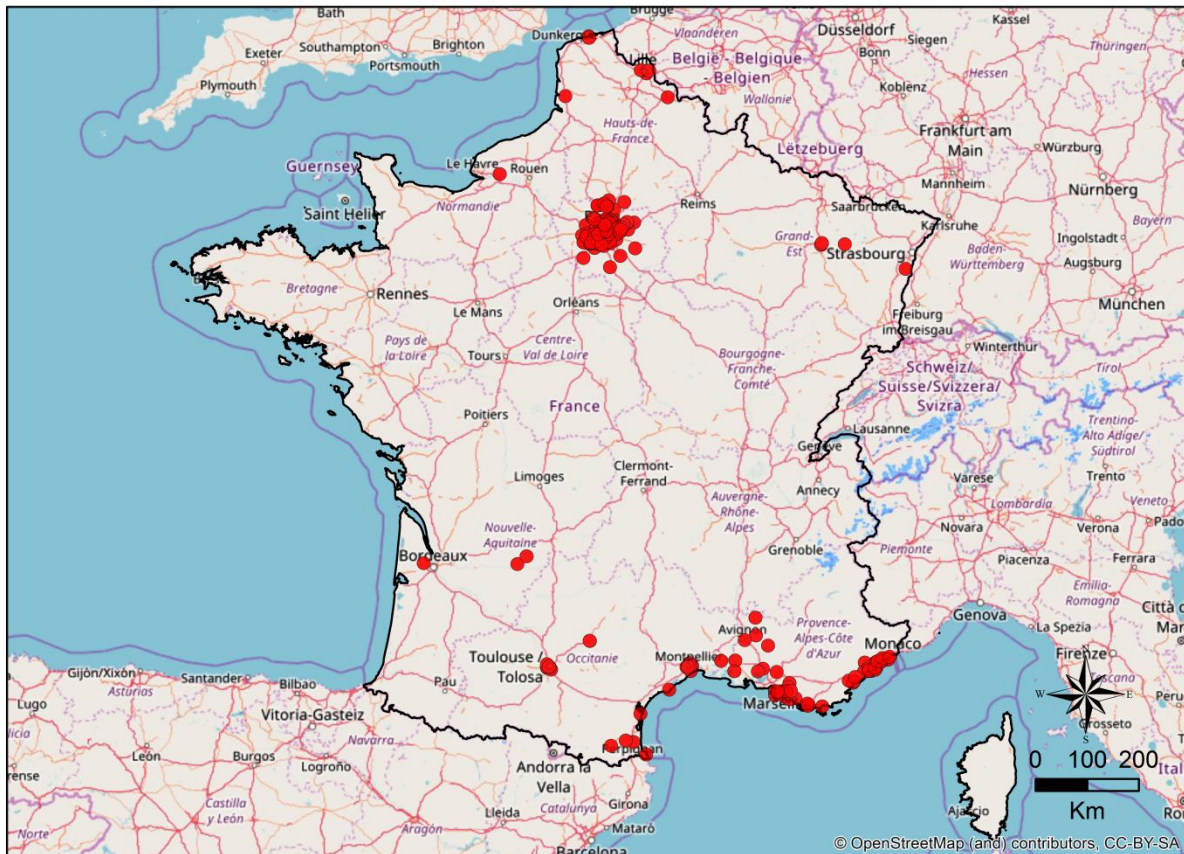
et l'alimentation, et préconise le contrôle des populations devenant trop importantes (Kinzelbach 1986).

En Europe, les premières observations datent de 1855 au Royaume-Uni, où plusieurs couples nicheurs sont alors installés à Northrepps (comté de Norfolk) et plus tard dans les années 1930, où des groupes en vol sont observés dans la forêt d'Epping et à Lilford (Lever 2005). Ces deux noyaux de reproduction n'ont pas persisté par la suite. Cependant, des individus n'ont cessé d'être observés et les populations de grandir en Europe. De nombreux événements majeurs d'introduction sont datés des années 1970 et des années 1990. Les causes ne sont pas connues mais plusieurs événements peuvent y être liés. Entre 1930 et 1966, le Royaume-Uni instaure un ban de l'import d'espèces exotiques dont fait partie la Perruche à collier. Entre 1970 – quand l'importation redevint légale – et 2007 – lorsque l'Union Européenne instaure un ban permanent de l'importation d'oiseaux sauvages (Commission de Régulation No. 318/2007), la CITES relate 25 860 individus importés au Royaume-Uni. Le nombre d'individus importés semble avoir un impact direct sur le nombre d'individus féraux (Fletcher and Askew 2007). Dans les années 1970, aux Etats-Unis, une crise sanitaire nationale intervient suite à la contamination de volailles d'élevage par des virus responsables de l'influenza aviaire (peste aviaire, maladie de Newcastle) dont l'origine est attribuée à des Psittacidés importés (Utterback and Schwartz 1973), suivie d'une crise similaire au Japon entraînant un taux de mortalité très élevé dans les élevages de volailles. Dans les années 1990, des épizooties touchant de nombreux pays comme l'Italie ou l'Angleterre entraînent une surmédiation des dangers liés au contact avec les oiseaux. Le développement de ces maladies et leur médiatisation pourraient expliquer la réticence de certains propriétaires à maintenir en captivité leurs perruches et induire un certain nombre d'événements ponctuels d'introduction dans plusieurs pays. A la crainte des maladies transmissibles s'ajoute la nature très bruyante de la perruche à collier (Arora et al. 2012) et sa longévité, qui pourraient également expliquer les nombreux cas d'introduction suite à des relâchés volontaires (Engbretson 2006). Certains relâchés exceptionnels en nombre d'individus semblent être à l'origine des grandes populations férales européennes. C'est le cas par exemple de Bruxelles, avec le relâcher en 1974 d'une quarantaine d'individus par un gérant de parc animalier prenant sa retraite (Strubbe and Matthysen 2007). En région parisienne, les deux principaux événements d'introduction auraient eu lieu lors d'accidents de déchargement de cages destinées aux animaleries sur le site de l'aéroport de Roissy en 1974 puis sur le site de l'aéroport d'Orly dans les années 1990 (Clergeau et al. 2009).

En France, trois principales populations reproductrices ont été identifiées à Marseille (**Chapitre 2**), à Lille et dans la métropole du Grand Paris. Le nombre total d'individus présents en France a été estimé entre 7000 et 7500 en 2016 (*Article 1*). Les derniers comptages ayant estimé la population du Grand Paris à 5000 individus (pers. obs., Clergeau et al. 2015), à 950 individus sur la commune de Lille (pers. com. D. Strubbe) et à 1900 individus sur la commune de Marseille (**Chapitre 2**), le nombre total d'individus sur la France est désormais



plus élevé. Six noyaux de reproduction plus restreints ont également été observés (Fréjus, Montpellier, Nancy, Strasbourg, Cannes, Toulouse) ainsi que quelques individus dans le reste de la France (Figure 9). En l'absence de comptages dans de nombreuses villes, l'effectif français pourrait être proche des 10 000 individus en 2017.



**Figure 9 :** Distribution de la Perruche à collier *Psittacula krameri* en France métropolitaine (Cette carte a été réalisée d'après les données de eBird 2017 ainsi que les données récoltées par le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et par l'auteure dans le cadre de cette thèse).

Ainsi, en 2017, avec des populations reproductrices dans 10 pays Européens (voir *Article 1*) et dans 26 pays hors Europe (Figure 10, Table 1.1.), la perruche à collier possède l'aire de distribution la plus étendue parmi les Psittacidés<sup>3</sup>.

<sup>3</sup> Une carte interactive a été réalisée dans le cadre du COST ParrotNet et est disponible à l'adresse suivante : <https://www.kent.ac.uk/parrotnet/map.html>



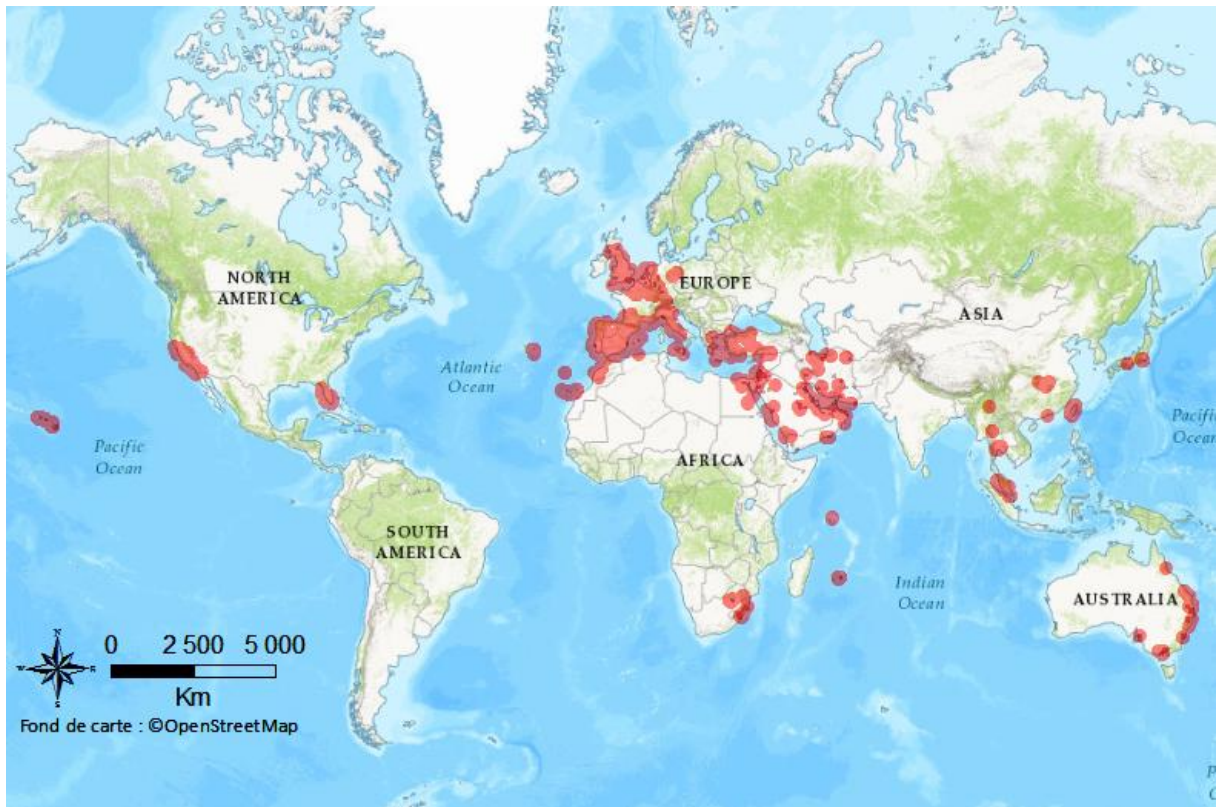


Figure 10 : Aire géographique d'introduction de la Perruche à collier *Psittacula krameri* (Cette carte a été réalisée d'après les données de BirdLife International 2017a, eBird 2017).



Figure 11 : Représentation de la Perruche à collier *Psittacula krameri* dans l'art (a) La Vierge au chanoine Van der Paele (Jan van Eyck, 1434-1436), (b) Timbre du Royaume du Bahreïn (1991), (c) Peinture murale de rue (Londres).



## Article 1: Rose-ringed parakeet *Psittacula krameri* populations and numbers in Europe: a complete overview

---

Liviu G. Pârâu, Diederik Strubbe, Emiliano Mori, Mattia Menchetti, Leonardo Ancillotto, André van Kleunen, Rachel L. White, Álvaro Luna, Dailos Hernández-Brito, **Marine Le Louarn**, Philippe Clergeau, Tamer Albayrak, Detlev Franz, Michael P. Braun, Julia Schroeder & Michael Wink

Article publié dans *The Open Ornithology Journal* en 2016

L'article suivant a été écrit dans le cadre d'une collaboration entre chercheurs internationaux issus du réseau COST ParrotNet<sup>4</sup>. Les données ont été collectées et analysées par Liviu G. Pârâu (Université d'Heidelberg, Allemagne). L'ensemble des auteurs ont contribué à la discussion et à l'élaboration du manuscrit final. Cet article est inclut dans cette thèse car il fait partie d'un travail mené durant trois ans au sein du réseau ParrotNet et constitue une synthèse de la situation des populations européennes de perruches à collier.

---

<sup>4</sup> Le réseau COST Action ES1304 « *European network on invasive parakeets: Understanding invasion dynamics and risks to agriculture and society* » regroupe des scientifiques internationaux dont l'objectif est la mise en commun des connaissances sur les Psittacidés introduits et la valorisation des travaux menés dans le cadre de ce réseau. Pour plus d'informations : <https://www.kent.ac.uk/parrotnet/>





# The Open Ornithology Journal

Content list available at: [www.benthamopen.com/TOOENIJ/](http://www.benthamopen.com/TOOENIJ/)

DOI: 10.2174/1874453201609010001



## Rose-ringed Parakeet *Psittacula krameri* Populations and Numbers in Europe: A Complete Overview

Liviu G. Pârâu<sup>1,2,\*</sup>, Diederik Strubbe<sup>3,4</sup>, Emiliano Mori<sup>5</sup>, Mattia Menchetti<sup>6</sup>, Leonardo Ancillotto<sup>7</sup>, André van Kleunen<sup>8</sup>, Rachel L. White<sup>9</sup>, Álvaro Luna<sup>10</sup>, Dailos Hernández-Brito<sup>10</sup>, Marine Le Louarn<sup>11,12</sup>, Philippe Clergeau<sup>11</sup>, Tamer Albayrak<sup>13</sup>, Detlev Franz<sup>14</sup>, Michael P. Braun<sup>1</sup>, Julia Schroeder<sup>2,15</sup> and Michael Wink<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Pharmacy and Molecular Biotechnology, Department Biology, Heidelberg University, Im Neuenheimer Feld 364, 69120 Heidelberg, Germany

<sup>2</sup>Evolutionary Biology, Max Planck Institute for Ornithology, 82319 Seewiesen, Germany

<sup>3</sup>Evolutionary Ecology Group, Department of Biology, University of Antwerp, 2020 Antwerp, Belgium

<sup>4</sup>Terrestrial Ecology Unit, Ghent University, Ledeganckstraat 35, 9000 Gent, Belgium

<sup>5</sup>Di.S.A.F.A., Entomology and Zoology, University of Turin, Largo Paolo Braccini, 2, 10095 Grugliasco, Turin, Italy

<sup>6</sup>Department of Biology, University of Florence, Via Madonna del Piano 6, 50019 Sesto Fiorentino, Florence, Italy

<sup>7</sup>Wildlife Research Unit, Dipartimento di Agraria, Laboratorio di Ecologia Applicata, University of Naples "Federico II", Portici, Naples, Italy

<sup>8</sup>Sovon Dutch Center for Field Ornithology, Toernooiveld 1, 6525 ED Nijmegen, Netherlands

<sup>9</sup>School of Pharmacy and Biomolecular Sciences, University of Brighton, BN2 4GJ, Brighton, United Kingdom

<sup>10</sup>Department of Conservation Biology, Estación Biológica de Doñana, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Seville, Spain

<sup>11</sup>Muséum National d'Histoire Naturelle, Département EGB, UMR CESCO, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

<sup>12</sup>Laboratoire Population Environnement Développement - UMR 151, Aix Marseille Université - IRD, 13331 Marseille, France

<sup>13</sup>Ornithology Lab, Department of Biology, Mehmet Akif Ersoy University, Istiklal Yerleskesi, 15030 Burdur, Turkey

<sup>14</sup>Bruchstraße 15, 55263 Wackernheim, Germany

<sup>15</sup>Department of Life Sciences, Imperial College London, Silwood Park Campus, Buckhurst Road, SL5 7PY Ascot, Berks, United Kingdom

Received: December 20, 2015

Revised: January 31, 2016

Accepted: February 23, 2016

### Abstract:

#### Background:

Alien species are one of the major causes contributing to biodiversity loss. In Europe, over 340 alien bird species have been recorded in the wild, of which 74 are established. Among 12 established alien parrot species in Europe, the Rose-ringed Parakeet (RRP) *Psittacula krameri* is the most abundant and widespread.

#### Objective:

Although one of the best documented alien vertebrates in Europe, historical and current datasets on RRP invasion success and

\* Address correspondence to these authors at the Institute of Pharmacy and Molecular Biotechnology, Department Biology, Heidelberg University, Im Neuenheimer Feld 364, 69120 Heidelberg, Germany; Tel: 0049-6221-54-4881; Fax: 0049-6221-54-4884; E-mails: [parau@uni-heidelberg.de](mailto:parau@uni-heidelberg.de); [wink@uni-heidelberg.de](mailto:wink@uni-heidelberg.de)



demography have not been systematically collated and analysed. This paper therefore aims to bring together, verify and make available this information.

**Method:**

Existing distribution and demographic data for the RRP in Europe were collated from the following sources: (a) literature search; (b) bird sighting databases; (c) regional bird experts; (d) RRP roost counts. With this data, we evaluated population size and growth per population, country and the whole of Europe in the period 1965-2015.

**Results:**

The RRP is well established in Europe with at least 90 breeding populations in 10 countries, and a total population size of at least 85,000 birds as of 2015. For Western Europe, long-term demographic data indicate the species has grown considerably in number, although some populations have failed to persist. Data is scarce for countries in Central, Eastern and Northern Europe.

**Conclusion:**

Our synthesis reveals a positive demographic trend across Europe, although locally, some populations appear to have reached carrying capacity. Further research is needed to understand the mechanisms underlying RRP population growth in Europe, and methods amenable to citizen-scientists are urgently required to monitor population and range dynamics.

**Keywords:** Demography, Europe, Invasive alien species, Parrots, Population, Psittaciformes.

---

**INTRODUCTION**

Many species are transported and released to areas beyond their natural distribution ranges by direct or indirect human activities [1]. Some of these species have become invasive in their new environments and therefore pose threats to biodiversity, economy and human wellbeing [2]. Europe has witnessed the arrival of many alien species, some of which have subsequently established and formed invasive populations [3 - 5]. The most complete inventory to date - the European Alien Species Information Network [6] - offers information for 12,240 terrestrial alien species, including species native to one region of Europe but alien to another. Vascular plants account for the majority of the records, followed by invertebrates [6]. The same source indicates that 342 alien bird species have been recorded in the wild in Europe, 74 of which are considered established. To date, 53 species of alien parrots have been found in the wild in Europe, of which 12 species have established self-sustaining populations within Europe [6]. The Rose-ringed Parakeet *Psittacula krameri* (Scopoli, 1769) (hereafter RRP) is the most abundant parrot found in Europe and around the Mediterranean, with large populations in several countries [7, 8]. Furthermore, it is listed as one of the worst 100 alien species in Europe [5]. Evidence ranges from both direct [9 - 11] and indirect [12] negative impacts on local cavity nesters, aggression towards animals in the vicinity of the nest [13, 14], competition for food sources [15] and transmission of macroparasites [16]. Nonetheless, evidence also exists for native species benefiting from the introduction of the RRP *e.g.* more available nest cavities [17] and reduced predator pressure through parakeets' mobbing behaviour towards perceived predators [18]. Other studies failed to find evidence of RRP impacts [19]. Although avian invaders may locally have severe impacts on biodiversity, economy and human (social) wellbeing, how their impacts compare to those of other invasive taxa is subject to debate [20 - 22]. Similar disagreement exists concerning RRP impacts, and this is most probably at least partly fueled by our still limited knowledge on their demography across Europe.

The RRP, native to Asia and Sub-Saharan Africa [23], has been a popular cage bird for many centuries and thousands of individuals have been imported to Europe [24] until July 2007, when the European Union banned further imports in its member countries [25]. Both accidental escapes and deliberate releases have led to the formation of growing and established populations, beginning with the late 1960's. By 2009, more than 65 wild populations were reported present across Europe [8]. Historical datasets on demographic trends of RRP populations going back as far as 1968 are available from several countries with large populations - the UK, the Netherlands, Belgium and Germany - but these data have not yet been formally integrated. Here, we evaluated the existing literature relating to RRP status in Europe (*i.e.* published papers, regional bird-atlases, and grey literature), gathered all known data on RRP's counted at their communal roosting sites, and contacted European researchers, academics, citizen-science coordinators, birding organizations and regional birdwatchers, in order to collate and update available information on RRP populations in 37 countries in Europe. Introduced birds provide a unique perspective on several evolutionary and ecological aspects as their invasion histories have often been well documented [20]. Given the pervasive influence of historical events (such as propagule pressure) on invasion success [26, 27], such information is critical for advancing the field of invasion



biology. Although the RRP is probably one of the best documented alien vertebrates in Europe, the wealth of historical and current datasets on its invasion success and population demography have not yet been systematically collated and analyzed. The aim of this paper is therefore to bring together, verify and make available this valuable information, as the RRP invasion of Europe present a unique opportunity to study alien species invasion success.

## MATERIALS AND METHODOLOGY

### Literature Search

We searched for relevant literature on the distribution and demography of RRP in Europe using the following sources: (1) Web of Science, (2) Google Scholar, (3) Parrot Research Group - Google Drive library, (4) ParrotNet - Google Drive library and (5) Google. The Parrot Research Group (a Working Group of the International Ornithologists' Union: <http://psittaciformes.internationalornithology.org/>) and ParrotNet (a European Cooperation in Science and Technology (COST) Action: <http://www.kent.ac.uk/parrotnet/>) libraries currently represent the most complete literature databases on Psittaciformes, at worldwide and European level, respectively. These databases are maintained by experts in the field. We used the following keywords: "Rose ringed Parakeet" AND "Europe", "Ring necked Parakeet" AND "Europe", "*Psittacula krameri*" AND "Europe". To target a specific population from a given country we used the same keywords, but replaced the word "Europe" with the country's name in English e.g. "Rose ringed Parakeet" AND "Germany". To obtain information on a regional population, we replaced "Europe" with the specific name of the location e.g. "*Psittacula krameri*" AND "Paris". Furthermore, we searched using the above-mentioned keywords translated into the corresponding local language e.g. "Halsbandsittich" AND "Deutschland", "Perruche à collier" AND "Paris". Additionally, we reviewed 12 bird atlases (published between 1976 and 2014) from Austria, Germany, the Netherlands, Portugal, Spain and the United Kingdom. In total, we extracted data from 34 literature items (supplementary material 1: Table S1). We searched the literature between August 2014 and September 2015.

To offer a complete assessment of demography and distribution of RRP in Europe, we included countries in the European continent and its islands, including Belarus, Ukraine and Turkey but excluded the European part of Russia. We therefore collated data for a total of 37 countries (see Table 1, supplementary material 2: Table S2). For all information sources *i.e.* literature, databases and local bird experts, we considered a RRP population as a group of a minimum of 10 birds, as this threshold represent a high chance that both males and females are present. Strubbe & Matthysen (2011) [28] found that RRP breeding in Brussels covered distances up to  $\pm 9$ km between roosting and nesting sites, and we therefore considered 10 kilometers the minimum distance required for two distinct groups of birds to be separate populations (although most populations were considerable further away from each other). The 'distance' criterion was used only when historical (literature) records did not clearly indicate separate introduction events. A population was considered established if it was present for a minimum of 10 years, with evidence of breeding persisting until present. We further defined a failed population as one for which no presence data is available for the last 5 years, or when no other information is available since the last source mentioned the respective population as failed. Finally, a population was described as unclear when evidence of breeding is lacking for the last 5 years.

### Databases

We identified RRP observations available on the ornitho bird sightings platform for the following countries: Austria (<http://www.ornitho.at>), France (<http://www.ornitho.fr>), Germany (<http://www.ornitho.de>), Italy (<http://www.ornitho.it>), Spain (Catalonia) (<http://www.ornitho.cat>) and Switzerland (<http://www.ornitho.cat>). Despite searching the databases as a registered user, for Austria, France, Germany and Italy, our inquiry was restricted only to observations from the past 15 days. This temporal restriction is linked to the contribution of the user *i.e.* number of submitted bird observations. For Spain and Switzerland we had access to the full dataset: from 1976 and 1903, respectively.

Furthermore, we collated data from the map of RRP observations from the European Monitoring Center of ParrotNet (ECOST ACTION ES1304), available at <http://www.kent.ac.uk/parrotnet/map.html>. This map contains observations from both eBird (<http://ebird.org/content/ebird/>) and GBIF - Global Biodiversity Information Facility ([www.gbif.org/](http://www.gbif.org/)) dating from 1967 until 2014.

We searched the ornitho platform and the Parrot Net map three times: on April 10, May 26 and June 10, 2015. These databases also acted as a tool to double-check the information retrieved from the literature search.





### Local Bird Experts

We contacted by email 91 regional bird experts from 37 European countries. For each country - if possible, at least two persons were contacted to obtain independent information on the status of RRP. We obtained these contacts from the list of delegates of the European Bird Census Council (EBCC), available at <http://www.ebcc.info/who.html> (accessed 4 October 2014). Additional contacts were obtained from BirdLife International's Address Booklet 2013 (Europe and Central Asia), available at <http://www.birdlife.ch/de/content/downloads-0> (accessed 12 October 2014), and the remaining were personal contacts ( $n=56$ ). The email sent contained four questions asking: (1) if the RRP is present in their respective country? If yes, (2) how big is the population and (3) when was it established (to the best of their knowledge)? Finally, (4) we asked the local bird experts if any particular extra information is available relating to population growth, distribution and spread. Emails were sent out between September 2014 and July 2015.

### Rose-ringed Parakeet Roost Counts

Many parakeet species, including RRP, spend the night at communal roost sites (typically a group of trees), and counting the number of parakeets arriving at such sites is a reliable way to estimate local population size (when counts are conducted outside of the breeding season) [29]. By searching the literature and contacting the regional experts (see above), we were able to find roost count data for the following European cities: Lille-Roubaix, Marseille, Nancy, Roissy, Wissous (France), Wiesbaden-Mainz and Rhine-Neckar areas (Germany), Follonica, Florence and Rome (Italy).

These roost counts were conducted either by citizen-scientists, as part of individual research programs (*e.g.* Master or PhD thesis) or through (government-mandated) longer-term monitoring programs. Counts conducted during the breeding season were excluded for estimating population sizes in this study. Exact roost count protocols varied among study sites depending on local circumstances such as ease of observation of the roost site, number of citizen-scientists available and parakeet population size (smaller populations are less difficult to count) but, in general, population sizes are obtained by simply summing (estimates of) the numbers of parakeets arriving at the roost site. Small populations allow parakeets to be counted individually while for larger populations, size estimates for arriving flocks are applied. While such (rather small) differences in protocols and observer experience may influence the accuracy of individual counts, most if not all of the above-mentioned parakeet populations have been counted, often for years, by skilled birders and ornithologists, and we therefore argue these roost counts accurately reflect population trends and overall population sizes (but see below for a discussion on the applicability of roost counts for large and widespread RRP populations).

### Data Processing

Based on the list published in Strubbe & Matthysen (2009) [8], we generated a complete list of RRP populations in Europe, using data from the above-mentioned sources. We evaluated population size and growth per specific population, country and the whole of Europe from 1965 until 2015. As not every population was counted on a yearly basis, we used the most recent population estimate available for individual populations (*e.g.* if count data were available for 2011 and 2013 but not 2012, the latter year was assigned the 2011 population size).

## RESULTS

### Overview of Data Sources

The literature search resulted in an initial suite of documents from which relevant literature (*i.e.* containing demographic aspects and RRP distribution in Europe) were selected ( $n=22$ ) (supplementary material 1: Table S1). Most of the items were journal papers ( $n=13$ ), but also PhD and MSc thesis ( $n=4$ ), breeding bird reports ( $n=3$ ), one paper in conference proceedings and one poster. Just one publication evaluated RRP populations across the whole of Europe [8].

Data obtained from the ornitho platform revealed 3 populations additional to those highlighted in the literature search, all in Spain (Castelló d'Empuries, Manresa, Reus). For all databases we only mention the cases that were not already found in the literature search.

We received 77 responses from local bird experts (85% response rate), for a total of 37 European countries (supplementary material 2: Table S2). Although this expert consultation did not lead to the discovery of hitherto unknown parakeet populations, in all cases, experts confirmed the status (*i.e.* established or failed) of RRP populations detected through the other search methods applied.

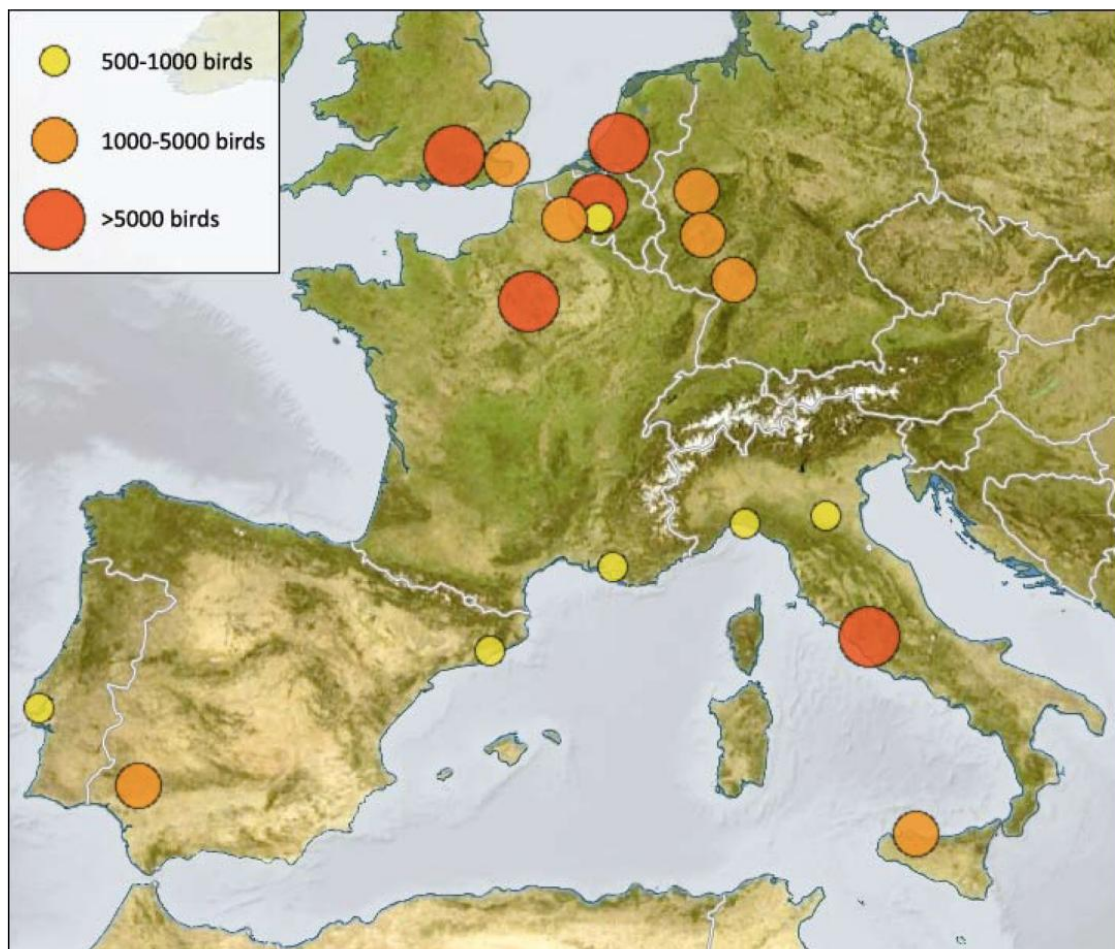


Roost count results are made available in supplementary material 2: Table S2.

### Rose-ringed Parakeets in Europe: Populations and Numbers

We collected information for a total number of 154 RRP populations in 37 countries (Table 1), of which 127 populations from 10 countries were mentioned in the first list of European populations published [8]. Furthermore, we report the status of RRP in 27 of the 37 countries, for which no data were previously published (supplementary material 2: Table S2).

Our combined data show that the RRP has reached a lower estimate of 85,120 total individuals in Europe (Table 2, supplementary material 3: Table S3). The United Kingdom, Germany, Belgium and the Netherlands have the largest populations, with at least 31,000, 10,960, 10,800 and 10,100 individuals, respectively. Italy and France also have important populations of 9,170 and 7,250 parakeets, respectively. Smaller, but growing populations are found in Spain, Turkey, Greece, and Portugal, with 3,000, 1,040, 1,000 and 800 birds, respectively. Currently, these 10 countries hold the vast majority of the European RRP population (Fig. 1), which has grown considerably in the last 40 years (Figs. 2, 3). It should be noted that all these estimates are lower estimates.



**Fig. (1).** Centers of RRP abundance (>500 individuals) in Europe: Germany (Rhine-Neckar, Wiesbaden-Mainz, Bonn-Düsseldorf), Italy (Palermo, Rome, Bologna, Genoa), the Netherlands (Randstad), Belgium (Brussels, La Louvière), France (Marseille, Paris, Lille), Spain (Seville, Barcelona), Portugal (Lisbon) and the United Kingdom (Greater London, Canterbury). İstanbul (760 birds) not shown. [original map from Wikimedia Commons].



Table 1. Complete list of Rose-ringed Parakeet populations in Europe.

	Country	Established	Failed	Unclear	Total
1	Austria	0	2	0	2
2	Belarus	0	0	0	0
3	Belgium	5	4	5	14
4	Bosnia-Herzegovina	0	0	0	0
5	Bulgaria	0	0	0	0
6	Croatia	0	0	0	0
7	Cyprus	0	0	0	0
8	Czech Republic	0	0	0	0
9	Denmark	0	0	0	0
10	Estonia	0	0	0	0
11	Finland	0	0	0	0
12	France	9	0	3	12
13	Germany	9	8	1	18
14	Greece	5	0	3	8
15	Hungary	0	0	0	0
16	Italy	30	8	0	38
17	Ireland	0	0	0	0
18	Latvia	0	0	0	0
19	Lithuania	0	0	0	0
20	Luxembourg	0	0	0	0
21	Macedonia	0	0	0	0
22	Malta	0	0	0	0
23	Moldova	0	0	0	0
24	Montenegro	0	0	0	0
25	Netherlands	5	0	0	5
26	Norway	0	0	0	0
27	Poland	0	0	0	0
28	Portugal	3	0	0	3
29	Romania	0	0	0	0
30	Serbia	0	0	0	0
31	Slovakia	0	0	0	0
32	Slovenia	0	0	0	0
33	Spain	14	0	10	24
34	Sweden	0	0	0	0
35	Turkey	4	0	5	9
36	United Kingdom	6	13	2	21
37	Ukraine	0	0	0	0
	<b>Total</b>	<b>90</b>	<b>35</b>	<b>29</b>	<b>154</b>

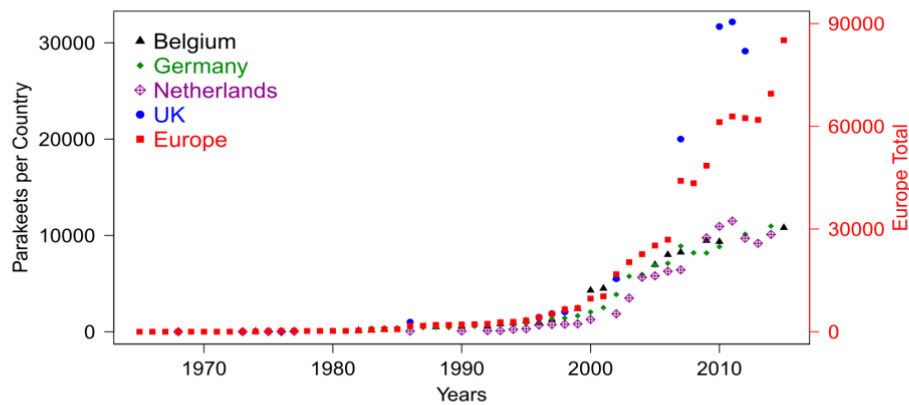
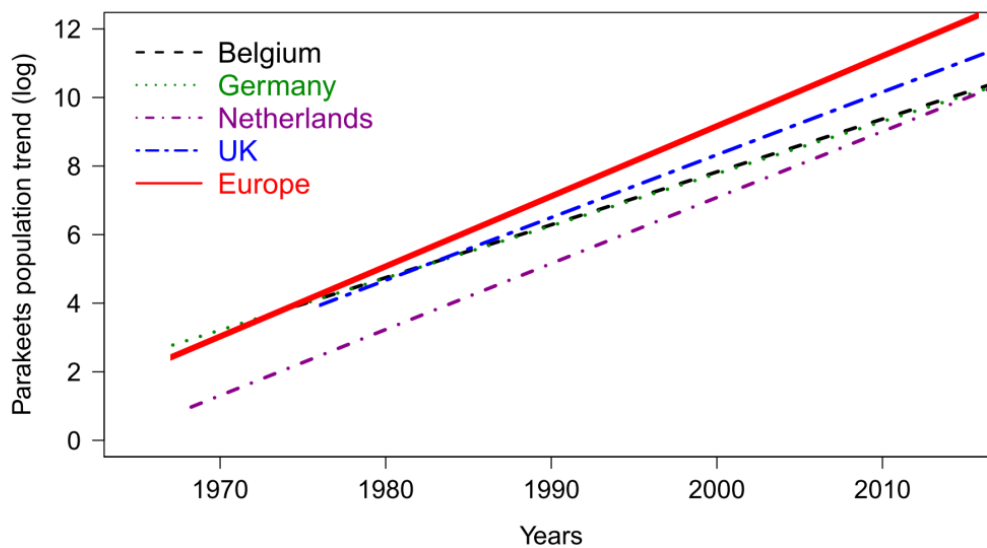


Fig. (2). Rose-ringed parakeet population size (1965-2015) from Belgium, Germany, the Netherlands and the United Kingdom (countries with >10,000 birds) versus total European population (10 countries, including the four listed here). Left Y-axis indicates number of birds per country, while right Y-axis represents the total European values (red squares).



**Table 2. Estimated numbers of Rose-ringed Parakeets per country and for Europe.**

	Country	Minimum	Maximum	Total individuals
1	Belgium	-	-	10,800
2	France	7,000	7,500	7,250
3	Germany	-	-	10,960
4	Greece	800	1,200	1,000
5	Italy	7,740	10,600	9,170
6	Netherlands	-	-	10,100
7	Portugal	700	900	800
8	Spain	3,000	-	3,000
9	Turkey	1,040	-	1,040
10	United Kingdom	31,000	-	31,000
	<b>TOTAL Europe</b>	-	-	<b>85,120</b>



**Fig. (3).** Rose-ringed parakeet population size (1965-2015, log transformed data) from Belgium, Germany, the Netherlands and the United Kingdom (countries with >10,000 birds) versus total European population (10 countries, including the four listed here). Only trendlines shown.

## DISCUSSION

### Current Status of Rose-ringed Parakeets in Europe

The total European RRP population has reached a minimum of 85,120 individuals in 2015. More than 40 years after establishing their first wild populations in Europe, in 2015 RRP have a total of 154 populations in 10 European countries, of which 90 are established, 35 are failed and a further 29 have an unclear status. Parakeets are most abundant in large metropolitan areas such as Greater London [30 - 32], the Randstad in Western Netherlands [33, 34], Brussels [10, 35], Paris [36], the Rhine-Neckar region [7, 37] and Rome [38].

The European RRP population has increased considerably over the last 40 years. This situation is exemplified by the British population, which is now by far the largest population present in Europe, totaling an estimated 8,600 breeding pairs and c. 31,000 individuals [31, 39]. The UK population has not only strongly increased in size, but has also shown a strong geographical spread, as Balmer *et al.* (2013) [30] mention that the RRP has increased its breeding range by 4400% since 1968, making it the 3<sup>rd</sup> most rapidly increasing species after Cetti's Warbler (*Cettia cetti*) and Mediterranean Gull (*Ichtyaetus melanocephalus*). The UK is also home to the largest roost ever reported - 15,000 birds



- at Hershham, Greater London [31]. In 1986 there were approximately 1,000 birds in the UK [40]. In the year 1996 a simultaneous national roost count resulted in 1,508 birds [41], 1,880 in 1997 and 2,060 parakeets in 1998 [42]. In 2002 an estimated 5,500 birds were present at the known roost sites [43] and in 2007 the entire population was evaluated at 20,000 individuals [44]. The most recent study [31] indicates a maximum number of parakeets in 2011, of 32,167 individuals, while the following year only 29,133 birds were counted. Furthermore, the same study suggests that both the Greater London and Ramsgate (Canterbury) RRP population might at least locally have reached carrying capacity, with bird numbers being stable between 2010 and 2012.

In the Netherlands, RRP population has extended their distribution by 239% since 1998 and the number of breeding pairs increased by 1582% [33]. Almost the entire RRP population is found in the Western part of the country, the so-called Randstad conurbation. This region is considered a fused breeding area, where independently established RRP populations have come into contact with each other through range expansion, as indicated by a 2014 study [33]. Small numbers of breeding territories were recently recorded in Middelburg, Eindhoven, Maastricht, Zwolle, Groningen and Bolsward. In 1999, the Dutch population was estimated at c. 1,000 birds of which 150 were breeding pairs [45, 46]. However, in 2004 simultaneous winter roost counts revealed a total number of 5,400 RRP. In 2010, 9,800 individuals were recorded at roost sites and 9,400 in 2011. Maximum national population size was recorded in 2012, with 11,700 individuals, while in 2013 roost counts revealed 10,100 birds across the country [34]. These data show a significant increase from 1999 until present, with the most recent counts suggesting a possible stabilization of the population.

The Belgian population followed a similar growth pattern: since 1995, when the total population was estimated at 1,000 individuals, the number of birds increased to approximately 9,000 in 2010 [35, 47] and 10,800 in 2015 (Alain Paquet pers. comm.). In the last 5 years, the Brussels population had dispersed to the cities of Ghent, Antwerp and Sint-Niklaas, and smaller populations (<100 birds) are increasingly reported from across the country.

Of the 7,250 RRP counted in France, approximately 5,000 are found in Île-de-France [36] and another  $\pm 1,000$  individuals in the Lille-Roubaix area. Other important breeding locations are on the Mediterranean coast. The number of birds increased considerably over the last 10 years. The Île-de-France population alone, increased from 500 individuals in 2007, to over 1,100 in 2009 and to more than 5,000 at present [36, 48, 49].

In Germany, 10,960 RRP were estimated in the areas around the Rhine and Neckar rivers [50, 51]. In 2002, the national population was estimated at 4,000 birds [17, 52], with an increase to 7,500 birds in 2009 [7]. Presently, the populations in Heidelberg, Mannheim, Ludwigshafen and Wiesbaden are still increasing (as determined using data from this study, see Figs. 2, 3).

RRPs are distributed in the Northern and Central part of Italy, along the coast and on the islands - Sardinia and Sicily. Italy has an estimated total of 9,170 parakeets, with Rome and Palermo home to 5,500 and 1,000 birds, respectively. In Spain the total estimated population is about 3,000 individuals, including populations on Spanish islands (Balearic and Canary Islands). Seville, in Andalucía, holds almost half of the national population with 1,400 birds, an increase from 1,100 in 2011 [18]. Greece has a lower estimate of 1,000 parakeets, several hundred of which are found in the urban parks of Athens. In Portugal, most of the birds are confined to Lisbon, with a small population in Porto as well. The entire Portuguese RRP population is estimated to be at least 800 individuals. In Turkey, the cities of İstanbul, Ankara, İzmir and Antalya hold a total of 1,040 parakeets within their urban parks. Breeding events have been recorded in Adana and Şanlıurfa as well [53].

Countries in Eastern Europe (Belarus, Bulgaria, Moldova, Romania, Serbia, Ukraine), Central Europe (Bosnia-Herzegovina, Croatia, Czech Republic, Hungary, Poland, Slovakia, Slovenia) and Northern Europe (Denmark, Finland, Norway, Sweden), as well as the Baltic states (Estonia, Latvia, Lithuania) have only rare escaped birds or failed breeding attempts. These results support the assertion of Chiron *et al.* (2010) [54] that the prevalence of exotic species is lower in ex-communist countries than countries within Western Europe. According to Chiron *et al.* (2010), the lower prevalence of invasive birds in these countries is due to associated trade patterns and volumes. Data obtained from the CITES Trade Database [55] reveals 231,048 RRP were imported in Europe from 1981 (earliest data available) until 2007 (European Commission ban on exotic species trade). However, of these imports, 215,000 were in the 10 countries (Western Europe, except Greece and Turkey) which currently hold the vast majority of wild RRP in Europe (see Table 2), while the other 27 states included in our study (see Table 1) have a combined total of only 15,600 RRP imported. Furthermore, our results are in concordance with the assertions made by Strubbe & Matthysen (2009) [8] and by Schwartz *et al.* (2009) [56]. Cold temperatures are known to negatively influence parakeet invasion success, and large parts of Eastern Europe are characterized by continental climates with strong and severe winters, potentially limiting the



establishment and spread of RRP in these countries.

The current study offers evidence that RRP numbers are increasing throughout Europe, with many populations growing strongly, although our data do suggest that several of the earliest established and currently largest populations appear to be increasing at a slower rate (*e.g.* the Netherlands, Belgium and Germany). In regard to countries with large (>10,000) RRP numbers, it has become logistically difficult to count the parakeets. As most data is obtained from roost counts, it is now problematic to mobilize volunteers and to organize simultaneous counts across large areas. For instance, it was relatively easy to count RRP in Belgium until 2010, because the entire national population was roosting in two places, both in Brussels. However, the national count in 2015 involved 13 roost sites spread across the country (Alain Paquet - AVES & Gerald Driessens - Natuurpunt pers. comm.). Hence, we stress that the apparent slow increase of large populations might have three causes: (i) the population has reached its carrying capacity in the area, (ii) the population is still growing and expanding but we are no longer able to measure it or (iii) a combination of the first two. For this reason, we are cautious in interpreting demographic patterns of large populations and we advocate that other monitoring techniques should be considered: *e.g.* common bird monitoring techniques such as, for example, network of points or transect counts.

### What the Future Holds

Butler (2003) [43] extrapolated observed population growth to conclude that by 2026 the Greater London population could exceed 100,000 RRP. Based on climate conditions and anthropogenic modification of habitats, Strubbe *et al.* (2015) [57] found that across the UK, there is ample suitable habitat for the parakeets to expand their distribution. The most recent (2012) UK RRP count yielded a total of 29,133 parakeets [31], which is close to the 28,057 birds predicted by Butler's (2003) [43] model, suggesting that the UK population has, at least until 2012, grown exponentially. The most recent (2013) British Bird Atlas [30] does suggest an ongoing range expansion, away from the Greater London area. In Belgium, based on habitat and land-use maps, Strubbe & Matthysen (2009) [58] predicted there is abundant suitable habitat for RRP outside of Brussels core distribution area potentially harboring up to 22,000 breeding pairs [10]. In recent years, citizen-science data (<http://www.waarnemingen.be>) suggest a considerable range expansion of RRP towards other urbanized areas across Belgium. Recent roost counts (2015) yielded 10,800 parakeets compared to a maximum of 9,460 birds in 2009. While this may seem a relatively small increase over the course of six years, the larger number of roosts spread across the country poses logistical difficulties such as detecting all roosts and motivating sufficient volunteers, potentially leading to underestimated population sizes. Peck (2013) [31] reported this to be the case in the UK as well, calling into question whether synchronous roost counts are the most suitable method for tracking the population development of large and widespread alien parakeet populations.

Whereas at the start of the invasion, individual RRP populations were easily discernible, the situation has become much more complex now. Several larger populations have expanded beyond the urban centers in which they were introduced, giving rise to new (probably partially connected) populations. In other cases, previously independent populations have come into contact with each other, through range expansion (*e.g.* the Dutch Randstad populations, or the North France - Lille and the Belgian RRP populations). It has thus become difficult to discriminate between the respective populations. For this reason, we believe a metapopulation approach may be needed for future studies. For instance, the Rhine-Neckar center of abundance (4,010 RRP in 2015) currently includes (previously independent) populations from Heidelberg, Neckarhausen, Mannheim, Ludwigshafen, Frankental and Worms. Birds from Frankental and Worms roost in Ludwigshafen (Detlev Franz pers. obs.), therefore flying twice per day 8km or 18km, respectively. Moreover, RRP roosting in Heidelberg may fly up to 24km to their breeding location [7]. Hence, we cannot exclude the exchange of individuals between populations, which is generally considered a main attribute of a metapopulation [59].

To our knowledge, the current study is the most complete demographic study regarding distribution and numbers of RRP populations in Europe, which highlights that this alien parrot has increased considerably in numbers, reaching particularly high figures in several metropolitan areas. Previous research indicated that RRP might be restrained to urban and suburban areas due to habitat suitability *i.e.* mature trees and nesting holes [10, 18, 31] and foraging opportunities *i.e.* (exotic) plant diversity [52] and bird feeders [60]. But with recent evidence [30] reporting expansion of certain RRP populations outside urban core areas and availability of suitable habitat away from major cities [57], we speculate whether these non-urban patches (often forests with mature trees) represent the next breeding territories for the increasing RRP populations.



### Further Research Directions

We have gone a long-way since the pioneering work of Josephine A. Pithon [32] and Chris J. Butler [43], who revealed important aspects of the population biology of RRP in Europe. We know more about their population biology and ecology, as well as the effects of interspecific competition with native birds [7, 10, 16, 52, 56 - 58]. Nonetheless, the picture is far from complete and further research is needed. Little is known about natural enemies of RRP in Europe, predation rates and how this might influence population growth. Furthermore, underlying drivers of population growth remain poorly understood for the RRP in Europe. Another distinct recommendation emerging from this paper is the need to determine the most efficient methods to monitor expanding parakeet populations. For large RRP populations (*e.g.* >10,000 birds) with scattered distribution, it currently becomes problematic to identify and count all roosts simultaneously. We therefore advocate if common bird monitoring techniques should be considered *e.g.* point/transect counts, sample plot surveys, atlas surveys combined with web portal data, *etc.* Thus, if the above-mentioned information gaps can be filled, we will obtain a more complete understanding of RRP demography in Europe and, ultimately, link it to general invasion mechanisms of alien species.

### CONCLUSION

The RRP, an alien bird species, is now well established in Europe with at least 90 established breeding populations in 10 countries. Since the first population appeared in the 1960's, the RRP total population in Europe has reached a minimal number of 85,120 individuals in 2015. Whereas locally, populations might have reached carrying capacity, overall population growth patterns and statistical modeling predictions of RRP potential distribution strongly suggest that further population increases are likely. Further research is needed to understand the mechanisms underlying RRP population growth in invaded Europe, and workable methods amenable to citizen-scientists are urgently required to accurately monitor population and range dynamics of this alien, but iconic bird.

### CONFLICT OF INTEREST

The authors confirm that this article content has no conflict of interest.

### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are indebted to all colleagues and bird experts who offered information on the status of Rose-ringed Parakeet in specific countries, as follows: Norbert Teufelbauer and Richard Zink (Austria), Viktor Fenchuk (Belarus), Gerald Driessens, Dido Gosse, Alain Paquet, Jean-Yves Paquet and Anne Weiserbs (Belgium), Nermina Sarajlic and Dražen Kotrošan (Bosnia-Herzegovina), Boris Nikolov and Sergey Panayotov (Bulgaria), Ivan Budinski and Tibor Mikuska (Croatia), Martin Hellicar and Nicolaos Kassinis (Cyprus), Jana Skorpilova, Petr Vorisek and Tomáš Najer (Czech Republic, Slovakia), Henning Heldbjerg and Thomas Vikstrøm (Denmark), Dmitrijs Boiko and Riho Marja (Estonia, Latvia, Lithuania), Aleksi Lehikoinen (Finland), Eric Barthelemy, Jean-François Bousquet, Ariane Le Gros, Christophe Pasquier and Frank Dhermain (France), Tobias Krause and Esther Koch (Germany), Lefteris Stavrak and Spyros Skareas (Greece), Karoly Nagy (Hungary), Alessio Rivola, Marco Cillerai, Gianpasquale Chiatante, Giuseppe Bogliani, Alessandro Perfetti, Enrico Borgo, Jacopo Cecere, Federico Marrone, Valentina Cumbo, Paolo Bonazzi, Nicola Ferrari, Maurizio Sighele, Marcello Grussu, Paolo Melis, Andrea Caboni, Luca Lapini, Riccardo Balsamo and Davide Righetti (Italy), Gilles Biver, Patric Lorgé and Mikis Bastian (Luxembourg), Evgenija Jordanovska (Macedonia), Denis Cachia and Nicholas Barbara (Malta), Vitalie Ajder (Moldova), Andrej Vizi (Montenegro), Magne Husby and Julian Bell (Norway), Piotr Tryjanowski and Michał Polakowski (Poland), Luis Reino and Miguel Monteiro (Portugal), Vlad Cioflec, Paul Țibu, Cristian Mihai, Emanuel Baltag, Lucian Bolboacă and Fülöp Attila (Romania), Marko Sciban and Dragan Simić (Serbia), Klemen Koselj (Slovenia), Juan Carlos Senar, José Luis Postigo Sánchez, Leticia Lopera Doblas, Marcel Gil Velasco, Cornel Dima, David Diez-Méndez, Gerard Dalmau Bonet, Alba Casals Mitjà and Marcos Pérez Osanz (Spain), Åke Lindström, Gustav Eriksson and Anders Wirdheim (Sweden), Emin Yoğurtcuoğlu (Turkey), Hannah Peck and Simon Tollington (United Kingdom) and Valentin Serebryakov (Ukraine).

LGP was funded by the European Cooperation in Science and Technology, specifically for COST Action 1304 ParrotNet (mission COST-STSM-ES1304-24967 and COST-STSM-ES1304-27517). The authors would like to acknowledge the support provided by COST Action ES1304 for the realization of this manuscript. The contents of this manuscript are the authors' responsibility and neither COST nor any person acting on its behalf is responsible for the use which might be made of the information contained in it.



## SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary material is available on the publishers Web site along with the published article.

## REFERENCES

- [1] Richardson DM, Ed. Fifty Years of Invasion Ecology: the legacy of Charles Elton. Oxford: Blackwell Publishing Ltd. Hoboken 2010. [http://dx.doi.org/10.1002/9781444329988]
- [2] Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R. Introduced species: A significant components of human-caused global change. *N Z J Ecol* 1997; 21: 1-16. [http://dx.doi.org/10.1890/02-0571]
- [3] Chiron F, Shirley S, Kark S. Human-related processes drive the richness of exotic birds in Europe. *Proc Biol Sci* 2009; 276: 47-53. [http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.0994] [PMID: 18782749]
- [4] Keller RP, Geist J, Jeschke JM, Kühn I. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environ Sci Eur* 2011; 23: 1-17. [http://dx.doi.org/10.1186/2190-4715-23-23]
- [5] Handbook of Alien Species in Europe. Dordrecht: Springer 2009.
- [6] Katsanevakis S, Bogucarskis K, Gatto F, Vandekerkhove J, Deriu I, Cardoso AC. Building the European Alien Species Information Network (EASIN): a novel approach for the exploration of distributed alien species data. *Bio Invasions Rec* 2012; 1: 235-45. [http://dx.doi.org/10.3391/bir.2012.1.4.01]
- [7] Braun M. Die Bestandssituation des Halsbandsittichs *Psittacula krameri* in der Rhein-Neckar-Region (Baden-Württemberg, Rheinland-Pfalz, Hessen), 1962-2008, im Kontext der gesamteuropäischen Verbreitung. *Vogelwelt* 2009; 130: 77-89.
- [8] Strubbe D, Matthysen E. Establishment success of invasive ringnecked and monk parakeets in Europe. *J Biogeogr* 2009; 36: 2264-78. [http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02177.x]
- [9] Strubbe D, Matthysen E. Invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in Belgium : habitat selection and impact on native birds. *Ecography (Cop)* 2007; 30: 578-88. [http://dx.doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.05096.x]
- [10] Strubbe D, Matthysen E, Graham CH. Assessing the potential impact of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* on native nuthatches *Sitta europaea* in Belgium. *J Appl Ecol* 2010; 47: 549-57. [http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01808.x]
- [11] Dodaro G, Battisti C. Rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) and starling (*Sturnus vulgaris*) syntopics in a Mediterranean urban park : evidence for competition in nest-site selection? *Belg J Zool* 2014; 144: 5-14.
- [12] Orchan Y, Chiron F, Shwartz A, Kark S. The complex interaction network among multiple invasive bird species in a cavity-nesting community. *Biol Invasions* 2012; 15: 429-45. [http://dx.doi.org/10.1007/s10530-012-0298-6]
- [13] Hernández-Brito D, Luna A, Carrete M, Tella JL. Alien rose-ringed parakeets (*Psittacula krameri*) attack black rats (*Rattus rattus*) sometimes resulting in death. *Hystrix* 2014; 25: 121-3.
- [14] Menchetti M, Scalera R, Mori E. First record of a possibly overlooked impact by alien parrots on a bat (*Nyctalus leisleri*). *Hystrix* 2014; 25: 61-2. [http://dx.doi.org/10.4404/hystrix-25.1-9989]
- [15] Peck HL, Pringle HE, Marshall HH, Owens IP, Lord AM. Experimental evidence of impacts of an invasive parakeet on foraging behavior of native birds. *Behav Ecol* 2014; 25: 582-90. [http://dx.doi.org/10.1093/beheco/aru025] [PMID: 24822022]
- [16] Mori E, Ancillotto L, Groombridge J, Howard T, Smith VS, Menchetti M. Macroparasites of introduced parakeets in Italy: a possible role for parasite-mediated competition. *Parasitol Res* 2015; 114: 3277-81. [http://dx.doi.org/10.1007/s00436-015-4548-2]
- [17] Franz D, Krause T, Simon L. Zur Verbreitung und Biologie des Halsbandsittichs *Psittacula krameri* am Oberrhein (Rheinland-Pfalz) Distribution and biology of Rose-ringed Parakeets *Psittacula krameri* in the Upper Rhine valley. *Rhineland-Palatinate: Fauna Flora Rheinland-Pfalz* 2002; 28: pp. 237-51.
- [18] Hernández-Brito D, Carrete M, Popa-Lisseanu AG, Ibáñez C, Tella JL. Crowding in the city: losing and winning competitors of an invasive bird. *PLoS One* 2014; 9: e100593. [http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0100593] [PMID: 24945439]
- [19] Czajka C, Braun MP, Wink M. Resource Use by Non-Native Ring-Necked Parakeets (*Psittacula krameri*) and Native Starlings (*Sturnus vulgaris*) in Central Europe. *Open Ornithol J* 2011; 4: 17-22.
- [20] Blackburn TM, Lockwood JL, Cassey P. *Avian Invasions: The Ecology and Evolution of Exotic Birds*. USA: Oxford University Press 2009.
- [21] Kumschick S, Nentwig W. Some alien birds have as severe an impact as the most effectual alien mammals in Europe. *Biol Conserv* 2010; 143: 2757-62. [http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.023]





- [22] Strubbe D, Shwartz A, Chiron F. Concerns regarding the scientific evidence informing impact risk assessment and management recommendations for invasive birds. *Biol Conserv* 2011; 144: 2112-8. [<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2011.05.001>]
- [23] Forshaw JM. *Parrots of the World*. 2<sup>nd</sup> ed. London: Princeton University Press 2010. [<http://dx.doi.org/10.1515/9781400836208>]
- [24] Jackson H, Strubbe D, Tollington S, Prys-Jones R, Matthyssen E, Groombridge JJ. Ancestral origins and invasion pathways in a globally invasive bird correlate with climate and influences from bird trade. *Mol Ecol* 2015; 24: 4269-85. [<http://dx.doi.org/10.1111/mec.13307>] [PMID: 26172573]
- [25] Commission Regulation (EC) No 318/2007 of 23 March 2007 laying down animal health conditions for imports of certain birds into the Community and the quarantine conditions thereof. *Official J Eur Union* 2007.
- [26] Simberloff D. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annu Rev Ecol Syst* 2009; 204: 81-102. [<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>]
- [27] Blackburn TM, Lockwood JL, Cassey P. The influence of numbers on invasion success. *Mol Ecol* 2015; 24: 1942-53. [<http://dx.doi.org/10.1111/mec.13075>]
- [28] Strubbe D, Matthyssen E. Short communication A radiotelemetry study of habitat use by the exotic Ring-necked Parakeet *Psittacula krameri* in Belgium. *Ibis* 2011; 153: 180-4.
- [29] Casagrande DG, Beissinger SR. Evaluation of four methods for estimating parrot population size. *Condor* 1997; 99: 445-57. [<http://dx.doi.org/10.2307/1369951>]
- [30] Balmer DE, Gillings S, Caffrey BJ, Swann RL, Downie IS, Fuller RJ. *Bird Atlas 2007-2011: The Breeding and Wintering Birds of Britain and Ireland*. Thetford: BTO Books 2013.
- [31] Peck HL. Investigating ecological impacts of the non-native population of Rose-ringed parakeets (*Psittacula krameri*) in the UK. PhD thesis 2013.
- [32] Pithon JA. The status and ecology of the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* in Great Britain. PhD Thesis.
- [33] van Kleunen A, Kampichler C, Sierdsema H. De verspreiding van Halsbandparkiet en andere in het wild voorkomende papegaaiaachtigen (Psittaciformes) in Nederland. In: *Sovon-rapport 2014/31*. Nederland, Nijmegen: Sovon Vogelonderzoek 2014.
- [34] Klaassen O. Halsbandparkieten in Nederland in de winter van 2013/14 In: *Sovon-rapport 2014/16*. Nederland, Nijmegen: Sovon Vogelonderzoek 2014.
- [35] Weiserbs A. Espèces invasives: Le cas des Psittacides en Belgique. Incidences, évaluation des risques et éventail de mesures. *Aves* 2010; 47: 21-35.
- [36] Clergeau P. L'invasion de l'espèce exotique, la Perruche à collier *Psittacula krameri*. Report for Conseil Général des Hauts-de-Seine. 2014.
- [37] Gedeon K, Grüneberg C, Mitschke A, et al. *Atlas Deutscher Brutvogelarten (Atlas of German Breeding Birds)*. Münster: Stiftung Vogelmonitoring Deutschland und Dachverband Deutscher Avifaunisten 2014.
- [38] Fraticelli F. The rose-ringed parakeet *Psittacula krameri* in a urban park : demographic trend, interspecific relationships and feeding preferences (Rome, central Italy). *Avocetta* 2014; 1-6.
- [39] Musgrove A, Aebischer N, Eaton M, et al. Population estimates of birds in Great Britain and the United Kingdom. *Br Birds* 2013; 106: 64-100.
- [40] Lack P. *The Atlas of Wintering Birds in Britain and Ireland*. T. & A.D. Poyser. Calton 1986.
- [41] Pithon JA, Dytham C. Census of the British Ring-necked Parakeet *Psittacula krameri* population by simultaneous counts of roosts. *Bird Study* 1999; 46: 37-41. [<http://dx.doi.org/10.1080/00063659909461121>]
- [42] Pithon JA, Dytham C. Distribution and population development of introduced Ring-necked Parakeets *Psittacula krameri* in Britain between 1983 and 1998: Of the three subpopulations, only the one west of London was increasing, with little spread. *Bird Study* 2002; 49: 110-7. [<http://dx.doi.org/10.1080/00063650209461254>]
- [43] Butler CJ. Population Biology of the Introduced Rose-ringed Parakeet *Psittacula krameri* in the UK. PhD thesis; 2003.
- [44] Fletcher M, Askew N. Review of the status, ecology and likely future spread of parakeets in England 2007.
- [45] Bijlsma RG, Hustings F, Camphuysen CJ. *Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2)/ Common and scarce birds of the Netherlands*. Haarlem/ Utrecht 2001.
- [46] Hustings F, Vergeer JW. Halsbandparkiet *Psittacula krameri* SOVON Vogelonderzoek Nederland Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000 Nederlandse Fauna 5. Leiden: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland 2002; pp. 268-9.
- [47] Synaeva A. Parkietentelling. *Passer* 2010; p. 4.
- [48] Clergeau P, Vergnes A, Delanoue RR. La Perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en Île-de-France: distribution et régime alimentaire. *Alauda* 2009; 77: 121-32.



- [49] Clergeau P, Leroy O, Lenancker P. Dynamique de population de la Perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en Île-de-France. *Alauda* 2015; 83: 165-74.
- [50] Wink M, Dietzen C, Gießing B. Die Vögel des Rheinlandes Atlas zur Brut und Wintervogelverbreitung 1990-2000. Beiträge zur Avifauna Nordrhein-Westfalens; 36; 2005.
- [51] Grüneberg C, Sudmann SR, Weiss J, *et al.* Die Brutvögel Nordrhein-Westfalens. In: NWO&LANUV (Hrsg). LWL-Museum für Naturkunde, Münster 2013.
- [52] Braun M. Neozoen in urbanen Habitaten: Ökologie und Nischenexpansion des Halsbandsittichs. Diploma thesis. Philipps-Universität Marburg 2004.
- [53] Akyıldırım B, Arslan M. Türkiye'ye Yerleşen Egzotik Kuş Türleri: Yeşil papağan (*Psittacula krameri*) ve İskender papağanı (*Psittacula eupatria*) 2009.
- [54] Chiron F, Shirley SM, Kark S. Behind the Iron Curtain: Socio-economic and political factors shaped exotic bird introductions into Europe. *Biol Conserv* 2010; 143: 351-6. [<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.021>]
- [55] CITES trade statistics derived from the CITES Trade Database. 2014.
- [56] Shwartz A, Strubbe D, Butler CJ, Matthysen E, Kark S. The effect of enemy-release and climate conditions on invasive birds: a regional test using the rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) as a case study. *Divers Distrib* 2009; 15: 310-8. [<http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00538.x>]
- [57] Strubbe D, Jackson H, Groombridge J, Matthysen E. Invasion success of a global avian invader is explained by within-taxon niche structure and association with humans in the native range. *Divers Distrib* 2015; 1-11. [<http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12325>]
- [58] Strubbe D, Matthysen E. Predicting the potential distribution of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in northern Belgium using an ecological niche modelling approach. *Biol Invasions* 2009; 11: 497-513. [<http://dx.doi.org/10.1007/s10530-008-9266-6>]
- [59] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature* 1998; 396: 41-9. [<http://dx.doi.org/10.1038/23876>]
- [60] Clergeau P, Vergnes A. Bird feeders may sustain feral Rose-ringed parakeets *Psittacula krameri* in temperate Europe. *Wildl Biol* 2011; 17: 248-52. [<http://dx.doi.org/10.2981/09-092>]

© Pârâu *et al.*; Licensee Bentham Open.

This is an open access article licensed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non-Commercial 4.0 International Public License (CC BY-NC 4.0) (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/legalcode>), which permits unrestricted, non-commercial use, distribution and reproduction in any medium, provided the work is properly cited.



**Tableau 1.1.** : Synthèse des pays où la Perruche à collier *Psittacula krameri* est introduite et naturalisée.

<b>Pays</b>	<b>Références bibliographiques</b>
Afrique du Sud	(Newman 2011)
Algérie	(Fellous et al. 2005, Bendjoudi et al. 2013)
Allemagne	(Pârâu et al. 2016)
Arabie Saoudite	(Felemban 1993)
Australie	(DAFWA 2007)
Bahreïn	(Gallagher and Rogers 1978, GDEWP 2006)
Belgique	(Pârâu et al. 2016)
Chine	(Leven and Corlett 2004)
Egypte	(Forshaw 2010)
Emirats Arabes Unis	(Soorae et al. 2008)
Espagne	(Pârâu et al. 2016)
Etats-Unis d'Amérique	Floride (FFWCC 2003), Californie (Mabb 1997), Hawaii (Pyle and Pyle 2017)
France	(Pârâu et al. 2016)
Grèce	(Pârâu et al. 2016)
Iran	(Firouz 2005)
Israël	(Hatzofe and Yom-Tov 2002)
Italie	(Pârâu et al. 2016)
Japon	(Eguchi and Amano 2004)
Jordanie	(Khoury et al. 2012)
Koweït	(BirdLife International 2017b)
Liban	(Ramadan-Jaradi and Ramadan-Jaradi 2012)
Malaysie	(Wells 2007)
Maroc	(Bergier and Franchimont 2015)
Oman	(Eason et al. 2009)
Pays-Bas	(Pârâu et al. 2016)
Portugal	(Pârâu et al. 2016)
Qatar	(BirdLife International 2017b)
République de Maurice	(BirdLife International 2017b)
République de Singapour	(Robson 2015)
Royaume-Uni	(Pârâu et al. 2016)
Seychelles	(Safford and Hawkins 2013)
Syrie	(BirdLife International 2017b)
Taiwan	(Brazil 2009)
Thaïlande	(Robson 2015)
Turquie	(Pârâu et al. 2016)
Yémen	(BirdLife International 2017b)



## 1.4 Impacts

*Aire native* – Les deux sous-espèces asiatiques sont considérées comme des pestes agricoles, pouvant causer des dommages économiques importants, certains auteurs considérant l'espèce comme la pire peste agricole en Inde (Shivanarynan 1980, Dhindsa and Saini 1994, Mukherjee et al. 2000). Le développement des zones agricoles en Inde, notamment dans le Punjab central, initialement occupé par de vastes forêts tropicales, aurait favorisé l'expansion des populations de perruches à collier en leur fournissant des ressources alimentaires et, par l'introduction de larges arbres exotiques, des ressources en cavités (Khan et al. 2004). Les dommages documentés concernent de nombreuses variétés de grains, incluant le sorgho *Sorghum* sp., ainsi que le maïs *Zea* sp. et les champs de tournesol *Helianthus* sp. dont les pertes due à la Perruche à collier peuvent respectivement atteindre 81% (Long 1981) et 70% (Khan and Ahmad 1983) en Inde. Les impacts de l'espèce dans son aire naturelle semblent être contenus par les prélèvements d'individus sauvages à des fins commerciales, pouvant atteindre 5000 individus capturés par jour dans le nord de l'Inde (Scalera 2001).

*Aire d'introduction* – Avec un début de nidification dès le mois de décembre dans certaines zones, l'avantage compétitif de la Perruche à collier sur les autres cavernicoles natifs a été largement suggérée. Une étude expérimentale menée en Belgique suggère une compétition possible pour les cavités entre la Sittelle torchepot *Sitta europaea* et la Perruche à collier (Strubbe and Matthysen 2009b), dont l'intensité serait modérée en prenant en compte les habitats préférentiels des deux espèces (Strubbe et al. 2010). De plus, en prenant en compte l'effet de l'intensité d'urbanisation, Newson et al. (2011) n'ont trouvé aucun impact notable sur les populations de cette espèce native ainsi que sur les autres cavernicoles au Royaume-Uni. L'élargissement de l'entrée des cavités par la Perruche à collier pourrait limiter la disponibilité de cette ressource pour des espèces natives dépendantes d'entrées de faible diamètre, mais également favoriser d'autres espèces natives comme c'est le cas pour le Pigeon colombin *Columba oenas* en Allemagne (Detlev and Krause 2003 in, Czajka et al. 2011). En effet, malgré une fidélité au site de nidification des couples de perruches, les mâles subadultes peuvent élargir un grand nombre de cavités avant leur installation. En Israël, l'élargissement des cavités par l'espèce semblent favoriser une autre EEE, le Martin triste *Acridotheres tristis* (Orchan et al. 2012). La Perruche à collier pourrait également avoir un impact sur le long terme, en délocalisant ou en détruisant les nids d'autres espèces. L'impact de ce comportement d'exclusion active peut avoir des conséquences notables sur des espèces menacées d'extinction, notamment en milieux insulaires, comme c'est le cas pour *Psittacula eques*, Psittacidé endémique de l'île Maurice (Jones 1980).

Les impacts sur la végétation native n'ont été que très peu étudié, le rôle des Psittacidés introduits, et notamment de la Perruche à collier, dans la dispersion d'espèces végétales exotiques ayant cependant été suggéré (Menchetti and Mori 2014, Tella et al. 2015).



Des impacts locaux sur la strate herbacée pourraient avoir lieu au pied des arbres servant de dortoirs ainsi que sur la végétation ornementale du fait de la pression d'herbivorie (Fletcher and Askew 2007, van Kleunen et al. 2010). L'ébourgeonnage ainsi que la consommation partielle d'un grand nombre de fruits ou de graines (l'espèce ayant tendance à ne consommer qu'une petite partie de chaque fruit ou graine) pourrait causer des dégâts sur les arbres ornementaux (Fletcher and Askew 2007). Les dortoirs, du fait de la concentration des individus, peuvent également causer des nuisances sonores mais également sanitaires. Comme évoqué précédemment, la Perruche à collier est un vecteur de maladies transmissibles à l'homme et aux autres espèces d'oiseaux : la maladie de Newcastle, la grippe aviaire (induite par un sous-type de virus H9N2, Mase et al. 2001), des psittacoses (induit par la bactérie *Chlamydophila psittaci*, Madan et al. 2011) ainsi que des cryptosporidioses (induites par le protozoaire *Cryptosporidium meleagridis*, Morgan et al. 2000). Les dommages causés par la Perruche à collier sur les zones agricoles sont largement évoqués mais rarement quantifiés, des rapports nationaux mentionnant 5000 livres de coûts par an liés aux dommages sur des vignobles dans le comté de Surrey (Royaume-Uni, Fletcher and Askew 2007) ou encore un quinzième des récoltes détruites dans un verger en Allemagne (van Kleunen et al. 2010). Des coûts économiques additionnels ont également été engendrés par des collisions aériennes avec des avions, chacun d'eux ayant causés 20 000 livres de dégâts à l'aéroport d'Heathrow (Royaume-Uni, Fletcher and Askew 2007). Enfin, il est à noter qu'un impact positif a été identifié en Afrique du Sud, où l'espèce diminuerait le taux de germination des graines de plantes envahissantes qu'elle consomme, les auteurs spécifiant toutefois qu'il est peu probable qu'elle exerce un contrôle significatif sur l'expansion spatiale de ces plantes (Thabethe et al. 2015).

En résumé, l'impact des populations introduites de perruches à collier sur la biodiversité native restent, pour la majorité, anecdotique, et les études menées n'ont trouvé que peu d'impacts négatifs significatifs (pour une synthèse détaillée voir Menchetti et al. 2016). Dans la majorité des cas, la récence des événements d'introduction semble limiter le recul nécessaire aux études d'impacts, notamment concernant une compétition pour les cavités accrue par la croissance démographique des populations de perruches à collier. Toutefois, la croissance démographique exponentielle des populations a amené certains pays à prendre des mesures de précaution et/ou menées des campagnes de contrôle des populations. Deux campagnes d'éradication successives (au début des années 2000 puis en 2013) furent lancées sur l'île Mahé (archipel des Seychelles) afin de limiter les impacts de la Perruche à collier sur le Vaza noir *Coracopsis barklyi*, Psittacidé endémique des Seychelles. Le dernier rapport fait état de 445 individus tués, principalement par tirs, réduisant cette population insulaire à 50 individus (SIF 2014). En 2009, le gouvernement anglais inclut officiellement la Perruche à collier parmi les espèces nuisibles pouvant être abattues sans permis (comme c'était déjà le cas par exemple pour la Pie bavarde *Pica pica* et autres espèces de corvidés), y compris par des particuliers sur leur propriété. En Espagne, la Perruche à



collier (ainsi que la Conure veuve) a été incluse dans la liste des EEE, rendant, depuis 2013, leur détention, import, vente, achat et relâcher illégaux (Postigo 2016). En France, l'espèce figure dans la liste fixée par l'article L. 411-3 du code de l'environnement (arrêté du 30 juillet 2010), qui pose « le principe d'interdiction d'introduction dans le milieu naturel des espèces considérées comme exotiques envahissantes » et prévoit « la possibilité pour l'autorité administrative de procéder ou de faire procéder à la capture, au prélèvement ou à la destruction des spécimens d'une espèce introduite lorsque la présence de tels spécimens est constatée ». A ma connaissance, aucune intervention n'a à ce jour été lancée à l'encontre des populations, malgré les recommandations de scientifiques (**Annexe S3**) et d'experts, et le soulèvement de la question à l'Assemblée Nationale en 2015 par un député des Hauts-de-Seine.





# Chapitre 2. Etude de la Dynamique de population

---







## 2 Etude de la dynamique de population sur la ville de Marseille

### 2.1 Contexte et site d'étude

Située dans le sud de la France, la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) connaît actuellement une croissance démographique humaine deux fois supérieure à la moyenne nationale. Contrairement à la majorité des régions françaises, la proportion de zones boisées y est beaucoup plus élevée que la proportion de zones agricoles (Figure 12). Hot-spot de biodiversité, la région abrite plus de la moitié des espèces d'oiseaux, de poissons d'eau douce, d'amphibiens et d'insectes, et environ trois quarts des espèces de mammifères, reptiles et plantes vasculaires présentes en France métropolitaine (ARPE 2012). Cependant, cette richesse taxonomique et spécifique y est en déclin, notamment les oiseaux. Les résultats du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), mené de 2001 à 2012, montrent une diminution globale de 15% des effectifs toutes espèces confondues. Les espèces liées au bâti (e.g. Hirondelle de fenêtre *Delichon urbicum*) sont les plus impactées, avec une forte diminution de 30% en 12 ans, et ce malgré l'intensification de l'urbanisation sur le territoire (CEN PACA 2013). De nombreuses espèces exotiques d'oiseaux sont également présentes dans la région, certaines ayant des populations reproductrices bien établies. C'est notamment le cas de la Conure veuve, de l'Ibis sacré, de l'Inséparable de Fischer *Agapornis fischeri* ou encore de l'Inséparable masqué *Agapornis personatus* (Dubois and Cugnasse 2015, Cottaz 2016). Au vu du risque lié à la présence de ces espèces, une stratégie régionale de lutte contre les EEE est en cours d'élaboration, menée conjointement par des organismes publics d'Etat comme l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) et des laboratoires de recherche comme le Laboratoire Population Environnement Développement (LPED).

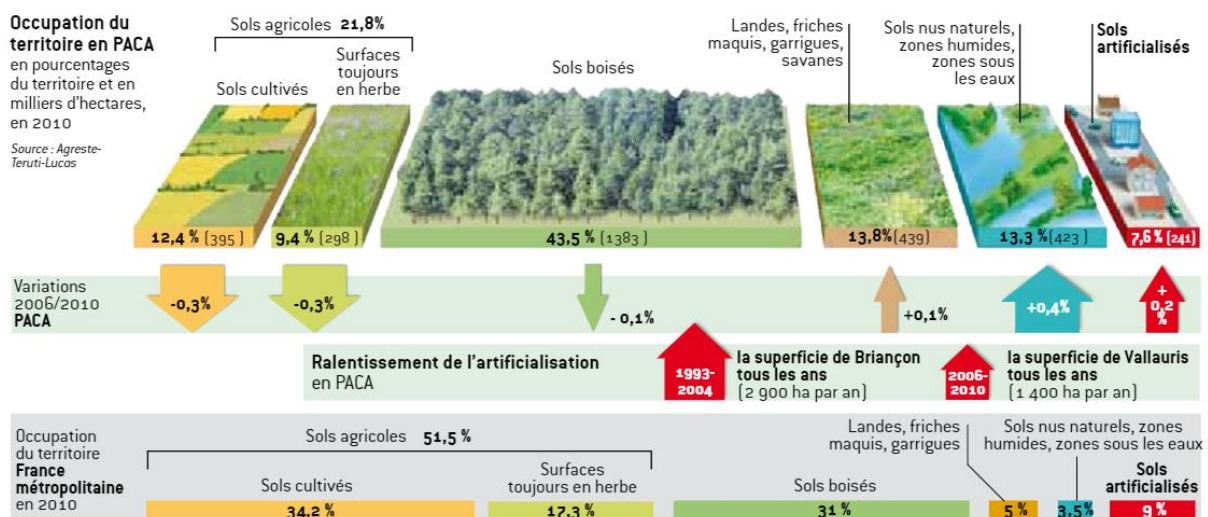


Figure 12 : Occupation du sol en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (Tirée de ARPE 2012).



## Site d'étude : La ville de Marseille

Chef-lieu de la région, la ville de Marseille s'étend sur une superficie de 240 km<sup>2</sup> pour une population humaine de plus de 858 000 habitants, l'élevant au rang de seconde ville la plus peuplée de France (selon l'INSEE, 2017). Cette métropole côtière est sous climat méditerranéen, caractérisé par une sécheresse estivale intense, des hivers doux et des précipitations irrégulières (entre 700 mm et 1000 mm par an), limitant la période de croissance de la végétation à de courts intervalles durant le printemps et l'automne (Joffre et al. 2007). La zone bâtie de la ville (qui ne couvre que 150 km<sup>2</sup>) tout comme la densité de population présentent une forte hétérogénéité liée à une intensification du bâti le long des axes de communication et à l'incorporation d'anciens noyaux villageois (Lizée 2011). Cette aire urbaine en expansion est limitée par la mer Méditerranée à l'ouest et par les massifs calcaires à sa périphérie (massifs de la Nerthe et de l'Etoile au nord, massif du Garlaban à l'est et massifs de Saint Cyr, Marseilleveyre et des Calanques au sud-est). Cette proximité immédiate des massifs induit une absence de ceinture agricole à la périphérie de la ville, contrairement à de nombreuses villes européennes. De plus, les surfaces historiquement cultivées ont été remplacées par des habitats de petit collectif et, au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle, par de grands parcs et jardins urbains s'articulant autour de bastides.

De par ses spécificités, la ville de Marseille permet d'aborder une mosaïque d'habitats dans des contextes paysagers variés, pourtant peu étudiés en terme d'avifaune (voir toutefois Marchetti 1976, Lizée 2011). Riche de 89 espèces d'oiseaux nicheurs (plus d'un tiers des espèces nicheuses en France), Marseille présente cependant une faible proportion d'espèces exotiques établies (Barthélemy 2015b). Si des événements de reproduction occasionnels de Capucin bec-de-plomb *Euodice malabarica* ou encore de Canard mandarin *Aix galericulata* ont eu lieu, seules deux espèces possèdent des populations reproductrices viables sur la métropole. Avec un effectif de moins de vingt individus, la Conure veuve semble toutefois largement surpassée par la Perruche à collier pour laquelle aucune étude n'avait été menée jusqu'alors sur la ville de Marseille.

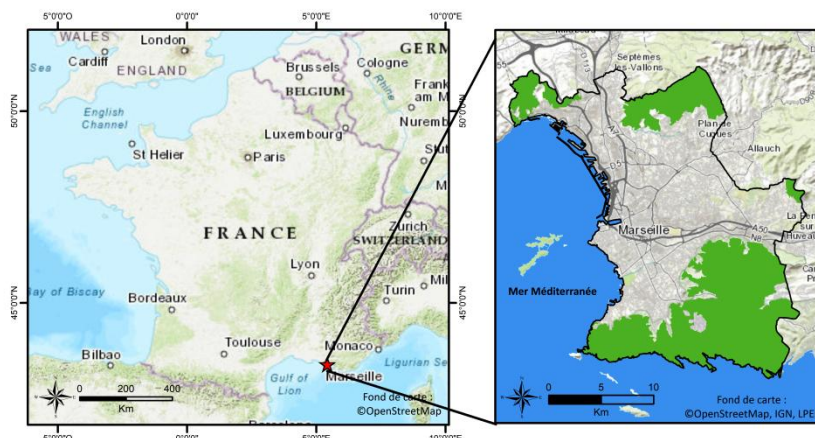


Figure 13 : Localisation géographique de la ville de Marseille.

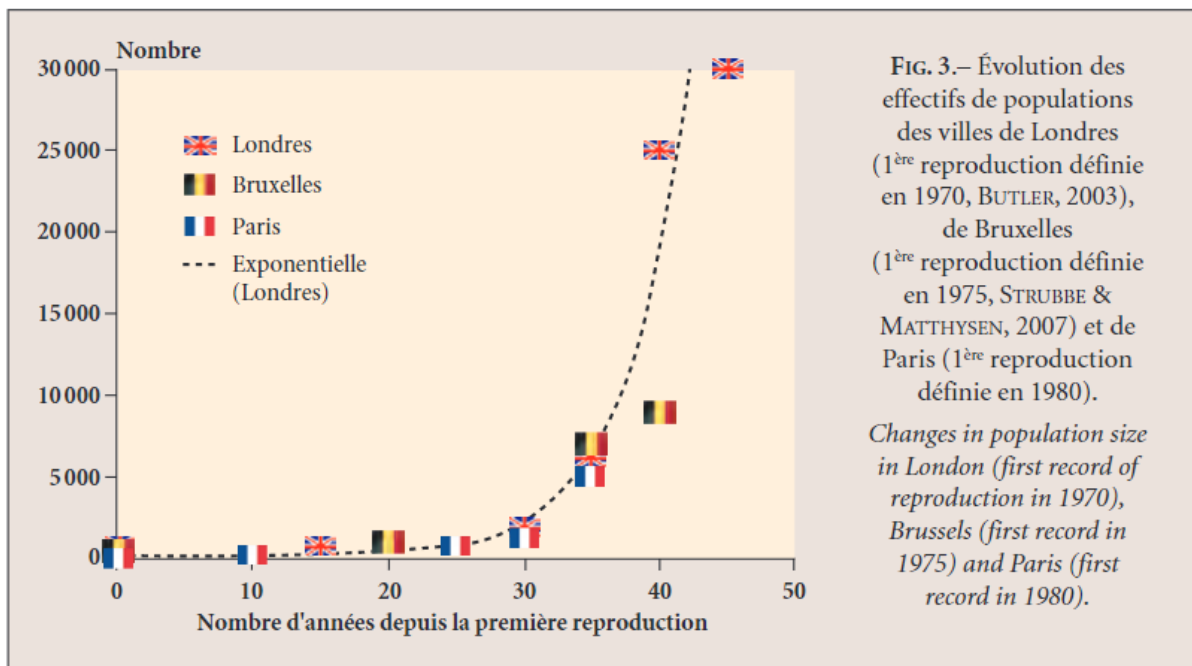


## 2.2 Problématique

Définie comme une des espèces les plus envahissantes au monde et présente dans la liste des 100 espèces exotiques les plus néfastes en Europe (par l'*Invasive Species Specialist Group*, dans Berthier et al. 2017), la Perruche à collier a récemment été introduite dans le sud de la France. Au vu de la croissance exponentielle des populations introduites en Europe (Figure 14), une meilleure connaissance de la taille et de la dynamique de population est nécessaire pour informer et aider la prise de décision. En effet, sans connaissance spécifique des populations, les décisions et les mesures de gestion sont difficiles à mettre en place et les coûts croissants à mesure que les populations augmentent.

Il s'agit ici de répondre aux questions suivantes :

- (1) Quelle est la dynamique de population de la Perruche à collier sur la ville de Marseille ?
- (2) Cette dynamique est-elle similaire aux autres populations introduites en Europe ?
- (3) La méthode du comptage au dortoir est-elle efficace pour estimer la proportion d'individus nicheurs comparée à un recensement des couples reproducteurs ?



**Figure 14** : Evolution des effectifs de populations de perruches à collier *Psittacula krameri* pour les villes de Londres, Bruxelles et de Paris (Tirée de Clergeau et al. 2015).



## 2.3 Introduction

La Perruche à collier *Psittacula krameri*, native d’Afrique sub-Saharienne et d’Asie, a été introduite dans de nombreuses régions du monde, et notamment en Europe où le nombre d’individus est estimé à plus de 85 000 en 2015 (Pârâu et al. 2016). Considérée comme une peste agricole dans son aire native (e.g. Cramp and Simmons 1985, Dhindsa and Saini 1994), cette grande perruche est classée parmi les 100 espèces les plus néfastes en Europe (DAISIE 2009) et ses impacts potentiels dans l’aire d’introduction font l’objet d’un questionnement de la part des organismes publics et des grandes institutions à l’échelle du globe (Turbé et al. 2017). A l’instar des autres espèces exotiques envahissantes, une fois les populations suffisamment établies pour que des impacts soient visibles, les mesures de gestion peuvent être extrêmement difficiles à mettre en place et les actions très coûteuses (Simberloff et al. 2013, Kolar and Lodge 2001, Puth and Post 2005). De ce fait, le principe de précaution induit une prise de mesure rapide dès l’introduction des espèces (Clergeau et al. 2004). Afin d’évaluer la probabilité de futurs impacts et de déterminer les stratégies les plus efficaces, des connaissances détaillées sur la distribution, la dynamique de population ainsi que les facteurs environnementaux qui influent sur le succès de l’espèce sont requises, particulièrement à l’échelle locale, les impacts pouvant être spécifiques à chaque population (Gurevitch et al. 2011)

Les données d’importation de la Convention sur le Commerce International des Espèces de faune et de flore menacées d’extinction (CITES) révèlent qu’entre 1985 et 2005, plus de 20 000 individus ont été importés en France, principalement à partir du Sénégal. Très populaire en tant qu’oiseau ‘de cage’, la Perruche à collier est également une espèce longévive, certains individus captifs pouvant atteindre l’âge de 34 ans (Brouwer et al. 2000) mais aussi une espèce très bruyante et capable d’ouvrir les cages, ces traits pouvant être un moteur d’introductions volontaires et involontaires. En France, la Perruche à collier a été observée dans plusieurs villes, les trois populations reproductrices principales se situant dans la métropole du Grand Paris, à Lille et à Marseille. A ma connaissance, malgré une augmentation du nombre d’individus, aucune étude portant sur la dynamique de population n’a été menée à Lille et à Marseille. Dans le Grand Paris, l’espèce aurait été initialement introduite suite à trois événements majeurs, au milieu des années 1970 sur le site de l’aéroport d’Orly et au nord du département 95, puis dans les années 1990 sur le site de l’aéroport de Roissy (Clergeau et al. 2009). En 2016, le nombre d’individus présents dans cette région serait estimé à environ 5000 (Clergeau et al. 2015). Les premières observations de perruche à collier sur Marseille datent de 1960 mais l’établissement de la population marseillaise n’aurait débuté qu’au milieu des années 1990, avec l’observation d’un groupe de 11 individus dans un parc en zone suburbaine (parc Borély) en juillet 1996, dont l’origine est inconnue, puis de 14 individus au premier semestre 1997, observés sur une mangeoire d’un lycée adjacent (Barthélemy 2015a). La reproduction de l’espèce fut confirmée au printemps 1998 par la découverte d’un cadavre de juvénile. Entre 1996 et 2003, des observations



ponctuelles sont faites dans d'autres communes du département des Bouches-du-Rhône. A partir de 2005, grâce à l'essor de l'ornithologie urbaine et de la création de la base de données collaborative de la Ligue de Protection pour les Oiseaux (LPO), les données concernant la perruche à collier sur Marseille se multiplient.

Plusieurs méthodes existent pour estimer la taille d'une population d'oiseaux mais leur utilisation pose cependant plusieurs problèmes dans le cas de la Perruche à collier, et des Psittacidés de manière générale. Les techniques de capture à l'aide de filets ne sont pas adaptées aux Psittacidés dont l'activité principale se situe dans les couches supérieures de la canopée (Meyers 1994, Gilardi 2006). Cette tendance à éviter le sol limite également les méthodes de capture-marquage-recapture (CMR), auxquelles s'ajoute la difficulté de capture initiale. Les essais menés au Royaume-Uni n'ont abouti qu'à une capture de 5% des individus de perruche à collier (Butler 2003) et, en France, les essais sur la ville de Marseille n'ont pas permis de capturer d'individus (Le Gros 2014). L'indice ponctuel d'abondance (IPA ou *point count method*) est également fréquemment utilisé pour compter le nombre d'individus présents sur un site, puis pour extrapoler le nombre total présent dans une zone donnée. Cette méthode nécessite cependant un certain nombre de paramètres comme le rayon de détection de l'espèce et aurait tendance à sous-estimer le nombre d'individus, tout comme la méthode des transects (Casagrande and Beissinger 1997, Whitman et al. 1997). Au final, le comptage au dortoir apparaît comme la technique la plus appropriée pour estimer la taille des populations de Psittacidés. En effet, à l'instar d'autres espèces, les perruches à collier se rassemblent la nuit en dortoirs communs et cette technique pourrait permettre d'obtenir une estimation quasi absolue du nombre d'individus (Casagrande and Beissinger 1997, Pithon and Dytham 2002, Cougill and Marsden 2004).

En plus de fournir une estimation du taux de croissance annuelle, les comptages aux dortoirs pourraient permettre d'obtenir des informations sur la reproduction de l'espèce. Plusieurs suivis d'individus effectués par radio-tracking ont en effet montré que, durant la période de nidification, les femelles demeurent au nid tandis que les mâles se rendent aux dortoirs (Butler 2003, Strubbe and Matthysen 2011). Des suivis menés au Royaume Uni ont confirmé cette tendance en constatant la chute du nombre d'individus au printemps, le nombre maximal étant atteint à la fin de la période de reproduction, en été (Pithon and Dytham 1999, Butler 2003, Peck 2013). Ainsi, des comptages saisonniers pourraient permettre d'estimer le nombre de couples nicheurs au sein d'une population. La rareté des études ayant utilisé cette méthode pourrait être en partie expliquée par le coût logistique et humain qu'elle induit, de longues heures d'observations et de recherche étant parfois nécessaires afin de localiser les dortoirs (Casagrande and Beissinger 1997). De plus, à l'instar d'autres espèces de Psittacidés mais aussi de chauves-souris, un phénomène de *fission-fusion* des dortoirs pourrait se produire pour la Perruche à collier. Cette stratégie se caractérise par des séparations répétitives des dortoirs en plusieurs sous-dortoirs, puis de nouveau par une fusion des groupes (Hobson et al. 2014). Ce comportement rend d'autant plus difficile la



localisation de tous les dortoirs actifs en période de reproduction. Une évaluation de la méthode des comptages aux dortoirs pour l'estimation des couples nicheurs est ainsi nécessaire. L'objectif de ce chapitre est tout d'abord d'estimer la taille de la population de perruches à collier sur la ville de Marseille par la recherche et le suivi des dortoirs sur une période de deux ans. Le second objectif est d'estimer le nombre de couples nicheurs par le suivi saisonnier des effectifs présents aux dortoirs mais également par un recensement des couples sur la ville afin d'évaluer la pertinence d'utilisation de ces deux méthodes.

## **2.4 Matériels et Méthodes**

### Collecte des données

La localisation des dortoirs a tout d'abord été nécessaire. Aucune étude n'ayant été publiée, les connaissances pouvant exister au sein de bases de données, de la littérature grise ainsi qu'au sein des associations naturalistes ont été collectées. Les associations naturalistes La Chevêche ainsi que la LPO ont également été contactées. Enfin, toutes les observations de perruches à collier disponibles au sein de la base de données collaboratives de la LPO, Faune-Paca, ont été extraites suite à une convention passée entre cette association et le laboratoire Population Environnement Développement.

Lorsqu'un site était identifié en tant que dortoir potentiel, une visite de contrôle a été effectuée afin de s'assurer qu'il s'agisse d'un dortoir et non d'un pré-dortoir (i.e. site où les individus se rassemblent par petit groupe avant de partir au dortoir où ils passeront la nuit). Les visites peuvent être faites le soir, afin de vérifier la présence d'individus mais également en journée où la présence de plumes, de fientes et parfois de cadavres est alors utilisée pour confirmer un dortoir récemment actif. Dans le cadre de notre étude, aucun dortoir n'était localisé dans une zone privative, facilitant leur accès sans demande particulière requise. Dans la mesure du possible, les visites sont effectuées d'une semaine à un jour avant le comptage, afin de s'assurer que les dortoirs n'ont pas changé de localisation.

De Septembre 2014 à Septembre 2016, des visites et comptages ont ainsi été effectués de manière saisonnière (au minimum une fois tous les trois mois), et systématique à l'ensemble des dortoirs connus par deux observateurs uniques (dans la mesure du possible à des dates similaires aux cours des années d'étude). La stratégie de comptage est la suivante. Une heure avant le coucher du soleil, les dortoirs connus sont visités afin d'évaluer la quantité de fientes sous les arbres et de localiser les premiers individus arrivés. Lorsque plusieurs individus sont localisés sur un des trois dortoirs connus, les observateurs se positionnent à environ 50m des arbres. La position des observateurs suit la rose des vents, et à chaque observateur est attribuée une orientation cardinale (e.g. l'observateur 1 compte les individus arrivant dans le quart ouest et l'observateur 2 dans le quart est suivant une ligne nord-sud). Tous les individus ou groupes volant en direction du dortoir et se posant sur un des arbres sont comptés. Une fois tous les individus arrivés au dortoir, le comptage dans les



arbres ne fut pas effectué en raison de la difficulté liée à la luminosité et au biais lié à la différence de densité de feuillage au fil des saisons. Une étude préliminaire a permis de constater que tous les individus arrivaient au dortoir d'une demi-heure avant à une demi-heure après le coucher du soleil. A la fin du comptage, les autres dortoirs identifiés étaient systématiquement visités afin d'évaluer la présence d'autres individus. Dans le cadre de cette étude, ce ne fut pas le cas, tous les individus étant rassemblés au sein d'un seul des dortoirs connus chaque soir.

### Suivi de la nidification

Afin d'obtenir la localisation des sites de nidification de la Perruche à collier sur la ville de Marseille, les données issues de la base Faune-Paca ont tout d'abord été consultées. Les erreurs potentielles de localisation ont été corrigées en supprimant tous les sites ne correspondant pas à l'emplacement d'arbres ou de bâtiments (i.e. localisations les plus probables pour la nidification d'une espèce cavernicole) dans un rayon de 5 m. La zone d'étude a été divisée en cellules régulières de 1 km<sup>2</sup> et chaque cellule visitée durant 30 minutes afin d'assurer un effort d'échantillonnage constant. Chaque site répertorié dans la base de données et répondant au critère énoncé a ainsi été visité durant la période de nidification, de décembre 2014 à avril 2015 puis de décembre 2015 à avril 2016, entre 08h et 14h. Considérant que les massifs calcaires sont peu favorables à la nidification de l'espèce, seule la partie urbanisée de la ville a été prospectée, correspondant à une superficie d'environ 173 km<sup>2</sup>. Un couple est considéré nicheur si les individus sont observés dans la cavité, et/ou le nourrissage de la femelle par le mâle observé, et/ou si les individus présentent des dommages physiques comme une queue cassée ou des dépilations, et/ou si des juvéniles sont observés. Lorsqu'un site est identifié dans la base de données comme occupé mais qu'aucun individu n'est observé, la technique utilisée par Strubbe & Matthysen (2009b) a été reproduite, consistant à taper sur le tronc de l'arbre afin de faire sortir ou apparaître la femelle à l'entrée de la cavité.

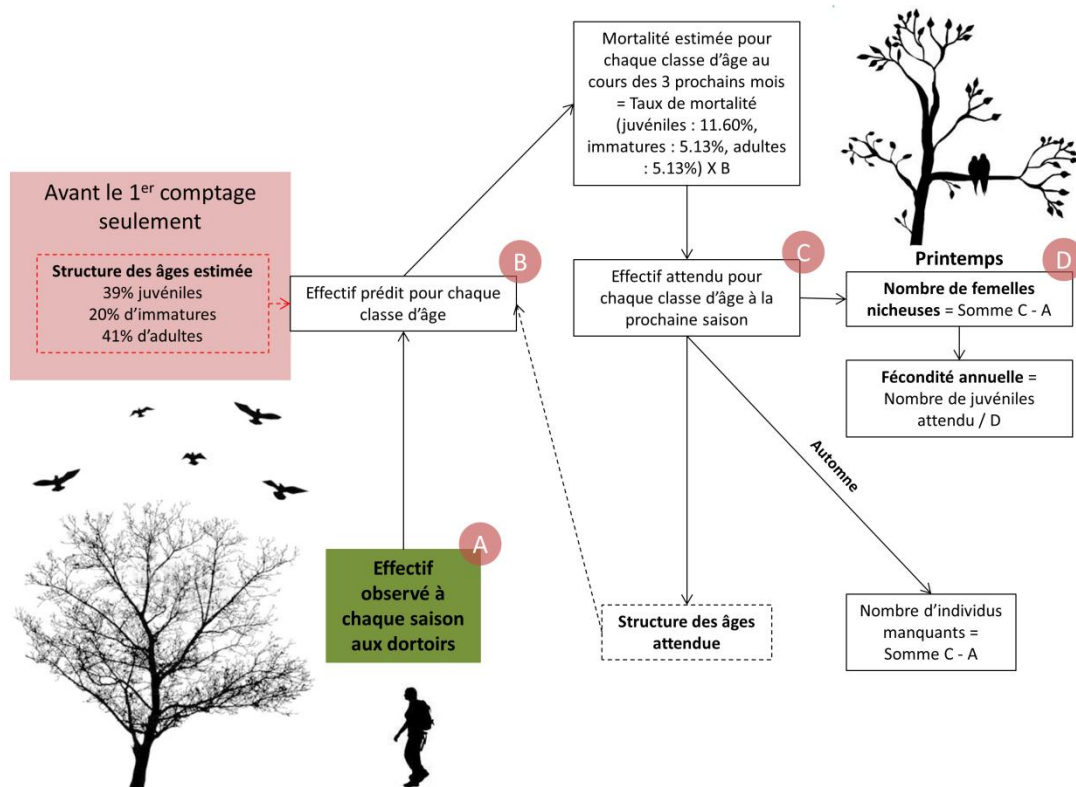
### Taux de croissance et paramètres démographiques annuels

Le taux de croissance annuel moyen a été calculé en utilisant l'effectif le plus élevé compté au dortoir chaque année entre 2002 et 2016. Les paramètres démographiques ont été estimés sur la base des différences d'effectifs observées au cours des saisons. En effet, durant la période de nidification, les femelles nicheuses restent au nid. Ce comportement permet d'estimer le nombre de couples nicheurs par la différence entre les effectifs observés en hiver et les effectifs observés au printemps. A partir de la fin de l'été, les femelles nicheuses ainsi que les juvéniles retournent au dortoir, permettant cette fois d'estimer le recrutement et donc la fécondité de la population. Adaptant la méthode de Peck (2013), la Figure 15 montre la méthodologie employée pour estimer les paramètres de la population. La méthode nécessite tout d'abord de connaître les taux de mortalité pour chaque classe d'âge (i.e. juvéniles, immatures et adultes). Cependant, aucune étude menée sur des populations de perruches à





collier n'a à ce jour permis d'obtenir ce paramètre. De ce fait, les valeurs obtenues par Spreyer et Bucher (2016) pour la Conure veuve *Myiopsitta monachus* en Argentine ont été utilisées, le taux de mortalité annuel correspond à 19% pour les adultes ( $\geq$  deux ans) et les immatures (entre un et deux ans), et 39% pour les juvéniles ( $\leq$  un an). La Conure veuve présente des similarités avec la Perruche à collier, des populations introduites étant présentes dans de nombreux pays d'Europe, et les individus atteignant par exemple leur maturité sexuelle entre deux et trois ans (Baptista et al. 1997, Strubbe and Matthysen 2009c). Ces taux de mortalité annuels ont été convertis en taux saisonniers, correspondant à des coefficients de mortalité de 0.116 pour les juvéniles et 0.0513 pour les immatures et les adultes. Le modèle requiert les proportions relatives de juvéniles, d'immatures et d'adultes présents dans la population afin d'estimer la structure des âges avant le premier comptage, ces valeurs étant estimées sur la base des effectifs observés par la suite. Aucune donnée n'étant disponible pour la population de Marseille, les proportions calculées pour la population de perruches à collier de Londres ont été utilisées, correspondant à 39% de juvéniles, 20% d'immatures et 41% d'adultes (Butler 2003, Peck 2013).



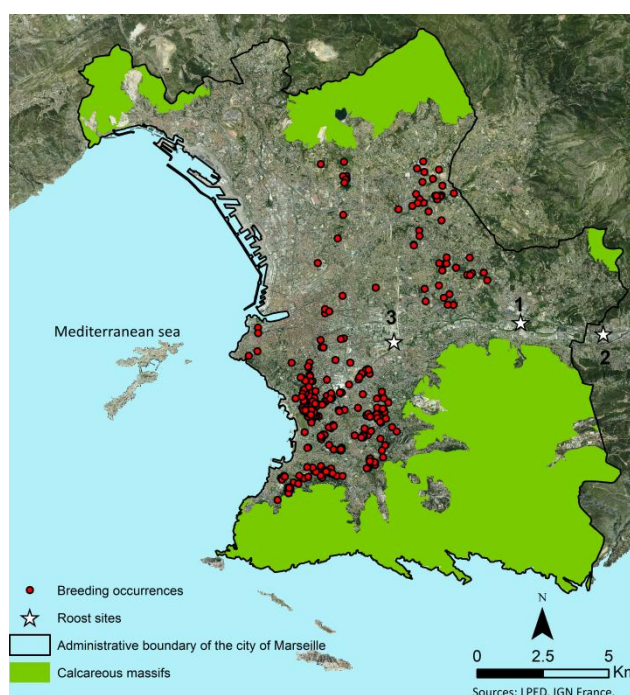
**Figure 15** : Méthodologie employée pour la construction du modèle d'estimation des paramètres de la population de perruches à collier *Psittacula krameri* sur la ville de Marseille, France (Modifiée d'après Peck 2013).



## 2.5 Résultats

### Localisation des dortoirs et des sites de nidification

La collecte des données historiques a permis d'identifier trois dortoirs dans la zone d'étude (Figure 16). Le premier dortoir se situe en zone commerciale, les individus se rassemblant sur deux platanes (*Platanus* sp.) sur le parking d'un restaurant. Le second dortoir se situe à environ 3.2 km du premier et est composé d'un peuplier (*Populus* sp.) sur le parking d'un hôtel. Enfin, le troisième dortoir se situe aux abords d'un stade et est composé de deux platanes. Le suivi de la nidification sur la ville de Marseille a permis de recenser 234 couples reproducteurs en 2015 et 242 en 2016.



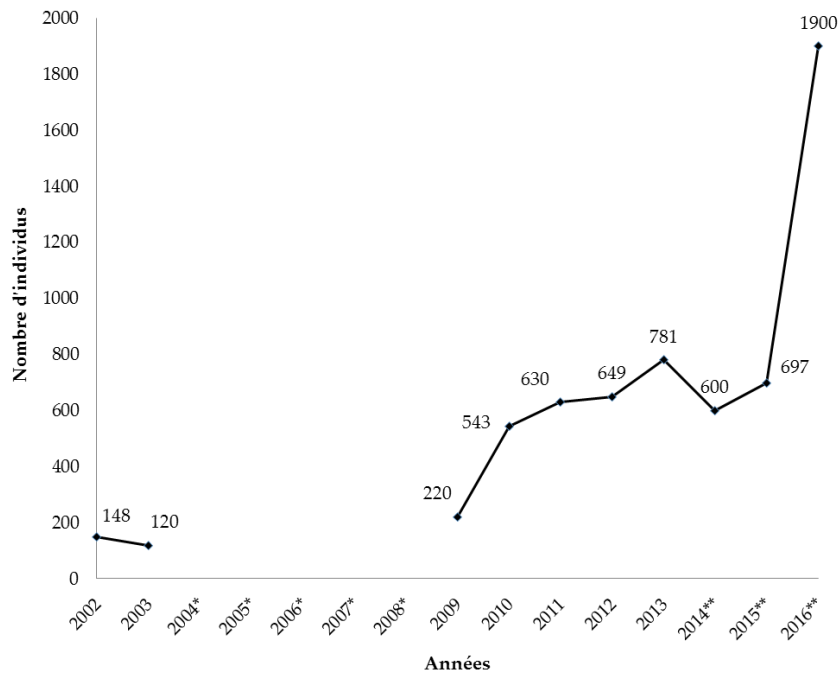
**Figure 16** : Localisation des sites de nidification et des dortoirs de la Perruche à collier *Psittacula krameri* recensés en 2015 et 2016 sur la ville de Marseille, France.

### Taille de la population et croissance démographique annuelle

Des comptages aux dortoirs effectués annuellement par l'association naturaliste La Chevêche sur la période 2002-2003 puis 2009-2014 permettent de suivre la dynamique de population historique de l'espèce sur la ville de Marseille (Figure 17). Cependant, les comptages n'ayant pas été effectués durant les mêmes mois, les variations interannuelles doivent être considérées avec précaution. En 2002, le premier comptage connu, effectué en octobre, donne un total de 148 individus. Entre 2002 et 2003, le nombre d'individus reste relativement stable, malgré une diminution de 20% (perte de 28 individus, comptage effectué en octobre). Aucun comptage n'a pu être effectué entre 2003 et 2009. Entre 2009 et 2013, la taille de la population augmente d'un facteur de 3.5, avec un taux de croissance annuel



moyen de 46.5% (février 2009 à janvier 2010 : 146.9%, janvier 2010 à décembre 2011 : 16%, décembre 2011 à janvier 2012 : 3%, janvier 2012 à décembre 2013 : 20.3%). A partir de 2014, date du premier comptage réalisé dans le cadre de cette étude, le nombre maximum d'individus recensés au cours de l'année est de 600. Entre 2014 et 2015, la population augmente de 16.2%, puis entre 2015 et 2016 de 172.6%. Les résultats montrent, qu'en 14 ans, la population de perruches à collier a augmenté d'un facteur de 12.8, soit un taux de croissance annuel moyen de 29.6%.

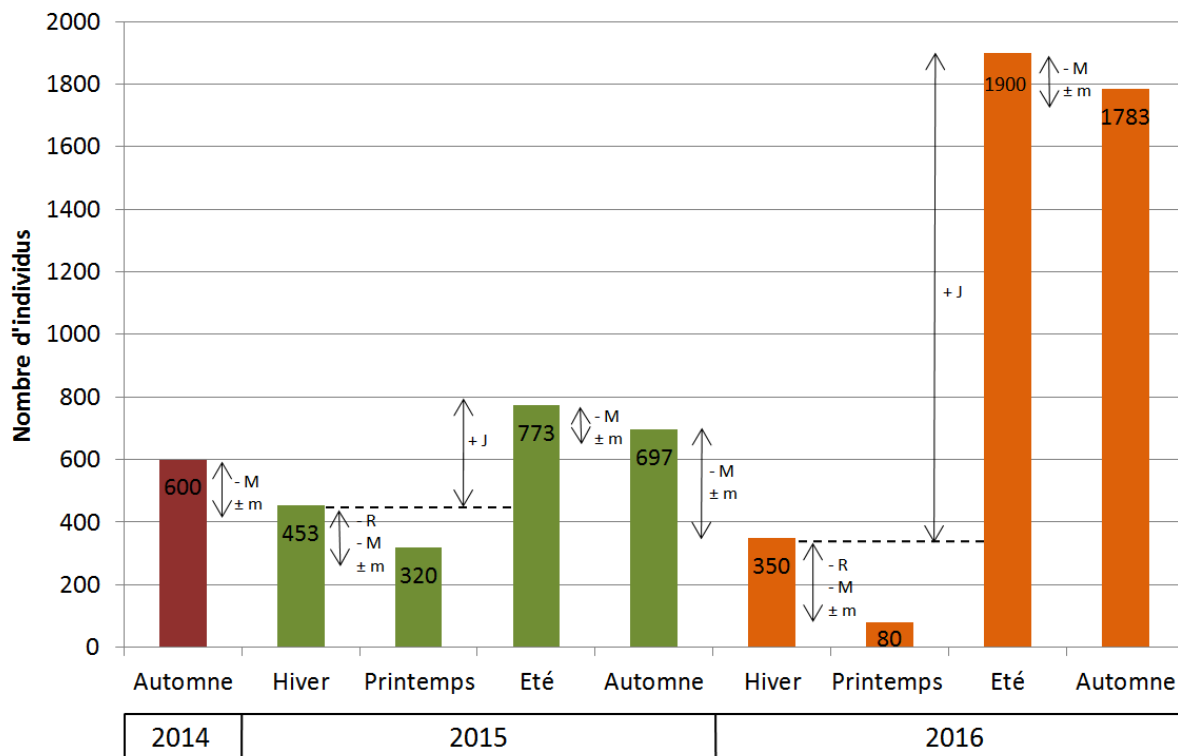


**Figure 17 :** Effectifs maximaux observés chaque année durant les comptages aux dortoirs de perruches à collier *Psittacula krameri* effectués sur la ville de Marseille pour la période 2002-2016. \* : aucun comptage connu, \*\* : comptages effectués dans le cadre de cette étude.

### Variation intra-annuelle du nombre d'individus au dortoir entre 2014 et 2016

Au cours de la période d'étude, la variation du nombre d'individus a suivi un schéma identique durant les deux années, le nombre minimum ayant été observé au printemps et le nombre maximum en été (Figure 18). Les résultats montrent une diminution progressive du nombre d'individus de l'automne à l'hiver (2014-2015 : - 24.5%, 2015-2016 : - 49.8%), puis de l'hiver au printemps (2014-2015 : - 29.4%, 2015-2016 : - 77.4%), suivie d'une augmentation du printemps à l'été (2014-2015 : + 58.6%, 2015-2016 : + 2275%), et enfin une diminution de l'été à l'automne (2014-2015 : - 9.8%, 2015-2016 : - 6.2%).





**Figure 18** : Variations intra-annuelles de l'effectif de perruches à collier observés au dortoir sur la période 2014-2016. - M: Mortalité,  $\pm m$ : Emigration et immigration possible, - R: Femelles reproductrices, + J: Recrutement juvénile.

### Estimations des paramètres de la population

La Table 1 résume les paramètres estimés de la population ainsi que les résultats du suivi de la nidification (un tableau détaillé du modèle peut être trouvé en Annexe S1, Table S1.1). Le nombre de couples nicheurs observés est significativement plus élevé que le nombre estimé en 2015 ( $\chi^2 = 244.4$ ,  $p < 0.001$ ) et la différence est non significative pour 2016 ( $\chi^2 = 0.1675$ ,  $p = 0.68$ ). La fécondité annuelle moyenne est estimée à 1.09 pour les deux années d'étude. En 2016, la valeur négative du nombre d'individus non nicheurs signifie que plus de 160 individus sont manquants au dortoir. La différence entre l'effectif total prédit par le modèle et l'effectif total observé, due à la différence entre le taux de mortalité estimé et le taux de mortalité réel dans la population, représente +6% du nombre d'individus observés en 2015 (41 individus) et +5% en 2016 (93 individus). Ces valeurs étant positives, on peut en déduire que la mortalité réelle des perruches à collier sur la ville de Marseille est moins élevée que la mortalité estimée (i.e. correspondant au taux de mortalité de la population de conures veuves en Argentine).



**Table 1** : Paramètres observés et estimés pour la population de perruches à colliers *Psittacula krameri* sur la ville de Marseille.

Année	Effectif minimum observé	Effectif maximum observé	Mortalité annuelle estimée	Nombre de couples nicheurs observé	Nombre de couples nicheur estimé	Nombre d'individus non-nicheurs estimé	Fécondité annuelle estimée	Différence entre Total observé et Total attendu
2015	320	773	160.62	234	91	228.81	1.77	41
2016	80	1900	111.95	242	241	-160.92	0.41	93

## 2.6 Discussion

Cette étude fournit une première analyse de la dynamique de population de la Perruche à collier introduite au milieu des années 1990 sur la ville de Marseille. La collecte des données historiques ainsi qu'une analyse menée grâce à la combinaison de deux méthodes permet d'évaluer la croissance démographique et la nidification de cette espèce dans la zone d'étude. Les résultats montrent que, sept ans après son introduction et cinq ans après la première reproduction attestée, la population a augmenté d'un facteur de 12.8 sur une période de 14 ans, soit un taux de croissance annuel moyen de 29.6%. D'une dizaine d'individus en 1995, l'effectif est aujourd'hui proche des 2000. La croissance démographique de l'espèce est ici supérieure à la croissance des populations introduites en Belgique (18%, Strubbe and Matthysen 2007) et en Allemagne (14%, Braun 2009). La population de Marseille montre une croissance quasiment similaire à celle de Londres (30%, Butler 2003), dont le nombre d'individus est aujourd'hui estimé à 30 000. Les comptages effectués aux dortoirs montrent également une très forte augmentation du nombre d'individus, la population ayant plus que doublé (facteur de 2.5) entre 2015 et 2016. Ce phénomène de forte croissance des populations après établissement est commun à de nombreuses espèces exotiques envahissantes (Blackburn et al. 2009). Par exemple, les populations de conures veuves aux Etats-Unis ont tout d'abord montré une croissance relativement faible suite à l'introduction de l'espèce (*lag time*, Crooks and Soulé 1999), suivie au bout d'environ sept ans d'une augmentation des effectifs de 33% par an sur une période de dix ans, et enfin d'une stabilisation des effectifs (Pruett-Jones and Tarvin 1998). Le même phénomène a également été observé chez l'Astrild ondulé *Estrilda astrild* introduit au Portugal (Silva et al. 2002). Nos résultats montrent donc que la zone d'étude est favorable à l'espèce qui a su trouver les ressources nécessaires dans un milieu qui n'a pas encore atteint son seuil de capacité. Sur la base de nos résultats et des études citées, une explosion démographique de la Perruche à collier sur la ville de Marseille est à attendre dans les années à venir si aucune mesure de gestion n'est engagée.

Les comptages saisonniers effectués dans le cadre de cette étude montre un patron temporel de variation d'effectifs similaire à deux autres populations de perruches à collier, étudiées au Royaume-Uni et en Espagne (Peck 2013, Luna et al. 2016). Le nombre d'individus



observés aux dortoirs atteint son minimum au printemps, période durant laquelle les femelles restent au nid, puis son maximum à l'été où les juvéniles de l'année ainsi que les femelles retournent aux dortoirs. Nos résultats suggèrent cependant qu'un certain nombre d'individus ne sont pas présents aux dortoirs (Table 1). L'hypothèse que l'on peut émettre serait que certains mâles ne retournent pas aux dortoirs en période de nidification. En effet, des dortoirs plus restreints en nombre d'individus ont été observés durant les campagnes de terrains aux abords de plusieurs sites de nidification. Cette stratégie pourrait permettre de diminuer le coût énergétique lié aux déplacements quotidiens vers les dortoirs (dont le plus éloigné se trouve à plus de 10 km dans la zone d'étude). Ce phénomène pourrait également expliquer le faible effectif observé durant le printemps 2016. Une autre alternative à ce dernier serait une augmentation de la mortalité et/ou de l'émigration d'individus. Cependant, cette hypothèse est peu probable et le phénomène inverse attendu en raison d'introductions ponctuelles d'individus échappés de captivité. De plus, la dispersion à long distance de perruches à collier n'a jamais été attestée.

Le suivi de la nidification au cours des deux années d'étude montre un nombre relativement constant de couples nicheurs. Le nombre de couples nicheurs observé durant les deux années de suivi est supérieur au nombre estimé par le modèle en 2015 et quasiment identique en 2016. Il apparaît ainsi que, pour certaines années, le comptage aux dortoirs pourrait tendre à sous-estimer l'effectif total de la population et le nombre d'individus nicheurs. Ce phénomène pourrait être dû à la structure des âges utilisée. En effet, la population étudiée est très récente et une répartition stable des effectifs au sein des différentes classes d'âges peu probable, en comparaison de la population de Londres établie depuis les années 1970 et dont les données ont été utilisées dans ce modèle. Cette hypothèse pourrait expliquer la stabilité du nombre de couples nicheurs observés sur les deux années de suivi. En effet, l'effort constant d'échantillonnage ainsi que la nature bruyante et visible de l'espèce rendent peu probable la non-détection d'un grand nombre d'individus. La structure des âges utilisée pourrait également biaiser les résultats de fécondité annuelle. En effet, la fécondité estimée dans cette étude semble particulièrement faible comparée à d'autres populations introduites. Au Royaume-Uni, le nombre de jeunes à l'envol est proche de deux, par couple et par an ( $1.80 \pm 0.12$ ,  $n = 118$ ), tandis qu'en Israël, dont le climat semble plus similaire à celui de notre zone d'étude, les couples produisent environ 2 jeunes par an ( $2.25 \pm 0.20$ ,  $n = 52$ , Shwartz et al. 2009). Au vu de l'effectif de la population à l'issue de cette étude, il ne serait pas impossible que, sous un climat méditerranéen favorable, les couples de perruches à collier produisent deux nichées par an (Marchant 2016). Cependant, ce paramètre démographique apparaît difficile à obtenir. Comme relaté par plusieurs auteurs, les nids de perruches à collier sont très difficilement accessibles, se situant à des hauteurs pouvant atteindre plusieurs dizaines de mètres et l'entrée des cavités parfois impossible d'accès (Baptista et al. 1997, Strubbe and Matthysen 2009b). Considérant que le succès reproducteur est un paramètre essentiel à acquérir pour estimer la croissance future des



populations, des études sont nécessaires afin d'évaluer les moyens potentiels d'accéder à une telle information (e.g. nichoirs).

## 2.7 Conclusion

Les résultats de cette étude permettent, pour la première fois, d'estimer la taille ainsi que la dynamique de population de la Perruche à collier sur la ville de Marseille. Malgré une introduction très récente, cette population présente désormais un effectif proche de 2000 individus, la classant au rang de deuxième population française en termes d'effectif. La croissance de cette population montre un patron temporel classique chez une espèce exotique envahissante qui, suite à une période de latence après l'introduction, suivra une augmentation exponentielle. On peut donc s'attendre à une explosion démographique de la Perruche à collier dans les années à venir, et donc à un risque d'impact plus élevé.

La méthode du comptage aux dortoirs apparaît comme une solution efficace pour estimer la taille de la population. Cependant, les effectifs observés doivent être considérés comme minimum, cette méthode ayant tendance à sous-estimer la taille réelle. Plus chronophage, le suivi annuel de la reproduction permet cependant d'obtenir des informations spatiales nécessaires à l'étude des exigences écologiques et de la sélection de l'habitat de l'espèce. Dans un milieu méditerranéen dominé par la végétation basse et les conifères, ces informations sont essentielles afin d'estimer la distribution future de l'espèce et d'évaluer la compétition potentielle avec les espèces cavernicoles natives.



# Chapitre 3. Sélection Du site de nidification en milieu urbain

---







## 3 Sélection du site de nidification en milieu urbain

---

### 3.1 Contexte et sites d'études

L'étude de la sélection de l'habitat nécessite de définir une nomenclature qui soit à la fois pertinente pour l'espèce étudiée mais qui permette également sa reproductibilité. En milieux urbains, cette nécessité est d'autant plus forte du fait de l'hétérogénéité des classes d'occupations du sol et des disparités spatiales entre les villes. Jusqu'à récemment, la base de données CORINE Land Cover (CLC) était la source la plus fiable et la plus utilisée de cartes d'occupations du sol (Bossard et al. 2000, Büttner et al. 2004). Disponible gratuitement depuis 1990 et mise à jour en 2000, 2006 et 2012, CLC dispose d'une résolution spatiale de 100 m et d'une classification déclinée en 44 classes d'occupation du sol. Malgré sa disponibilité pour toute l'Europe, la classification employée ne contient que deux classes se référant à la densité du bâti. Consciente qu'une classification spécifique aux milieux urbains est nécessaire, l'Agence Européenne de l'Environnement (EEA) lance en 2006 l'Urban Atlas, dans le cadre de son projet *Global Monitoring for Environment and Security*. Cette base gratuite, mise à jour en 2014, contient les données spatiales pour toutes les villes européennes de plus de 50 000 habitants (EEA 2014). Parmi les 20 classes d'occupation du sol principalement extraites grâce aux images satellites SPOT 5, six se réfèrent à la densité d'urbanisation des milieux. Chaque unité spatiale y correspond à un patch urbain homogène d'une taille minimum de 0.25 hectare et définie selon des critères compositionnels et structurels. Par exemple, les unités urbaines sont délimitées en fonction de la proportion de surfaces imperméables. Tout en étant une simplification évidente des processus spatiaux complexes présents en milieux urbains, l'Urban Atlas permet toutefois une reproductibilité et une comparaison des études menées. Dans ce chapitre, l'utilisation de cette base de données permet d'analyser et de comparer la sélection de l'habitat de la Perruche à collier au sein de deux zones d'études en France, le Grand Paris et la ville de Marseille (Exemple de l'Urban Atlas pour la ville de Marseille, Figure 19).



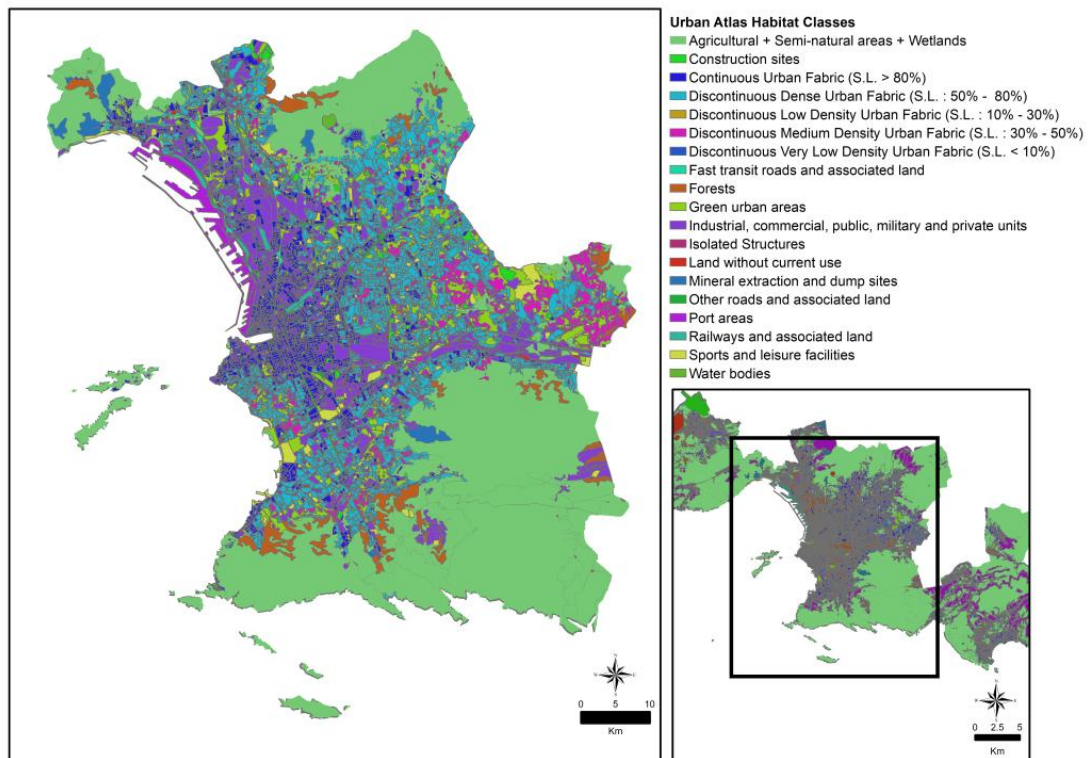


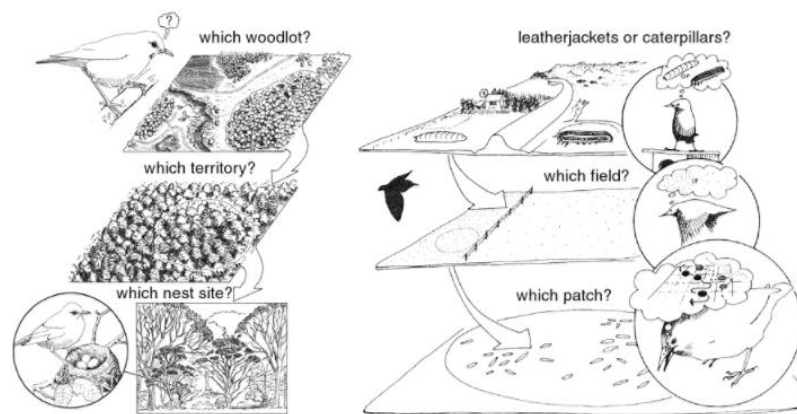
Figure 19 : Carte des classes d'habitats définies par l'Urban Atlas sur la ville de Marseille, France (Cette carte a été réalisée d'après les données de EEA 2014).

### 3.2 Problématique

Le processus de sélection de l'habitat consiste en une succession de décisions prises par l'organisme qui détermine son occurrence dans un lieu particulier. En utilisant l'exemple d'un oiseau forestier (à gauche dans la figure), la Figure 20 illustre la nature hiérarchique de la sélection de l'habitat, les individus choisissant tout d'abord une parcelle forestière, puis un territoire et enfin un site de nidification (Piersma 2012). Cette vision est cohérente avec la théorie de la hiérarchie qui prédit que des différents niveaux d'organisation vont émerger différents processus écologiques, et que les processus qui s'opèrent à grande échelle influencent les processus à petite échelle (Allen and Starr 1982). En étudiant la sélection de l'habitat à différentes échelles spatiales, il ne serait ainsi pas impossible de faire émerger des patrons spatiaux spécifiques pour chaque niveau d'organisation étudié (Levin 1992, Blondel 1995, Dungan et al. 2002). Chaque processus écologique peut, à divers degrés, être échelle-dépendant et les résultats obtenus pour une échelle donnée ne sont, en théorie, pas transférables à une autre (Wiens 1989, Bellehumeur and Legendre 1998, Scott et al. 2002 mais voir Coreau and Martin 2007). L'intégration hiérarchique de ces différents niveaux permet ainsi de mieux comprendre la nature des facteurs impliqués dans les processus écologiques. La théorie de la hiérarchie permet de prendre en compte la complexité des systèmes et de les décomposer en niveaux d'organisation par l'observation de différentes échelles de temps et d'espace. Dans cette approche, il est nécessaire de faire la distinction entre l'échelle, qui est



une mesure caractérisant la dimension spatiale et temporelle, et le niveau d'organisation, qui caractérise la place au sein d'une hiérarchie biotique (Turner and Gardner 1991). Les processus de sélection de l'habitat sont ainsi différents entre les échelles spatiales, qui sont elles-mêmes liées aux échelles temporelles. Par exemple, des choix de sites d'alimentation peuvent être faits très rapidement, en quelques minutes, en fonction de la disponibilité des ressources. En revanche, le choix d'un site de nidification est généralement stable sur une plus longue période de temps, en particulier pour les espèces fidèles à leur site de nidification au fil des années.



**Figure 20** : Approche échelle-dépendante de la sélection de l'habitat et des choix qui s'offrent aux individus pour la sélection d'un site de nidification (à gauche) ou d'une zone d'alimentation (à droite) (Tirée de Piersma 2012).

L'identification des différents niveaux varient selon les auteurs. Par exemple, Bergin distingue quatre niveaux : le niveau biogéographique, suffisamment étendu pour que les espèces soient confrontées à plusieurs climats et écosystèmes; le niveau régional, associé aux grands biomes tels que les déserts ou les savanes; le niveau du **macro-habitat**, qui correspond à la zone dans laquelle une population satisfait l'ensemble de ces besoins écologiques; et enfin le niveau du **micro-habitat** qui correspond à la zone autour du nid (Bergin 1992). Bergin définit ces niveaux par leur étendue, par exemple le macro-habitat correspond à une étendue de 100 km<sup>2</sup>. Cependant, l'identification de niveaux pertinents nécessite la prise en compte des caractéristiques spécifiques à l'espèce étudiée (Kotliar and Wiens 1990). Le processus ne sera en effet pas le même si on considère un oiseau migrateur ou un oiseau sédentaire, une espèce inféodée aux forêts ou une espèce généraliste en milieu urbain. De la même manière, les patrons d'activité et d'**utilisation des habitats** peuvent varier au cours du temps, en fonction du moment de la journée ou des saisons (Schooley 1994, Owen-Smith et al. 2010). La sélection aura, en ce sens, tendance à être dynamique et les préférences apparentes des organismes se doivent d'être précautionneusement interprétés comme dépendantes de leurs caractéristiques intrinsèques (e.g. comportement, facteurs génétiques, imprégnation natale) et de la période de leur cycle de vie. La période de



nidification apparaît particulièrement appropriée pour étudier les exigences des espèces en termes d'habitats. En effet, cette phase phénologique représente la plus contraignante dans la vie d'un organisme (Cody 1985).

Dans le cas des EEE, la compréhension des relations entre habitat et espèces est crucial dans la plupart des actions de gestion des populations (Aarts et al. 2008). En milieu urbain, dans lequel les organismes subissent de hauts niveaux de pollution, de stress et parfois un manque de ressources, la plasticité dans le choix d'un habitat peut se révéler un facteur important de succès (Wright et al. 2010, Sol et al. 2012a). Des différences peuvent être constatées au sein des individus, certains favorisant des sites à l'abri des prédateurs, d'autres des sites leur permettant d'accéder plus facilement aux ressources alimentaires (Latif et al. 2012, Barea 2012). Certaines espèces vont être considérées comme spécialistes, n'occupant qu'une faible variété d'habitats tandis que d'autres seront considérées comme généralistes, montrant une forte plasticité dans le choix de leur habitat (Newton 1998, De Kroon 2004).

Conformément à la théorie de la hiérarchie, la sélection de l'habitat de nidification de la Perruche à collier est, dans ce chapitre, étudiée à plusieurs niveaux d'organisation : à l'échelle du macro-habitat, à l'échelle du patch de nidification (dans un rayon de 25 m autour des nids) et à l'échelle du micro-habitat (caractéristiques de l'arbre et de la cavité occupés). L'objectif de l'**Article 2** est d'étudier l'amplitude de la niche écologique et les exigences écologiques de la Perruche à collier, à plusieurs échelles spatiales, durant sa phase de nidification en milieu urbain. Par l'utilisation de plusieurs indices statistiques, il s'agit ici de répondre aux questions suivantes :

- (1) L'espèce est-elle généraliste ou spécialiste dans le choix de son habitat de nidification ?
- (2) Quelles sont les facteurs qui influencent la sélection du patch de nidification ?
- (3) Existe-t-il des différences au sein des populations introduites ?



**Article 2 : Nest-site selection and niche breadth of introduced populations of the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* in urban areas**

---

**Marine Le Louarn, Diederik Strubbe, Magali Deschamps-Cottin, Philippe Clergeau**

En préparation pour soumission à *The Condor*



## Introduction

In human-perturbed systems, such as urban environments, habitat generalism may be an important trait in determining the ability of species to persist and spread (Sol et al. 1997, Marvier et al. 2004). Habitat generalist species have broad habitat amplitudes, with no clear habitat preferences and can behave as opportunistic species, preferentially colonizing habitats offering more resources (Robbins et al. 1989, Magura et al. 2003). Nest-site selection studies aim to characterize the habitat required by vertebrate species to breed on a variety of scales, from a few square meters (e.g. Anteau et al. 2012) to several kilometers (e.g. Catry et al. 2013). Such studies are particularly of interest for conservation issues by identifying the habitat requirements in urban environments of declining breeder (Radhamany et al. 2016) and for evaluating the potential spread of range-expanding species (Clergeau 1995, Martens and Woog 2017). The choice of a nest site is a vital component in the reproduction and survival of birds, providing micro-requirements such as a thermal insulation and a refuge against predators (Cody 1985, Massaro et al. 2013, Deeming and Pike 2015). Nest locations may reflect selection for safe places to minimize failure, in habitats offering closed resources such as food (Cancellieri and Murphy 2014).

A number of studies have identified microhabitat characteristics on which nest-site selection is based. For example, some species exhibit a preference in their nest orientation, generally for thermoregulation reasons, such as Gila Woodpeckers *Melanerpes uropygialis* and Gilded Flickers *Colaptes chrysoides* in the southwestern US which tend to create nest holes that are oriented towards the north as north-oriented nests tend to remain cooler (Inouye et al. 1981, Zwartjes and Nordell 1998). In contrast, the Tree Swallow *Tachycineta bicolor* prefers south-oriented nest cavities in order to increase the temperature in the nest (Lumsden 1986). For some species, nest-site selection may be based on the height of the tree. For example, the Monk parakeet *Myiopsitta monachus*, introduced in Florida, chose to nest in taller trees than were generally available (Burger and Gochfeld 2005). Some species prefer to nest in a specific tree species (e.g. Emison et al. 1994, Hooge et al. 1999). Finally, nest-site selection may also be based on the habitat immediately around the nest tree.

For cavity-nesting birds, which have to deal with a general lack of nesting places in urban environments, nesting behavior appears particularly crucial as cavities with certain characteristics may be of higher quality than others. Cockle et al. (2015) found that cavity characteristics have a more important role than habitat in survival rates of birds. To decrease the predation pressure, selection should favor cavities higher from the ground (nest height hypothesis, Li and Martin 1991) and further from edges (Fisher and Wiebe 2006). In urban areas, where cavities are generally more spatially scattered than in other systems (Newton 1994, Davies et al. 2009), behavioral plasticity may represent a major trait allowing species to successfully fulfill all of their ecological requirements. In the case of introduced species, habitat generalism, associated with a higher tolerance to new environments, has been linked



to a higher probability of establishment and spread (Cassey et al. 2004c, Blackburn et al. 2009b).

Here, we aimed to study habitat breadth and nest-site selection of an exotic species, the ring-necked parakeet *Psittacula krameri*, native from Asia and sub-Saharan Africa and widely introduced in Europe. With at least 85 000 individuals, this species is now established in more than ten countries outside its native range (Pârâu et al. 2016). The ring-necked parakeet nests in tree cavities, natural ones or excavated by primary cavity species, and building holes, with a middling entrance size (4-8 cm, Strubbe and Matthysen 2009b). As it is commonly thought that cavity is a scarce resource in urban environments, competition between this parakeet and native birds may occur, as suggested by previous studies conducted in Belgium (Strubbe and Matthysen 2007, 2009b). Given that the ring-necked parakeet may display aggressive behaviors leading native fauna to avoid its vicinity (see Chapter 5 in this manuscript but also Peck et al. 2014), more knowledge about the ecological nesting requirements of this parakeet and how it deals with the urban environments is needed. In France, the largest breeding populations are localized in the south of the country, within the city of Marseille, and within *Grand Paris*. These populations are particularly good candidates to study and compare habitat selection and breadth. Indeed, the ring-necked parakeet has been introduced in the 1970s in *Grand Paris* and way more recently in the city of Marseille (around the middle of the 1990's). Thus, the analyses of these populations may provide highlights on the possible differences in ecological requirements. These populations also provide an important study group because of their increasing demographic growth. Moreover, in Marseille, the spatial expansion of *Ceratocystis platani*, a fungus responsible for the *Platanus*-specific lethal canker stain disease, forces to remove infected trees and may increase competition for cavity between bird species.

In this study, we studied habitat breadth and preferences of the ring-necked parakeet, expecting to find a proportional use of habitats with their availability. We also measured nest patch and microhabitat characteristics to find out more about nesting requirements in urban areas as part of a wider study on the ecology of this species. Our goals were to assess the factors which influence nest-site selection by the ring-necked parakeet at different scales and to compare its niche breadth with other introduced populations of this species in Europe. Specifically, we tested the following hypotheses: (1) The ring-necked parakeet has a broad niche breadth regarding the nest-site characteristics and (2) At the scale of the nest-patch, the habitat in which they choose to breed is not random. We expected a wide range of values regarding the characteristics of the nest-site.

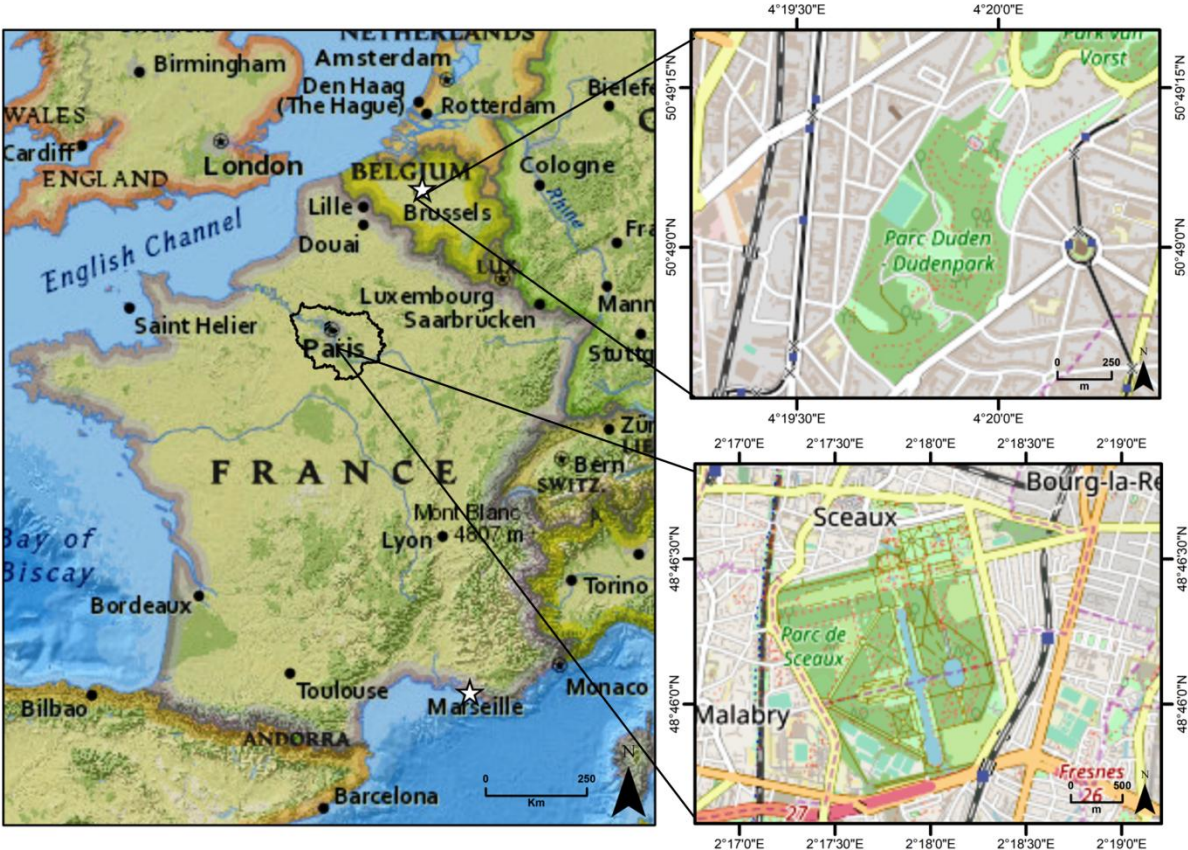
## Study area

Ring-necked parakeet's habitat selection was studied within three cities: (1) Marseille, in the south of France, (2) *Grand Paris*, in the north of France and (3) Brussels, in the north of Belgium. With an estimated human population of 855 000, Marseille is the second most





populous city in the country. At the north, east and south, this coastal city is surrounded by calcareous massifs which border directly onto the urbanized part and, unlike the majority of big Mediterranean cities, the rural fringe area is almost absent. The climate is Mediterranean i.e. relatively warm dry summers and temperate rainy winters. The *métropole du Grand Paris* is located in the north of France and it includes the capital of the country, Paris. The climate is oceanic i.e. relatively cool summers and winters, with a monthly mean annual temperature of 22°C in the warmest month and above 0°C in the coldest month. In this study, analyses were performed at the scale of this metropolitan area and at the scale of an urban park, the park of Sceaux which has an approximate area of 184 hectares. This park is classified as a Natural Zone of Ecological Interest, Fauna and Flora (ZNIEFF) and Sensitive Natural Zone (ENS). Finally, Brussels is located in Belgium and the climate is oceanic. In this study, we focused our analyses on the Dudenpark, located in the Brussels-Capital Region, more precisely in the municipality of Forest. This urban park covers an area of 26 hectares and is located in urbanized areas. The vegetation is dominated by mature Beech (types *Milio-Fagetum* and *Fago-Quercetum*).



**Figure 1:** Location of the study areas and sites. The map on the left displays the three study areas: Marseille (white star) and *Grand Paris* (black line) in France and Brussels (white star) in Belgium. Maps on the right display detailed localizations of the two study sites, the park of Sceaux and the Dudenpark.



## Methods

To study macrohabitat preferences and breadth of the ring-necked parakeet within the city of Marseille, we first compiled breeding occurrences of the ring-necked parakeet from the database of the regional antenna of the French Bird Protection League, a national network which compiles observations made by volunteers (Collectif, in <http://www.faune-paca.org>, subject to a convention and extracted on December 2014). In order to reduce possible localization errors, we verified that all breeding occurrences were located within a circular buffer of 5 m around a tree or a building (i.e. most representative locations for urban cavity-nesting birds) using ArcMap 10.2.2. (ESRI 2014). From December 2014 to April 2015, field surveys were conducted in order to verify all breeding occurrences extracted from the database. To ensure an equal sampling time of different parts of the city, the study area was divided into a regular grid with a spatial resolution of 1 km and each cell was visited once during a 30 min period. Cavities were deemed occupied if we observed parakeets inside cavities and/or a male feeding a female located within the cavity and/or in case of individuals showing physical signs of breeding (i.e. damaged tail feathers and/or incubation patch). When no parakeets were observed, we used a stick to tap on trees where nests were recorded in the database, following Strubbe & Matthysen (2009b), in order to verify the presence of breeding parakeets (as tapping on trees may cause breeding parakeets to leave the nest or appear at the entrance of the cavity). Breeding localities in *Grand Paris* were extracted from the database created as part of a project led by P. Clergeau. Between 2009 and 2014, all observations of ring-necked parakeets, including breeding localities were collected and more detailed can be found in Clergeau et al. (2015). In total, 234 and 252 breeding localities of ring-necked parakeets were found during the study respectively within Marseille and *Grand Paris*. In order to make comparisons possible between study areas, we used the Urban Atlas geo-dataset, a pan-European land-use database produced by the European Environment Agency (EEA 2014). This freely available dataset allowed us to classify the different habitats within the study areas, to assess their availability and their use by the ring-necked parakeet (detailed descriptions of habitat classes can found in Annexe S2, Table S2.1. in the present manuscript).

To study nest-patch and microhabitat selection, field surveys were conducted from December 2014 to April 2015 in Marseille. We selected nests found within urban parks, to avoid potential confounding factors present in other habitats, on the basis of ease of access and, in order to avoid pseudoreplication, at least 500 m from other nest sites. In total, 29 nest sites were investigated in detail. For comparison with occupied nests, 29 available but not occupied cavities (control non-nest sites) were selected by following a random compass bearing to a distance of 500 m from the focal nests. As the ring-necked parakeet is able to enlarge pre-existing cavities, we only choose those with an approximatively entrance size less than 10 cm. At the scale of the nest patch, a total of seven variables were calculated for every occupied and random cavity. The Psittaciformes, which include the ring-necked



parakeets, have a relatively poor vision in low-light conditions (Birkhead 2013). This trait suggests that nesting sites would be especially vulnerable to nocturnal predators such as, in our study area, the tawny owl *Strix aluco*. We thus included the number of light sources (i.e. streetlights, spotlights on buildings' walls), the distance to the nearest source of light and the cumulative intensity of every source of light within a 25m-radius, extracted from the municipality database. Using ArcMap 10.2.2. and ortho-imagery, we also calculated the distance to the nearest building and to the nearest roads, and measured the canopy cover within a 25m-radius. We recorded the number of exotic tree species known to be consumed by the ring-necked parakeet on the field within a 25m-radius, and later by checking the municipality database.

To study microhabitat selection, we recorded the location of the nest tree using a hand-held GPS and measured for each occupied and random cavity six characteristics. These included the tree genus (or species when possible), the cavity position (i.e. trunk or branch), the orientation (cardinal and intermediate directions), the cavity origin (built by primary cavity nesters or natural), the height of the cavity and the diameter at breast height (DBH) of trees. In order to study more extensively the microhabitat selection of different populations, we measured the same cavity characteristics within an urban park in *Grand Paris*, the park of Sceaux, using the same methodology. This park has been selected because it is mainly composed of old and large trees, highly suitable for parakeet's nesting and because of the high density of breeding ring-necked parakeets, the first breeding pair located in 2003. In total, 63 occupied cavities were measured. The high density of breeding parakeets but also of other cavity-nesting species did not allow us to find a sufficient amount of suitable random cavities. Only the characteristics of occupied cavities were thus measured. Field surveys were conducted during spring 2015. Finally, we used the dataset from a previous study carried out in 2004 in the Dudenpark in Brussels which provides the same characteristics of 45 occupied cavities (For details, see Strubbe and Matthysen 2009b).

## **Statistical Analysis**

### **Habitat breadth and preferences**

To assess the habitat breadth of the ring-necked parakeet population at the scale of Marseille and *Grand Paris*, the proportional similarity index (PS, Schoener 1968, Feinsinger et al. 1981) was calculated:

$$PS = 1 - 0.5 \sum | p_i - q_i | \quad (1)$$

Where  $p_i$  is the proportion of habitat  $i$  out of all habitats, and  $q_i$  is the proportion of habitat  $i$  available to the population. The value of PS varies from 1 for the maximum habitat breadth (i.e. the population uses habitats proportionally to their availability) to  $[\min q_i]$  for the narrowest possible habitat use (i.e. the population is specialized in the rarest habitat).



Habitat preferences of ring-necked parakeets were determined by comparing the use-ratio and the availability-ratio using the  $\chi^2$  goodness-of-fit with Williams's correction and under the hypothesis that the ring-necked parakeet utilizes each habitat classes proportionally to their occurrence within the study area. If a statistical difference was found between the utilization and the availability of habitats, the Bonferroni's confidence intervals were calculated for each habitat classes in order to determine the avoided or preferred habitats:

$$p_i - Z_{\alpha/2k} \sqrt{p_i(1-p_i)/n} \leq P \leq p_i + Z_{\alpha/2k} \sqrt{p_i(1-p_i)/n} \quad (2)$$

where  $p_i$  is the same than above,  $n$  is the sample size and  $Z_{\alpha/2k}$  is the upper standard normal table value corresponding to a probability tail area of  $\alpha/k$  with  $\alpha = 0.05$  and  $k$  the number of classes tested. For each habitat, if the expected proportion of use  $P_i$  did not lie within the interval, we concluded that the expected and actual utilization were significantly different and assessed whether the habitat classes was avoided or preferred.

### Nest patch selection

To evaluate if the habitat characteristics at the scale of the nest-patch surrounding parakeets' nests were different from non-occupied patches, we compared occupied and random sites. All variables were tested for normality using the Shapiro-Wilks test and Levene's test for homogeneity of variance (Conover 1999, Sokal and Rohlf 2012). Variables that did not meet the assumptions of normality were transformed prior to parametric analysis. Normally distributed variables were analyzed using paired sample  $t$ -test, those not meeting normality assumptions after transformations were analyzed using the Mann-Whitney test. Discriminant Function Analysis (DFA) was used to explore the specific influence of each variable in discriminating between nest sites and non-nest sites.

### Microhabitat selection

Comparison between random and occupied cavities was made using the Mann-Whitney test for the height of the cavity and the DBH of trees, and  $\chi^2$  for tree species, origin, position and type comparisons.

The niche breadth of a species describes the dispersion of resource use along with a niche dimension and is, therefore, a measure for generalization versus specialization. Many indices are available, but Levin's measures of niche breadth, which do not require the availability of resources, are among the most used diversity indicators. The standardized Levin's index ( $B'$ , Colwell and Futuyma 1971) with values ranging from 0 (narrow niche) to 1 (broad niche) was employed to measure the niche breadth at cavity scale for the three studied populations and calculated as follows:

$$B' = \frac{1}{(n-1)} \left[ \frac{1}{\sum p_i^2} - 1 \right] \quad (3)$$



Where  $n$  is the number of different states of the studied resource and  $p_i$  is the proportion of nests found in the  $i^{\text{th}}$  state of the studied resource. The Kruskal-Wallis test with a Bonferroni's correction was used to compare mean niche breadth values of the three populations for the six cavity characteristics.

## Results

### Habitat breadth and preferences

In Marseille, nests were localized in ten different habitats among the 19 available (Fig. 2, Table 1): Green urban areas (32.9 %), dense residential areas (21.4 %), medium residential areas (10.7 %), riparian areas (10.7 %), street trees (7.7 %), industrial and commercial areas (7.3 %), agricultural and semi-natural areas (3.8 %), isolated structures (3 %), sports facilities (1.3 %) and forests (1.3 %).

In *Grand Paris*, nests were localized in 12 different habitats among the 20 available (Fig. 3, Table 2): Green urban areas (45.2 %), industrial and commercial areas (12.7 %), dense residential areas (9.5 %), forests (7.9 %), street trees (6.3 %), medium residential areas (3.9 %), agricultural and semi-natural areas (3.9 %), railways (3.2 %), riparian areas (2.4 %), continuous urban (2.4 %), sports facilities (1.6 %) and low residential areas (0.6 %).

In both study areas, preferred breeding habitats were a non-random subset of the available habitats, with a significant difference found between their use and their availability (Marseille:  $\chi^2 = 492.55$ ,  $df = 18$ ,  $p < 2.2e-16$ ; *Grand Paris*:  $\chi^2 = 823.66$ ,  $df = 19$ ,  $p\text{-value} < 2.2e-16$ ). Although the PS index value (Marseille:  $PS = 0.47$ ; *Grand Paris*:  $PS = 0.33$ ) appears to indicate medium utilization of different classes of habitat, the ring-necked parakeet exhibit preferences while avoiding others. Within both of the study areas, the Bonferroni's confidence intervals (Table 1 and Table 2) showed that green urban areas were used significantly more than expected while agricultural and semi-natural areas, the predominant habitat within the study areas, were used significantly less than expected. In Marseille, breeding pairs used medium residential areas, riparian areas and isolated structures significantly more than expected. In *Grand Paris*, they significantly preferred to breed in sites surrounding railways and industrial/commercial areas while avoiding forests.



**Table 1:** Summary of availability of habitat classes, their use by the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* within the city of Marseille, France and Bonferroni's confidence intervals for utilization of habitat classes. Cells highlight in red represent avoided habitat classes and cells in green preferred habitats.

Habitat classes	Total coverage (km2)	Proportion of total coverage (Availability)	Number of breeding pairs observed	Proportion observed (Use)	Expected number of breeding pairs	Expected proportion of usage ( $P_i$ )	Confidence intervals
Green urban areas	12.76	0.05	77	0.33	13	0.05	$0.19 \leq P_i \leq 0.50$ *
Dense Residential areas	41.80	0.18	50	0.21	42	0.18	$0.11 \leq P_i \leq 0.38$
Medium Residential areas	8	0.03	25	0.11	8	0.03	$0.04 \leq P_i \leq 0.26$ *
Riparian areas	1.25	0.005	25	0.11	1	0.005	$0.04 \leq P_i \leq 0.26$ *
Street trees	13.39	0.06	18	0.08	13	0.06	$0.02 \leq P_i \leq 0.22$
Industrial/Commercial/Public areas	23.92	0.10	17	0.07	24	0.10	$0.02 \leq P_i \leq 0.22$
Agricultural_Semi-natural areas	92.01	0.39	9	0.04	92	0.39	$0.01 \leq P_i \leq 0.17$ *
Isolated structures	0.25	0.001	7	0.03	0	0.001	$0.01 \leq P_i \leq 0.16$ *
Sport facilities	4.67	0.02	3	0.01	5	0.02	$0.001 \leq P_i \leq 0.13$
Forests	6.47	0.03	3	0.01	6	0.03	$0.001 \leq P_i \leq 0.13$
Low Residential areas	0.35	0.001	0	0	0	0.002	$0 \leq P_i \leq 0.11$
Very Low Residential areas	0.02	0.0001	0	0	0	0.0001	$0 \leq P_i \leq 0.11$
Construction sites	1.78	0.01	0	0	2	0.008	$0 \leq P_i \leq 0.11$
Continuous urban	19	0.08	0	0	19	0.08	$0 \leq P_i \leq 0.11$
Fast transit roads	1.18	0.005	0	0	1	0.005	$0 \leq P_i \leq 0.11$
Land without use	0.80	0.003	0	0	1	0.003	$0 \leq P_i \leq 0.11$
Mineral extraction and dump sites	2.60	0.01	0	0	3	0.01	$0 \leq P_i \leq 0.11$
Port areas	2.81	0.01	0	0	3	0.01	$0 \leq P_i \leq 0.11$
Railways	1.72	0.007	0	0	2	0.007	$0 \leq P_i \leq 0.11$

$\chi^2 = 492.55$ ,  $df = 18$ ,  $p < 2.2e-16$

\* Indicates a difference at the 0.05 level of significance



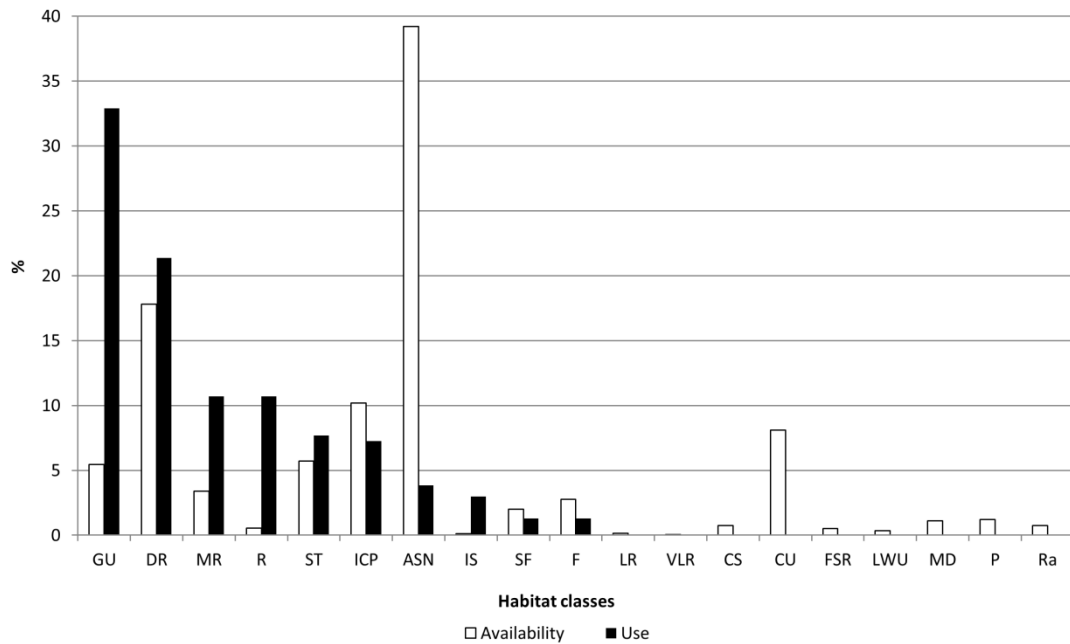
**Table 2:** Summary of availability of habitat classes, their use by the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* within *Grand Paris*, France and Bonferroni's confidence intervals for utilization of habitat classes. Cells highlight in red represent avoided habitat classes and cells in green preferred habitats.

Habitat classes	Total coverage (km2)	Proportion of total coverage (Availability)	Number of breeding pairs observed	Proportion observed (Use)	Expected number of breeding pairs	Expected proportion of usage (Pi)	Confidence intervals
Green urban areas	207.21	0.02	114	0.45	4	0.02	0.29 ≤ Pi ≤ 0.62 *
Dense Residential areas	419.96	0.03	24	0.1	9	0.03	0.03 ≤ Pi ≤ 0.24
Medium Residential areas	344.4	0.03	10	0.04	7	0.03	0.008 ≤ Pi ≤ 0.17
Riparian areas	137.06	0.01	6	0.02	3	0.01	0.003 ≤ Pi ≤ 0.15
Street trees	357.14	0.03	16	0.06	8	0.03	0.02 ≤ Pi ≤ 0.20
Industrial/Commercial/Public areas	526.11	0.04	32	0.13	11	0.04	0.05 ≤ Pi ≤ 0.28 *
Agricultural_Semi-natural areas	6285.07	0.53	10	0.04	133	0.53	0.008 ≤ Pi ≤ 0.17 *
Isolated structures	34.49	0.003	0	0	1	0.003	0 ≤ Pi ≤ 0.11
Sport facilities	173.21	0.01	4	0.02	4	0.01	0.002 ≤ Pi ≤ 0.13
Forests	2776.52	0.23	20	0.08	59	0.23	0.02 ≤ Pi ≤ 0.22 *
Low Residential areas	182.16	0.01	2	0.008	4	0.01	0.0004 ≤ Pi ≤ 0.12
Very Low Residential areas	17.12	0.001	0	0	0	0.001	0 ≤ Pi ≤ 0.11
Construction sites	21.25	0.002	0	0	0	0.002	0 ≤ Pi ≤ 0.11
Continuous urban	226.41	0.02	6	0.02	5	0.02	0.003 ≤ Pi ≤ 0.15
Fast transit roads	35.11	0.003	0	0	1	0.003	0 ≤ Pi ≤ 0.11
Land without use	14.42	0.001	0	0	0	0.001	0 ≤ Pi ≤ 0.11
Mineral extraction and dump sites	42.94	0.004	0	0	1	0.004	0 ≤ Pi ≤ 0.11
Port areas	7.67	0.001	0	0	0	0.001	0 ≤ Pi ≤ 0.11
Airports	63.83	0.005	0	0	1	0.005	0 ≤ Pi ≤ 0.11
Railways	53.38	0.004	8	0.03	1	0.004	0.006 ≤ Pi ≤ 0.16 *

$\chi^2 = 823.66$ ,  $df = 19$ ,  $p$ -value < 2.2e-16

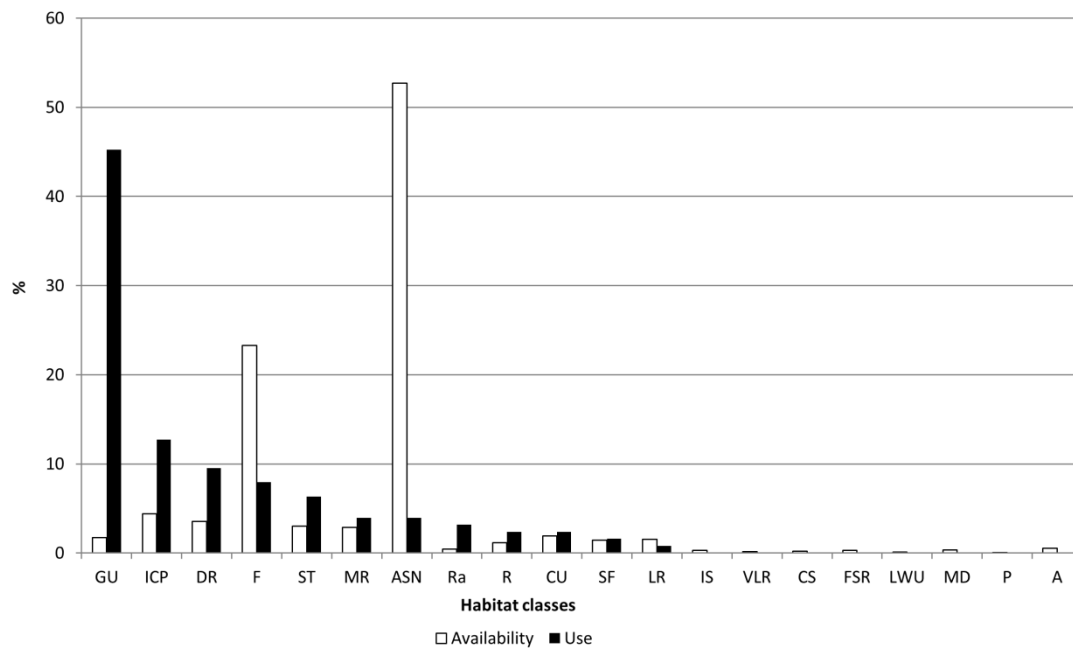
\* Indicates a difference at the 0.05 level of significance





**Figure 2:** Availability and use of different habitats by breeding pairs of ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in Marseille, France.

(GU: green urban areas, DR: dense residential areas, MR: medium residential areas, R: riparian areas, ST: street trees, ICP: industrial, commercial and equipment areas, ASN: agricultural and semi-natural areas, IS: isolated structures, SF: sport facilities, F: forests, LR: Low Residential areas, VLR: Very Low Residential areas, CS: Construction sites, CU: Continuous urban areas, FSR: Fast transit roads and associated trees, LWU: Lands without use, MD: Mineral extraction and dump sites, P: Port areas, Ra: Railways and associated structures).



**Figure 3:** Availability and use of different habitats by breeding pairs of ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in Grand Paris, France.

(GU: green urban areas, DR: dense residential areas, MR: medium residential areas, R: riparian areas, ST: street trees, ICP: industrial, commercial and equipment areas, ASN: agricultural and semi-natural areas, IS: isolated structures, SF: sport facilities, F: forests, LR: Low Residential areas, VLR: Very Low Residential areas, CS: Construction sites, CU: Continuous urban areas, FSR: Fast transit roads and associated trees, LWU: Lands without use, MD: Mineral extraction and dump sites, P: Port areas, Ra: Railways and associated structures).





## Nest patch selection

Nest sites significantly differed from random sites for three variables among seven (Table 2). Within urban parks, ring-necked parakeets tended to select nest sites with a higher number of artificial light sources (Mann-Whitney test:  $z = 4.44$ ,  $p < 0.0001$ ) and which achieve the greatest luminous efficacy than random sites (Mann-Whitney test:  $z = 4.45$ ,  $p < 0.0001$ ). They also tended to nest closer to the sources of light ( $t$ -test:  $t = 5.204$ ,  $p < 0.0001$ ). There was no significant difference between the distance to buildings ( $t$ -test:  $t = 1.45$ ,  $p = 0.152$ ), the number of exotic tree species (Mann-Whitney test:  $z = 1.08$ ,  $p = 0.28$ ), the canopy cover ( $t$ -test:  $t = 1.22$ ,  $p = 0.23$ ) and the distance to roads ( $t$ -test:  $t = 1.83$ ,  $p = 0.07$ ) between occupied and random sites.

**Table 2:** Group means of habitat variables and significance values ( $t$ -test or Mann-Whitney test) for comparisons between occupied and random nest patches in Marseille, France.

Variables (units)	Group Means ( $\pm$ SD)		Occupied VS Random
	Occupied	Random	$p$
Number of light sources	1.65 ( $\pm$ 1.20)	0.48 ( $\pm$ 1.21)	< 0.0001
Light intensity (Watts)	229 ( $\pm$ 242.16)	74.66 ( $\pm$ 241.17)	< 0.0001
Distance to the nearest light sources (m)	23.35 ( $\pm$ 26.47)	58.8 ( $\pm$ 38.95)	< 0.0001
Distance to the nearest buildings (m)	34.57 ( $\pm$ 32.53)	38.37 ( $\pm$ 21.23)	0.15 (NS <sup>1</sup> )
Number of exotic tree species	0.76 ( $\pm$ 1.53)	0.34 ( $\pm$ 1.17)	0.28 (NS)
Canopy cover (m <sup>2</sup> )	917.17 ( $\pm$ 431.55)	1065.91 ( $\pm$ 497.25)	0.22 (NS)
Distance to nearest roads (m)	64 ( $\pm$ 68.90)	77.84 ( $\pm$ 49.89)	0.07 (NS)

<sup>1</sup>NS: Non-Significant

DFA was used to evaluate the capacity of variables to discriminate between used and random nest sites. Significant differences between occupied and random nest sites at the nest patch scale were founded (DFA: Wilk's lambda,  $\lambda = 0.69$ ,  $df = 7$ ,  $p < 0.05$ ). The DFA correctly classified 79.31% of the occupied sites and 89.66% of the random sites for an overall accuracy of 84.48%. Based on the strength of their correlations with the discriminant function (eigenvalue = 0.56, Bartlett test:  $F = 19.71$ ,  $p < 0.05$ ), the distance to the nearest light sources, the number of light sources and the light intensity were characteristics that contributed most to the nest patch discrimination between occupied and random sites (standardised canonical discrimination function coefficients (SCDFC)  $> \pm 0.4$ , Table 3). To a lesser extent, the canopy cover, the number of exotic tree species and the distance to nearest roads also contributed to nest patch differences (SCDFC  $< \pm 0.3$ ). The seven variables produced a single highly significant canonical function that accounted for 100% of the variation found in the samples.



**Table 3:** Correlation of selected microhabitat characteristics from nest sites of the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* and random sites (n = 58) with discriminant function (Eigenvalue = 0.56, Bartlett test:  $F = 19.71, p < 0.05$ ).

Variables (units)	r
Number of light sources	0.791
Light intensity (Watts)	0.552
Distance to the nearest light sources (m)	-0.851
Distance to the nearest buildings (m)	-0.125
Number of exotic tree species	0.273
Canopy cover (m <sup>2</sup> )	-0.287
Distance to nearest roads (m)	-0.208

### Microhabitat selection

Table 4 summarized measured microhabitat characteristics within the three study areas. Within Marseille and the Dudenpark, parakeets breed in majority respectively in *Platanus* sp. (94%, n = 29) and *Fagus* sp. (98%, n = 45). However, in Marseille, no significant differences were found between random and occupied cavities regarding tree species ( $\chi^2 = 4.3, df = 3, p = 0.22$ ). No significant differences were also found regarding the others characteristics measured: the position of the cavity ( $\chi^2 = 1.02, df = 1, p = 0.31$ ), the orientation ( $\chi^2 = 11, df = 7, p = 0.14$ ), the origin ( $\chi^2 = 6e-04, df = 1, p = 0.98$ ), the height of cavities (Mann-Whitney test:  $z = 82.5, p < 0.09$ ) and the DBH of trees (Mann-Whitney test:  $z = 109, p < 0.50$ ).

**Table 4:** Proportion of use of microhabitat characteristics by the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* nests in the urban parks of Marseille, in the Sceaux Park (France) and Duden Park (Belgium).

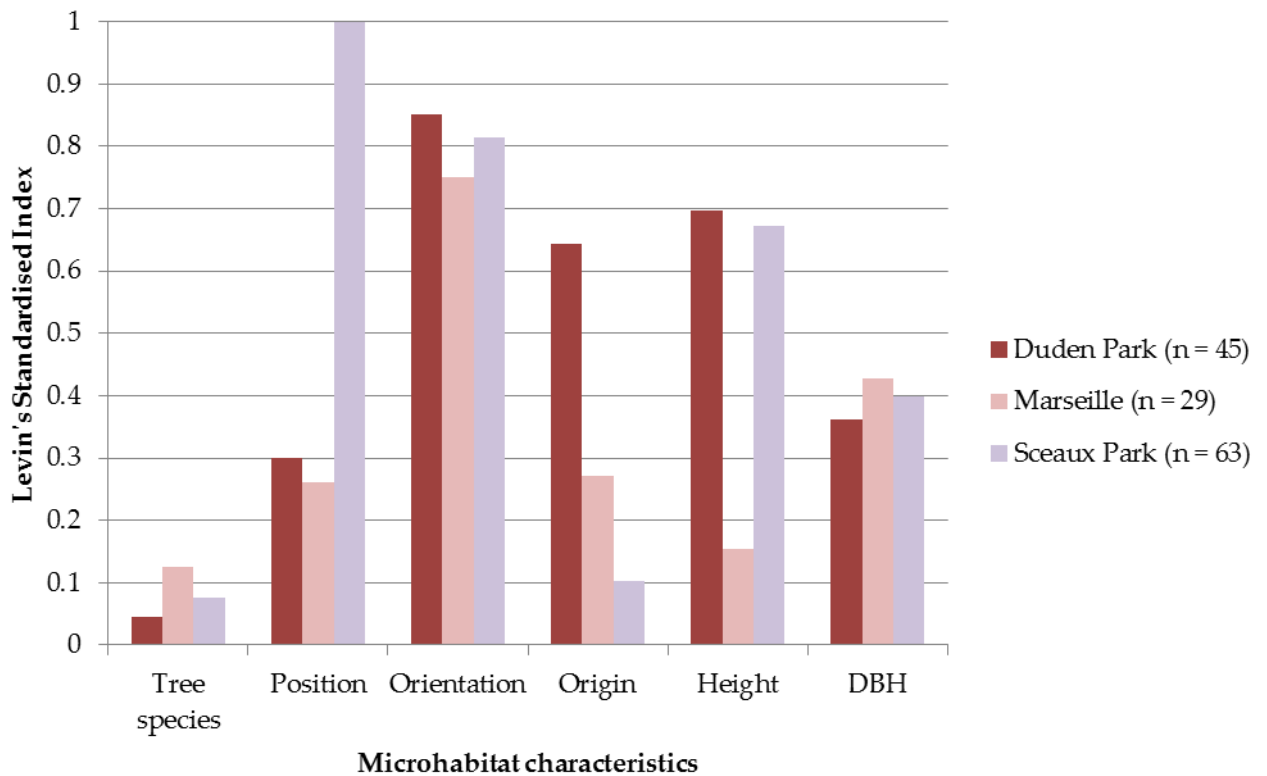
Microhabitat characteristics	Marseille (Colonized urban parks, n = 29)	Bruxelles (Duden Park, n = 45)	Grand Paris (Sceaux Park, n = 63)
<b>Tree species</b>			
<i>Platanus</i> sp.	0.94	0	0.87
<i>Quercus</i> sp.	0	0	0.03
<i>Fraxinus</i> sp.	0.06	0.02	0.06
<i>Aesculus hippocastanum</i>	0	0	0
<i>Fagus</i> sp.	0	0.98	0
<i>Populus</i> sp.	0	0	0.02
<i>Ailanthus</i> sp.	0	0	0.02
<b>Orientation</b>			
West	0.04	0.09	0.14
East	0.12	0.16	0.19
North	0.09	0.04	0.16
South	0.2	0.20	0.19
Southwest	0.25	0.18	0.08
Southeast	0.12	0.13	0.11



Northwest	0.14	0.11	0.02
Northeast	0.04	0.09	0.11
<b>Position</b>			
Branch	0.88	0.13	0.51
Trunk	0.12	0.87	0.49
<b>Origin</b>			
Natural	0.88	0.27	0.95
Secondary	0.12	0.73	0.05
<b>Height of the cavity (m)</b>			
0 to 5	0.18	0.11	0.05
5 to 10	0.76	0.36	0.27
10 to 15	0.03	0.20	0.27
15 to 20	0.03	0.29	0.14
20 to 25	0	0.04	0.10
25 to 30	0	0	0.14
30 to 35	0	0	0.03
<b>DBH (cm)</b>			
0 to 50	0	0.09	0
50 to 100	0	0	0
100 to 150	0.03	0	0.03
150 to 200	0.18	0.02	0.07
200 to 250	0.33	0.36	0.10
250 to 300	0.15	0.22	0.08
300 to 350	0.12	0.27	0.38
350 to 400	0.04	0.02	0.20
400 to 450	0	0.02	0.07
> 450	0.15	0.00	0.07

Niche breadth was calculated using Levin's standardized Index ( $B'$ , Eq. 3) for the three study areas (Fig. 4). Values ranged from 0.04 to 1. The lowest values were found in the three study areas for the tree species (Dudenpark:  $B' = 0.04$ , Marseille:  $B' = 0.12$ , Sceaux Park:  $B' = 0.07$ ), indicating a narrow niche for this microhabitat characteristics. A narrow niche was also found for the height of occupied cavities in Marseille ( $B' = 0.15$ ) where parakeets breed mainly in 5 to 10 m above the ground, and for the origin in Sceaux ( $B' = 0.10$ ), where natural cavities were preferred. The highest values were found at the Dudenpark and in Marseille for the orientation of the cavity, with values respectively equal to 0.85 and 0.75, and at the Sceaux Park for the position of the cavity ( $B' = 1$ ) indicating a broad niche for these characteristics, breeding parakeets choosing to nest in almost equal proportions in branches or trunks (Table 4). At three sites, breeding parakeets display medium to low values of niche breadth regarding the DBH of trees used. No statistical differences were found in niche breadth among areas (Kruskal-Wallis:  $K = 0.71$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.7$ ).





**Figure 4:** Levin's standardized index of niche breadth for three introduced populations of the ring-necked parakeet *Psittacula krameri*. No statistical differences were found in niche breadth among areas (Kruskal-Wallis:  $K = 0.71$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.7$ ).

## Discussion

In this study, we analyzed habitat and nest-site selection of the ring-necked parakeet, an exotic and expanding species throughout Europe. The ring-necked parakeet showed great selectivity for habitat types. The majority of breeding pairs were found in green urban areas and in dense residential areas (with an average degree of soil sealing > 50-80%) despite the spatial predominance of agricultural and semi-natural areas. By selecting these two habitats significantly more than their respective availability, the ring-necked parakeet displays a strong specialization which may have resulted from an innate response to certain proximal cues of these habitats. Indeed, old and large trees, which contain more cavities and foraging opportunities, may be of the higher amount in green urban areas. Another explanation for the preference for urbanized and green urban areas could be linked to food availability. Foraging opportunities such as a higher abundance of bird feeders may be present in densely inhabited areas as dense residential zones. Previous studies found that the ring-necked parakeet had extensive use of this anthropogenic food (Clergeau and Vergnes 2011) and prefers to forage close to its nest sites (Strubbe and Matthysen 2011). Managed urban parks may also tend to have increased plant species richness, largely due to exotic trees. This greater diversity may induce suitable food resources available throughout the year (Chace and Walsh 2006). This is particularly true for the city of Marseille, where urban parks have



been shaped on historical bastide (small castles) domains (Roncayolo 1997). As founded by Claes and Matthysen (2005), exotic tree species provided more than 30% of the parakeets' diet in Brussels.

At the scale of the nest-patch, variables related to anthropogenic lights were the single-most important predictors of habitat selection. We found that breeding parakeets selected the brightest sites, as the number of artificial lights, the intensity of light and the distance to the nearest light source were the most important variables for the discrimination between occupied and random sites. This may be the result of an antipredator behavior of this species, as a higher level of light may enhance quick detection of an approaching predator. As the spatial distribution of the ring-necked parakeet in Marseille is yet scattered, due to the low density of breeding pairs and thus the absence of large colonies such as in other cities, the observed pattern of nest-patch selection is probably not yet influenced by a high social attraction and may be shaped by antipredator behavior. This behavior has also been suggested to explain the roosting behavior of another Psittacine species, the Rainbow Lorikeet *Trichoglossus haematodus*, one of the most successful native birds to have exploited urban environments in Australia, which choose the most illuminated roost sites (Daoud-Opit and Jones 2017). Knowledge about the ecological and evolutionary consequences of artificial lighting at night on urban fauna is still limited (but see Rich and Longcore 2013) despite the fact that the levels of light pollution globally continue to increase (Hölker et al. 2010). Light is a critical behavioral cue for birds. Earlier studies have shown that birds use artificial light at night to extend their foraging activity into the night (Stracey et al. 2014, Russ et al. 2015). Artificial lighting has shown to alter the seasonal cycles of urban birds including the singing activity and reproductive physiology (Nordt and Klenke 2013, Dominoni et al. 2013). For example, artificial light at night has been hypothesized by Rowan (1938) to stimulate early breeding in London starlings *Sturnus vulgaris* and European Blackbirds *Turdus merula* exposed to light at night, which developed their reproductive system one month earlier than non-exposed forest blackbirds (Dominoni et al. 2013). The ecological consequences of the disruption of natural light-dark cycles can often be detrimental but may also confer fitness benefits. For example, Blue Tits *Cyanistes caeruleus* that occupy territories in close proximity to street lights had higher levels of extra-pair offsprings (Kempenaers et al. 2010). However, artificial light may also have detrimental effects such as a higher visibility of birds at night and thus a higher predatory pressure which may lead to a maladaptive habitat selection (Miles et al. 2013).

We found any differences between occupied and random cavities regarding the characteristics we measured suggesting that either the ring-necked parakeet is a generalist species which exhibits no particular preferences or we missed some important variables. Indeed, we must consider whether unknown third variables may have confounded this conclusion. However, similar results were found in the UK by Butler (2003), with the exception of the DBH, parakeets choosing trees with significantly higher DBH than random



trees. The choice of a high cavity may have important consequences on the predatory pressure experienced by birds. Here, we found that the majority of breeding ring-necked parakeets demonstrated a strong selection for cavities between 5 and 10 m height in Marseille, while in Brussels and in *Grand Paris*, they nest at more various heights, inducing a higher value of Levin's index. The nest heights in Marseille is higher than the mean nest height of  $3.44 \pm 0.38$  m (number of nests sampled unknown) reported in Punjab, India (Simwat and Sidhu 1973). However, it was comparable to the nest height reported for California and UK, where parakeets bred respectively in Silver Maple *Acer saccharinum* at a height of approximately 10 m and mostly in *Quercus* sp. and *Fraxinus* sp. at a mean height of  $8.5 \pm 4.1$  m (Mabb 1997, Butler 2003). Breeding parakeets in *Grand Paris* and Brussels showed a great flexibility regarding the height of cavities, which may enable the species to use a wide range of cavities. To examine the apparent preferences ring-necked parakeets exhibited for nesting trees, trees used as nests were compared to trees readily available in the same area yet not used. Our results suggest that, in Marseille, the preference for *Platanus* sp. may be the result of the higher availability of cavities found in this genus of trees, as occupied cavities did not differ from random cavities. This may also be the case in *Grand Paris* and in Bruxelles, where the breeding pairs display an apparent preference for respectively *Platanus* sp. and *Fagus* sp. In England, Butler et al. (2013) found most nests in *Quercus* sp. and *Fraxinus* sp. Through its native and introduced range, this parakeet uses a wide range of tree species for nesting, including *Acer campestre*, *Acer pseudoplatanus* and *Melia azedarach* (Czajka et al. 2011, Waseem et al. 2015). The ring-necked parakeet may thus act as an opportunist species by choosing tree species that support a high density of cavities, *Platanus* sp. being, in Germany for example, the most used trees by breeding parakeet but also the tree genus that support the highest number of cavities (Czajka et al. 2011). The DBH of trees used by the studied breeding pairs were larger than those used in the native range of the species, in the northern part of India (56 to 210 cm, Waseem et al. 2015), but the review provided by this work also indicates a wide range of DBH used by this species in this introduced range. While in Marseille and *Grand Paris*, parakeets choose to breed in natural cavities, most of the nests were found in excavated cavities in Brussels which may limit the spread of the ring-necked parakeet with the increase of its population density.

In conclusion, we found differences in the ecological requirements of the Ring-necked parakeet between populations in term of tree species but also the characteristics of cavities they used. Reflecting the structural heterogeneity among study areas, our results suggest that this species is able to adapt and to exploit available resources. However, if the populations continue to increase, cavities may become scarcer and the potential exists for this species to have a detrimental effect on native cavity-nesting species. In the future, if any action is carried out to mitigate populations, further research needs to investigate the correlation between cavity availability and population dynamics. As observed in Italy, where climate and vegetation structure are relatively similar to our southern study area, but also in



Germany and in Ile-de-France region, breeding pairs may start to use extensively building holes but may also enlarge cavities with smaller entrances, thus having an impact on species which are dependent on them such as bats (E. Mori, pers. com., P.Clergeau, pers. obs.).



## References

---

- Anteau, M. J. et al. 2012. Selection Indicates Preference in Diverse Habitats: A Ground-Nesting Bird (*Charadrius melodus*) Using Reservoir Shoreline. - PLoS ONE 7: e30347.
- Birkhead, T. 2013. Bird Sense. - Bloomsbury Publishing PLC.
- Blackburn, T. M. et al. 2009. The role of species traits in the establishment success of exotic birds. - Glob. Change Biol. 15: 2852–2860.
- Burger, J. and Gochfeld, M. 2005. Nesting behavior and nest site selection in monk parakeets (*Myiopsitta monachus*) in the Pantanal of Brazil. - Acta Ethologica 8: 23–34.
- Butler, C. J. 2003. Population biology of the introduced Rose-ringed Parakeet *Psittacula krameri* in the UK. - PhD thesis - University of Oxford.
- Butler, C. J. et al. 2013. The breeding biology of Rose-ringed Parakeets *Psittacula krameri* in England during a period of rapid population expansion. - Bird Study 60: 527–532.
- Cancellieri, S. and Murphy, M. T. 2014. Experimental analysis of nest-site choice and its relationship to nest success in an open-cup–nesting passerine. - Auk 131: 539–548.
- Cassey, P. et al. 2004. Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. - Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 271: S405–S408.
- Catry, I. et al. 2013. Foraging Habitat Quality Constrains Effectiveness of Artificial Nest-Site Provisioning in Reversing Population Declines in a Colonial Cavity Nester. - PLoS ONE in press.
- Chace, J. F. and Walsh, J. J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. - Landsc. Urban Plan. 74: 46–69.
- Claes, D. and Matthysen, E. 2005. Inleidende studie naar devoedseleecologie en de mogelijke schadeproblematiek vande halsbandparkiet *Psittacula krameri* in Vlaanderen en Brussel. - Oriolus 70: 145–151.
- Clergeau, P. 1995. Importance of multiple scale analysis for understanding distribution and for management of an agricultural bird pest. - Landsc. Urban Plan. 31: 281–289.
- Clergeau, P. and Vergnes, A. 2011. Bird feeders may sustain feral Rose-ringed parakeets *Psittacula krameri* in temperate Europe. - Wildl. Biol. 17: 248–252.
- Clergeau, P. et al. 2015. Dynamique de population de la Perruche à collier *Psittacula krameri* en Ile-de-France. - Alauda 83: 165–174.





- Cockle, K. L. et al. 2015. Cavity characteristics, but not habitat, influence nest survival of cavity-nesting birds along a gradient of human impact in the subtropical Atlantic Forest. - *Biol. Conserv.* 184: 193–200.
- Cody, M. L. 1985. *Habitat selection in birds.* - Orlando : Academic Press.
- Colwell, R. K. and Futuyma, D. J. 1971. On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. - *Ecology* 52: 567–576.
- Conover, W. J. 1999. *Practical Nonparametric Statistics, 3rd.* - Wiley.
- Czajka, C. et al. 2011. Resource Use by Non-Native Ring-Necked Parakeets (*Psittacula krameri*) and Native Starlings (*Sturnus vulgaris*) in Central Europe. - *Open Ornithol. J.* 4: 17–22.
- Daoud-Opit, S. and Jones, D. N. 2017. Guided by the light: Roost choice and behaviour of urban Rainbow Lorikeets (*Trichoglossus haematodus*). - *Eur. J. Ecol.* 2: 72–80.
- Davies, Z. G. et al. 2009. A national scale inventory of resource provision for biodiversity within domestic gardens. - *Biol. Conserv.* 142: 761–771.
- Deeming, D. C. and Pike, T. W. 2015. Nest Surface Temperature Predicts Fledging Success of Blue Tits *Cyanistes caeruleus* But Not Great Tits *Parus major*. - *Acta Ornithol.* 50: 247–251.
- Dominoni, D. et al. 2013. Artificial light at night advances avian reproductive physiology. - *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 280: 20123017.
- EEA 2014. *Mapping guide for a European Urban Atlas.*
- Emison, W. B. et al. 1994. *The biology and status of the long-billed corella in Australia.* - Camarillo, Calif. : Western Foundation of Vertebrate Zoology.
- ESRI 2014. *ArcGIS Desktop: Release 10.2.2.* - Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Feinsinger, P. et al. 1981. A Simple Measure of Niche Breadth. - *Ecology* 62: 27–32.
- Fisher, R. J. and Wiebe, K. L. 2006. Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: effects of predation and competition. - *Oecologia* 147: 744–753.
- Hölker, F. et al. 2010. The Dark Side of Light: A Transdisciplinary Research Agenda for Light Pollution Policy. - *Ecol. Soc.* 15: 13.
- Hooge, P. N. et al. 1999. Nest-site selection in the acorn woodpecker. - *The Auk* 116: 4554.
- Inouye, R. S. et al. 1981. Non-Random Orientation of Gila Woodpecker Nest Entrances in Saguaro Cacti. - *Condor* 83: 88–89.



- Kempnaers, B. et al. 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. - *Curr. Biol.* 20: 1735–1739.
- Li, P. and Martin, T. E. 1991. Nest-Site Selection and Nesting Success of Cavity-Nesting Birds in High Elevation Forest Drainages. - *The Auk* 108: 405–418.
- Lumsden, H. G. 1986. Choice of nest boxes by tree swallows, *Tachycineta bicolor*, house wrens, *Troglodytes aedon*, eastern bluebirds, *Sialia sialis*, and European starlings, *Sturnus vulgaris*. - *Can. Field-Nat.* 100: 343–349.
- Mabb, K. T. 1997. Roosting behavior of naturalized parrots in the San Gabriel Valley, California. - *West. Birds* 28: 202–208.
- Magura, T. et al. 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. - *Biodivers. Conserv.* 12: 73–85.
- Martens, J. M. and Woog, F. 2017. Nest cavity characteristics, reproductive output and population trend of naturalised Amazon parrots in Germany. - *J. Ornithol.* 158: 823–832.
- Marvier, M. et al. 2004. Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation. - *Risk Anal.* 24: 869–878.
- Massaro, M. et al. 2013. Nest site selection by the endangered black robin increases vulnerability to predation by an invasive bird. - *Anim. Conserv.* 16: 404–411.
- Miles, W. T. S. et al. 2013. Predator-avoidance behaviour in a nocturnal petrel exposed to a novel predator. - *Ibis* 155: 16–31.
- Newton, I. 1994. Experiments on the limitation of bird breeding densities: a review. - Present. “Bird Conserv. Action” Conf.
- Nordt, A. and Klenke, R. 2013. Sleepless in Town – Drivers of the Temporal Shift in Dawn Song in Urban European Blackbirds. - *PLOS ONE* 8: e71476.
- Pârâu, L. G. et al. 2016. Rose-ringed Parakeet Populations and Numbers in Europe: A Complete Overview. - *Open Ornithol. J.* 9: 1–13.
- Peck, H. L. et al. 2014. Experimental evidence of impacts of an invasive parakeet on foraging behavior of native birds. - *Behav. Ecol.* 25: 582–590.
- Radhamany, D. et al. 2016. Usage of Nest Materials by House Sparrow (*Passer domesticus*) Along an Urban to Rural Gradient in Coimbatore, India. - *Trop. Life Sci. Res.* 27: 127–134.
- Rich, C. and Longcore, T. 2013. Ecological Consequences of Artificial Night Lighting. - Island Press.



- Robbins, C. S. et al. 1989. Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 86: 7658–7662.
- Roncayolo, W. 1997. Les grammaires d'une ville. Essai sur la genèse des structures urbaines à Marseille. - Ann. Hist. Sci. Soc. 52: 1195–1198.
- Rowan, W. 1938. London Starlings and Seasonal Reproduction in Birds. - Proc. Zool. Soc. Lond. A108: 51–78.
- Russ, A. et al. 2015. Seize the night: European Blackbirds (*Turdus merula*) extend their foraging activity under artificial illumination. - J. Ornithol. 156: 123–131.
- Schoener, T. W. 1968. The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. - Ecology 49: 704–726.
- Simwat, G. S. and Sidhu, A. S. 1973. Nidification of rose-ringed parakeet, *Psittacula krameri* (Scopoli), in Punjab. - Indian J. Agric. Sci.: 648–652.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. 2012. Biometry. - W. H. Freeman.
- Sol et al. 1997. Habitat selection by the Monk Parakeet during colonization of a new area in Spain. - The Condor 99: 39–46.
- Tracey, C. M. et al. 2014. Light Pollution Allows the Northern Mockingbird (*Mimus polyglottos*) to Feed Nestlings After Dark. - Wilson J. Ornithol. 126: 366–369.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2007. Invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in Belgium: habitat selection and impact on native birds. - Ecography 30: 578–588.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2009. Experimental evidence for nest-site competition between invasive ring-necked parakeets (*Psittacula krameri*) and native nuthatches (*Sitta europaea*). - Biol. Conserv. 142: 1588–1594.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2011. A radiotelemetry study of habitat use by the exotic Ring-necked Parakeet *Psittacula krameri* in Belgium. - Ibis 153: 180–184.
- Waseem, M. et al. 2015. Nesting behavior of rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) in southern Punjab, Pakistan. - Sci. Int. Lahore: 4255–4261.
- Zwartjes, P. W. and Nordell, S. E. 1998. Patterns of Cavity-Entrance Orientation by Gilded Flickers (*Colaptes chrysoides*) in Cardón Cactus. - The Auk 115: 119–126.



### 3.3 Conclusion

Cette étude permet une meilleure compréhension des exigences écologiques de la Perruche à collier et des facteurs qui influencent le choix de son site de nidification. L'utilisation de la base de données Urban Atlas a permis de comparer les habitats de deux populations françaises. Malgré l'hétérogénéité spatiale et la différence de situation géographique entre les deux sites d'études, nos résultats montrent des similarités écologiques entre ces populations. Ainsi, indépendamment de la situation géographique, l'espèce tend à choisir les parcs urbains et les jardins botaniques (*green urban areas* dans la terminologie de l'Urban Atlas) en évitant les zones naturelles et agricoles, contrairement aux populations présentes dans l'aire géographique d'origine (Khan et al. 2004, Waseem et al. 2015). La large amplitude de niche dans le choix du micro-habitat pourrait conférer à l'espèce un avantage compétitif sur les espèces natives, les cavités de nidification pouvant être une ressource rare en milieux urbanisés. L'influence anthropique joue également un rôle à l'échelle de l'environnement immédiat des nids, les couples nicheurs préférant les sites les plus éclairés. L'hypothèse formulée ici est que les lumières artificielles permettraient une perception anticipée des prédateurs nocturnes, l'espèce possédant une faible nyctalopie. Afin de tester cette hypothèse, il est nécessaire d'évaluer la pression de prédation nocturne des nids et/ou de mesurer le succès reproducteur des couples nicheurs au sein de sites à différentes intensités lumineuses. Pour la première fois, cette étude permet d'envisager les lumières artificielles urbaines comme facteur déterminant la sélection de l'habitat d'une EEE. Toutefois, il serait intéressant d'évaluer l'importance des lumières artificielles dans d'autres zones d'études ainsi que leur effet sur la phénologie annuelle, le succès reproducteur et le rythme circadien de l'espèce. Comme montré par Daoud-Opit et Jones (2017) pour le Lorique arc-en-ciel, il a également été noté une certaine attirance des perruches à collier dans le choix des dortoirs pour les sites les plus éclairés, et ce dans plusieurs villes européennes (pers. obs., Figure 21). A l'issue de ce chapitre, les perspectives de recherche s'axent donc sur l'approfondissement de l'analyse de l'influence anthropique sur la sélection de l'habitat en milieux urbains.





**Figure 21** : Dortoirs de perruches à collier *Psittacula krameri* à (A) Bruxelles, Belgique et (B) Heidelberg, Allemagne



# Chapitre 4. Dynamique temporelle de la sélection de l'habitat et Distribution potentielle future

---





## 4 Dynamique temporelle de la sélection de l'habitat et distribution potentielle future

---

### 4.1 Contexte et sites d'études

Les données spatiales existantes (e.g. BDTopo©IGN) et sur la base desquelles nous avons travaillé jusque-là (Urban Atlas) sont issues pour la plupart d'instituts privés ou d'agences gouvernementales. Ces bases de données présentent donc un certain nombre de limites, inhérentes à l'information spatiale qui a été collectée et à l'objectif pour lequel ces bases ont été créées. Répondant aux attentes d'un grand nombre de bénéficiaires, ces bases se focalisent en effet sur la composante bâtie du milieu urbain, la composante végétale étant souvent considérée comme de l'équipement public (Lizée 2011). Les bases qui s'attachent à représenter la végétation (e.g. Inventaire Forestier National ou Corine Land Cover) couvrent généralement un étendue départementale ou régionale. La distribution fragmentée de la végétation en milieux urbains y est alors difficilement représentable et de ce fait omise. Ainsi, de nombreux espaces et composantes naturels des milieux urbains sont sous-représentés, voire ignorés, en particulier les espaces privés dont la végétation peut pourtant jouer un rôle crucial dans les dynamiques écologiques. Certaines bases de données, au contraire, s'avèrent extrêmement précises, comme c'est le cas des bases municipales qui s'attachent à cartographier des éléments particuliers comme les arbres. Cependant, pour des raisons logistiques, ces bases sont rarement mises à jour et peuvent au fil des années devenir obsolètes. Dans le cadre des études scientifiques, la récolte de données plus détaillée est soumise à des limites logistiques, humaines et temporelles, et le plus souvent menée au sein d'entités ponctuelles comme les parcs urbains. De manière générale, la collecte de données constitue la phase la plus chronophage de toute étude écologique et peut constituer un facteur limitant.

Dans le cadre de cette thèse est ainsi rapidement apparue la nécessité d'une acquisition propre de données spatiales détaillées. L'acquisition de données satellitaires nous a conduits à réévaluer les composantes urbaines via la télédétection. Bien loin du temps où les pigeons étaient le moyen le plus sophistiqué d'acquérir des images aériennes, les satellites ont permis depuis les deux dernières décennies l'acquisition d'images à très haute résolution. Les informations satellitaires constituent ainsi un moyen d'appréhender le milieu urbain et sa complexité. Parallèlement à l'avènement de ces nouvelles technologies propulsées par des ordinateurs toujours plus puissants, le nombre d'études visant à cartographier la distribution géographique des organismes, et à extrapoler les habitats favorables, a considérablement augmenté (Austin 2002, Franklin 2010). Une grande variété de méthodes et d'outils sont désormais disponibles pour comprendre la relation entre les organismes et leur environnement, et prédire leur distribution potentielle future à l'échelle du globe (Elith and Leathwick 2009, Kissling et al. 2012). En effet, la forte demande sociétale liée aux changements globaux a conduit l'écologie vers une approche plus prédictive des





patrons spatio-temporels des espèces (Evans et al. 2013). Les modèles de distribution d'espèces (*Species Distribution Models*) sont largement utilisés à ces fins et constituent aujourd'hui la méthode la plus commune d'étude des patrons spatiaux passés, présents et futures des espèces (malgré certaines de leurs limites, Encadré 3). Egalement appelés modèles de niche écologique (*ecological niche models*), modèles de qualité d'habitat (*habitat suitability models*) ou encore modèles d'enveloppe climatique (*climate envelope models*), ils permettent de corrélérer statistiquement les occurrences des espèces à des variables environnementales afin de déterminer les facteurs les plus influents et de projeter leur distribution dans le temps et dans l'espace (Franklin 2010). Largement utilisées à l'échelle globale, ces modèles sont en revanche moins courants à une échelle locale. Sous tendant qu'il n'existe pas une échelle plus appropriée qu'une autre pour étudier la relation entre une espèce et son environnement, le choix d'une échelle spatiale particulière dépend de la nature de la question posée ainsi que du processus d'intérêt (Wiens 1989). Les études menées à l'échelle locale peuvent être biaisées par l'hétérogénéité individuelle (*idiosyncrasy*), par l'effort et/ou les erreurs d'échantillonnage, et autres variations génératrices de « bruit » qui peuvent être moindres dans les études à échelle plus large (Wiens 1989). Cependant, les études à grande échelle peuvent omettre des processus importants tels que la compétition, la prédation, et/ou la présence de certaines ressources spécifiques qui peuvent être plus facilement appréhendées à l'échelle locale (e.g. Pearson and Dawson 2003, Vanreusel et al. 2007). De plus, les études à grandes échelles 'lissent' l'information contenue dans les variations individuelles, qui peuvent apporter des informations importantes sur les processus à l'échelle d'une population. Dans le cas de la relation entre espèce et habitat, une étendue locale et une résolution fine semblent plus appropriées pour analyser la réponse des individus ou des populations à la présence et la variation de ressources dans l'espace (Vanreusel et al. 2007), une étendue et une résolution plus large ayant tendance à révéler des patrons spatiaux le long de gradients environnementaux (Wiens 1989, Guisan and Thuiller 2005).

### ENCADRE 3 : Les mondes individuels

Dans l'étude de l'habitat des animaux non-humains, la principale limite au raisonnement peut se résumer en un mot, l'*Umwelt*, qui décrit la perception propre à un organisme de son environnement. Ce concept de monde individuel a été développé par von Uexküll (1909) et postule qu'en fonction de leur taille, de leurs sens percepteurs ou encore de leur comportement, les organismes perçoivent un même habitat de manière très distincte. Les variables que nous choisissons pour étudier et définir l'habitat des organismes sont basées sur notre *Umwelt*, notre perception de l'environnement qui sera inéluctablement différente de la leur. Il semble ainsi important de prendre en considération l'organisme que nous étudions et d'essayer, à notre manière, de voir le monde à travers ses yeux.



## Site d'étude : La ville de Marseille

Dans ce chapitre, les travaux présentés ont été menés sur la partie urbanisée de la ville de Marseille, présentée dans les chapitres précédents. Les images satellites à très haute résolution sont issues du système Pléiades initié par le Centre National d'Etudes Spatiales dans le cadre du projet Orfeo (bandes multispectrales : 2 m de résolution, bande panchromatique : 0.5 m de résolution). Contrainte par la disponibilité de ces images, la zone d'étude couvre une surface de 97 km<sup>2</sup>, correspondant à la partie la plus urbanisée de la ville (en jaune sur la Figure 22).

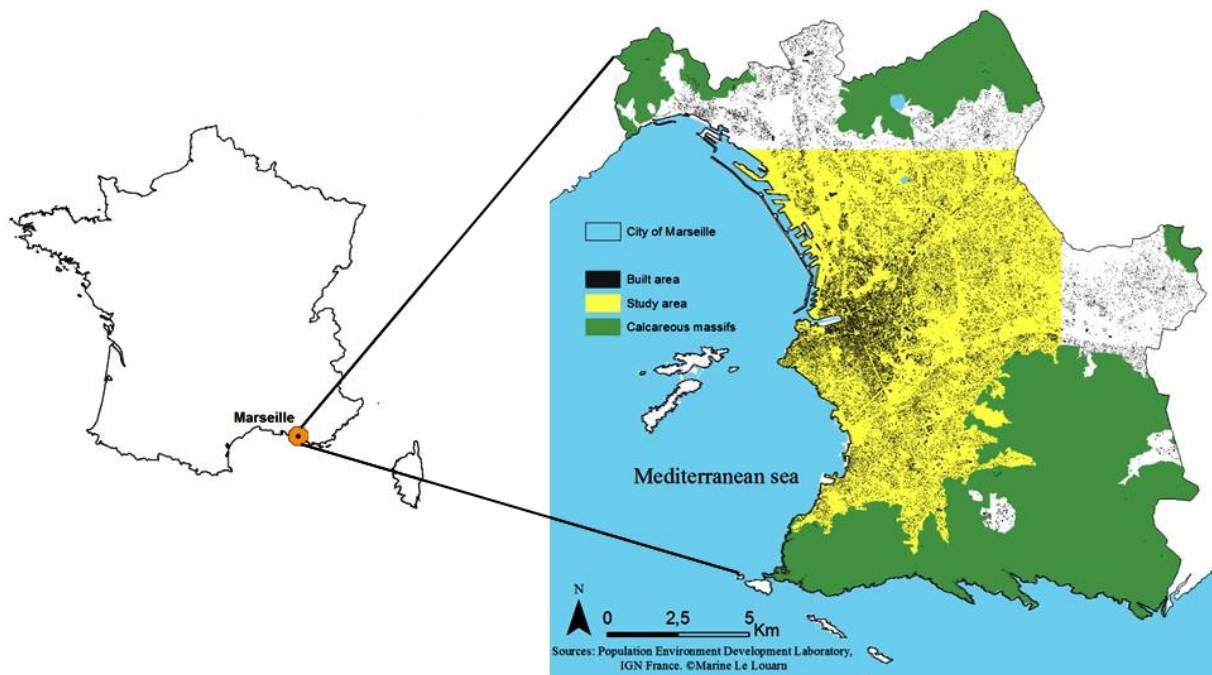


Figure 22 : Localisation géographique de la zone d'étude.



## 4.2 Problématique

La réponse des espèces animales aux milieux urbanisés dépend principalement de leur capacité à exploiter les ressources qui y sont présentes, de leur tolérance à l'omniprésence humaine et des conséquences qui en découlent (e.g. Marzluff 2001). Indépendamment de leur aire d'origine, certaines espèces d'oiseaux parviennent mieux que d'autres à s'établir et à proliférer en milieux urbains. C'est le cas de la Perruche à collier, objet d'étude de cette thèse mais également du Choucas des tours *Corvus monedula* (Linnaeus, 1758). Initialement inféodé aux milieux rupestres, cette espèce de corvidé montre une expansion spatiale au sein des villes de France (Jiguet 2016). Protégée à l'échelle nationale, l'espèce fait l'objet de dérogations locales visant à réguler les populations (e.g. dans le Finistère). En effet, face à la croissance des populations, les collectivités s'inquiètent des impacts de cette espèce, notamment les dégâts causés aux zones agricoles (voir Arrêté Préfectoral N° 2016263-0001, préfecture du Finistère). Seul corvidé à nicher dans des cavités, l'espèce est présente dans les massifs calcaires bordant la ville de Marseille. Les premières observations de couples nicheurs sur la ville datent des années 1990, tout comme les premières observations de perruches à collier (Barthélemy 2015a). La présence de ces deux espèces est donc très récente, rendant l'étude des différences et des similarités de leur dynamique de colonisation pertinente. De plus, la sélection de l'habitat s'exprime d'autant mieux lorsque les densités d'individus sont faibles, les populations occupant alors leurs habitats optimaux (Wiens 1989).

Dans les chapitres précédents, nous avons vu que la Perruche à collier sélectionnait préférentiellement les parcs urbains (**Chapitre 3**). Nous avons alors émis l'hypothèse de l'importance de la végétation exotique dans ce processus. Cependant, aucune relation entre l'abondance de cette végétation et le choix du site de nidification n'avait été trouvée à l'échelle de l'environnement immédiat des nids (dans un rayon de 25 m). Il s'agit ici de tester l'influence de la présence et de l'abondance de la végétation exotique à des échelles plus larges. Pour ce faire, nous avons pris en compte cette variable à trois échelles différentes correspondant à des rayons de 50 m, 500 m et 1000 m autour des nids. Nous avons également vu qu'au sein des parcs urbains, la Perruche à collier nichait majoritairement dans des platanes. Ne représentant qu'un échantillonnage de la population, nous avons voulu déterminer si cette préférence s'exprimait à l'échelle de la ville en utilisant une méthode de télédétection. La distribution spatiale des platanes a ensuite pu être implémentée dans des modèles de distribution d'espèces afin de tester l'influence de cette variable.

La colonisation d'un milieu étant un processus dynamique, dépendant des fluctuations potentielles des ressources, nous avons utilisé un jeu de données d'occurrences et de variables couvrant une période de huit ans pour les deux espèces étudiées. Afin de rendre les prédictions des modèles plus réalistes, la capacité de dispersion des espèces a été



prise en compte, permettant non plus de modéliser les habitats favorables mais les habitats potentiellement colonisables.

Les objectifs de ce chapitre sont les suivants :

- (1) Extraire des variables environnementales pertinentes dans l'étude des exigences écologiques de la Perruche à collier via la télédétection (*Article 3*)
- (2) Implémenter ces variables issues de la télédétection mais également de bases existantes dans des modèles de distribution afin de déterminer les facteurs les plus influents sur la distribution des deux espèces étudiées (*Article 4*)
- (3) Evaluer les différences et les similarités que présentent le Choucas des tours et la Perruche à collier dans leur relation avec les composantes du milieu urbain (*Article 4*)
- (4) Estimer et comparer la distribution potentielle future de ces deux espèces (*Article 4*).



**Article 3 : 'Kill two birds with one stone': Urban tree species classification using bi-temporal Pléiades images to study nesting preferences of an invasive bird.**

---

**Marine Le Louarn**, Philippe Clergeau, Elodie Briche & Magali Deschamps-Cottin


Article publié en 2017 dans *Remote Sensing*, 9(9), 916,  
Special Issue *Remote Sensing of Urban Ecology*

DOI: [10.3390/rs9090916](https://doi.org/10.3390/rs9090916)



Article

# “Kill Two Birds with One Stone”: Urban Tree Species Classification Using Bi-Temporal Pléiades Images to Study Nesting Preferences of an Invasive Bird

Marine Le Louarn <sup>1,2,\*</sup> , Philippe Clergeau <sup>2</sup>, Elodie Briche <sup>1</sup> and Magali Deschamps-Cottin <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Aix Marseille Univ, IRD, LPED, Marseille, France; elodie.briche@univ-amu.fr (E.B.); magali.deschamps-cottin@univ-amu.fr (M.D.-C.)

<sup>2</sup> Muséum National d’Histoire Naturelle, UMR CESCO, 43 rue Buffon, CP135, 75005 Paris, France; clergeau@mnhn.fr

\* Correspondence: marine.le-louarn@univ-amu.fr; Tel.: +33-631-351-962

Received: 19 June 2017; Accepted: 1 September 2017; Published: 1 September 2017

**Abstract:** This study presents the results of object-based classifications assessing the potential of bi-temporal Pléiades images for mapping broadleaf and coniferous tree species potentially used by the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* for nesting in the urban area of Marseille, France. The first classification was performed based solely on a summer Pléiades image (acquired on 28 July 2015) and the second classification based on bi-temporal Pléiades images (a spring image acquired on 24 March 2016 and the summer image). An ensemble of spectral and textural features was extracted from both images and two machine-learning classifiers were used, Random Forest (RF) and Support Vector Machine (SVM). Regardless of the classifiers, model results suggest that classification based on bi-temporal Pléiades images produces more satisfying results, with an overall accuracy 11.5–13.9% higher than classification using the single-date image. Textural and spectral features extracted from the blue and the NIR bands were consistently ranked among the most important features. Regardless of the classification scheme, RF slightly outperforms SVM. RF classification using bi-temporal Pléiades images allows identifying 98.5% of the tree species used by the ring-necked parakeet for nesting, highlighting the promising value of remote sensing techniques to assess the ecological requirements of fauna in urban areas.

**Keywords:** urban trees; Pléiades; random forest; support vector machine; object-based classification; *Psittacula krameri*

## 1. Introduction

Biological invasions are considered as one of the main cause of biodiversity loss, and invasive species can cause ecological and socio-economic impacts in their introduced range [1,2]. Urban areas face high-intensity risk given that several animal species kept as attractions in urban parks and zoos or as pets accidentally escaped from captivity or have been deliberately released in the wild. Most of them failed to survive and maintain a sustainable population [3,4], probably because of the low number of introduced individuals and/or an unsuitable climate. Those who are able to survive and spread may become invasive, disrupt ecosystem functioning, and negatively affect native organisms.

Examples of introduced animals that have successfully established self-sustaining populations in their introduced range include the ring-necked parakeet *Psittacula krameri*. This green parakeet is native to India and sub-Saharan Africa [5] and, due to its popularity as a pet bird, has been widely introduced in Europe through the exotic pet trade. The number of “rewilded” individuals is estimated to more than 85,000 in 2015, with increasing populations established in cities across ten European countries [6]. In its introduced range, this parakeet may cause several impacts on native biodiversity and anthropic activities. Due to its aggressive behavior, the presence of the ring-necked parakeet



prevents the access of native birds to food resources [7–9]. Breeding earlier than most of the native cavity-nesting species, the ring-necked parakeet may reduce the availability of this crucial resource to native birds such as the nuthatch *Sitta europaea* [10]. Indeed, tree cavities are considered as a limiting factor for cavity-nesting birds [11], especially in urban environments where large old trees may be more scarce than in forested areas. The ring-necked parakeet is considered a major crop pest in its native range and, in areas where it has been introduced, causes damage to agricultural areas [12]. The exponential demographic growth has raised concerns by urban planners regarding the potential negative impacts of the ring-necked parakeet and a better knowledge of the ecological requirements and the potential future distribution of this species is thus needed.

Species occurrences have become increasingly available from online databases covering a range of spatial and temporal scales. These existing databases provide new opportunities to study the relationship between successful introduced species and their environment and are widely used to predict their potential future distribution [13]. However, the information contained in these databases is often limited to the location and sometimes to the activity of species (e.g., nesting, feeding). In the case of the ring-necked parakeet which may compete with native fauna for tree cavities, useful information to acquire is its potential nesting preferences regarding the tree species in which parakeets are nesting. Traditional methods involve field investigation and random sampling of breeding bird populations to record a subset of tree species used, which is time and labor consuming and may not be representative of birds nesting preferences. An alternative method is to use available tree occurrences datasets, which may be incomplete, especially at the local scale and in private areas such as private gardens and residential areas.

Remote sensing, especially using Very High Resolution (VHR) satellite imagery, provides a time-effective and cost-efficient way to highlight new information from tree species occurrence databases by allowing one to identify tree species used by birds for nesting. Tree species mapping can be challenging in urban areas compared to more natural sites. Urban vegetation is characterized by a high diversity of trees, including exotic species with sometimes few individuals which lead to a small number of reference samples, and by some highly spatially dispersed tree individuals. Spectral characteristics of urban trees are affected by the spatial proximity of non-tree urban objects, such as buildings, which cast shadows and cause the complete or partial loss of trees spectral information [14]. Trees from the same broadleaf species may also have a different phenology due to the Urban Heat Island effect and may exhibit variability of phenological stages through the intra-urban gradient [15]. The closeness of spectral signatures among tree species can also make them difficult to discriminate. Thus, in urban areas, and in a more general way, single-date imagery may not suffice for urban tree species classification. Li et al. [16] explored the identification of five urban tree species based on object-based classification using single-date and bi-temporal WorldView-2 and WorldView-3 images. The overall accuracy increased to more than 11% when using bi-temporal images. Tigges et al. [17] reached the same conclusion and found an overall accuracy of 85.5% when using multi-temporal images for the classification of eight tree genera in an urban forest. To our knowledge, the potential of bi-temporal Pléiades imagery to discriminate urban tree species has never been assessed. Indeed, given the financial cost of this imagery, the additional contribution to classification performance of bi-temporal images needs to be tested. Pixel-based approaches were traditionally used to differentiate tree species, based on the difference in spectral values of individual pixels. However, when using VHR imagery, individual pixels may be classified differently from directly adjacent pixels (i.e., “salt-and-pepper effect”), resulting in high spectral variability within a class [18–20]. Object-based approaches use image objects rather than pixels as the smallest classification units and thus can overcome this issue. In addition, object-based methods offer the possibility to use features such as contrast, shape and correlation relationships, and improvement of classification accuracies compared to pixel-based approaches have been shown in many studies [21,22].

In this study, we aimed to (i) assess the potential of bi-temporal VHR Pléiades images for tree species classification in urban areas with an object-based method, and (ii) provide an exhaustive list of tree species used by the ring-necked parakeet to nest in the study area. As part of the case study, we

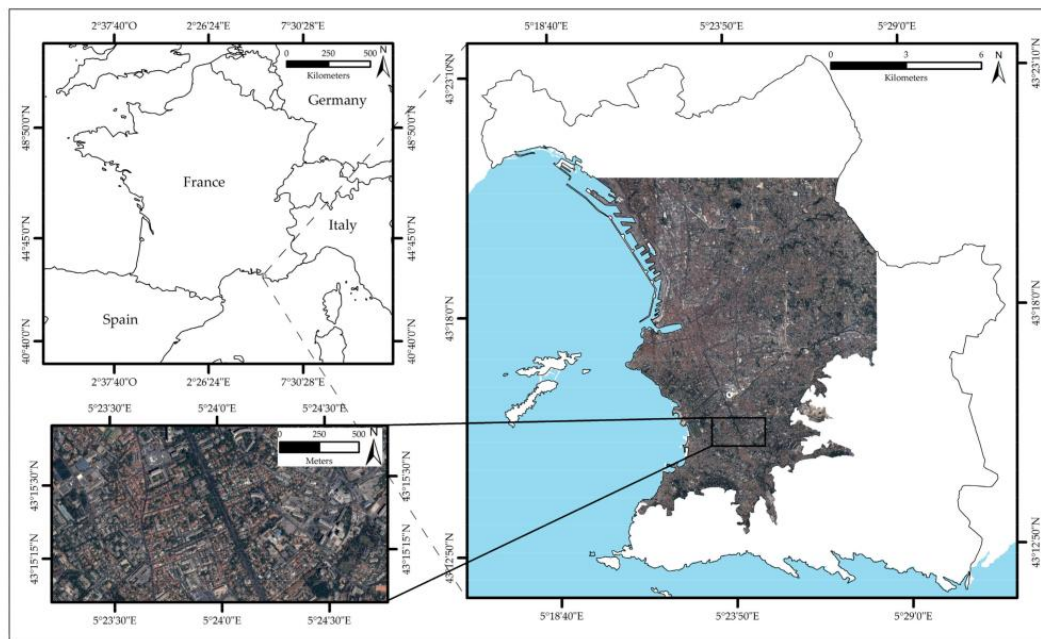


were also interested to compare the classification results of two machine-learning algorithms, Support Vector Machine (SVM) and Random Forest (RF) and to identify which Pléiades features contribute most to the classification accuracy.

## 2. Materials and Methods

### 2.1. Study Area

This study was carried out in the downtown and suburban part of Marseille, France. Located in the southeast of France, Marseille is the second most populous city in the country with an estimated human population of 855,000. The climate is Mediterranean, characterized by warm and dry summers, and rainy period in winter [23]. The city is surrounded by calcareous massifs at the north, east, and south. Despite a high density of built-up areas, the city displays a large amount of green spaces shaped by the history of the city [24] and a dense network of waterways. The study area corresponds to the spatial overlap of the Pléiades images used to perform the tree species classification with a total of 97 km<sup>2</sup> within the city of Marseille (Figure 1). Among the 62,799 individual trees of the public space inventoried by the city of Marseille in the study area, the species of 31,504 trees are unknown (i.e., more than 50%) and the other 31,295 belong to 112 different species.



**Figure 1.** Location of the study area within the city of Marseille (right) in France (upper left) and zoom over the study area (lower left).

### 2.2. Datasets

#### 2.2.1. Pléiades Images

The Pléiades constellation of two VHR satellites, Pléiades 1A and Pléiades 1B, was launched in 2011 under the supervision of the Centre National d'Etudes Spatiales (CNES) and Airbus Defence & Space. Cloud-free Pléiades images acquired on 28 July 2015 and 24 March 2016 were used in this study. The acquisition dates of images were selected based on both data availability and the vegetation phenology period in Mediterranean region. The Pléiades images have four multi-spectral bands with a spatial resolution of 2 m and one panchromatic band at 0.5 m (Table 1). Both Pléiades images were acquired pan-sharpened at 0.5 m spatial resolution. Atmospheric corrections were





applied using the Optical Calibration module implemented in the Orfeo ToolBox [25]. This step allows one to convert pixel values from digital numbers to physically interpretable and comparable spectral reflectance values, and requires one to set several parameters. The Optical Calibration module internally computes Top-of-Atmosphere reflectivity in the first step and Top-of-Canopy reflectance in the second step. The acquisition parameters, solar illumination and sensor gains, were obtained from Pléiades products metadata. After visual checking of the results of iterative tests, the continental aerosol model and the default parameter of the windows radius for adjacency effects correction were used. When using multi-temporal images, location displacement of trees may be caused by the differences in image acquisition time and the observation angle of the satellite. The early spring Pléiades image (from March) and the high summer Pléiades image (from July) were co-registered such that the co-registration error, i.e., Root Mean Square Error, was <0.5 pixel.

**Table 1.** Details of Pléiades imagery used for the urban tree species classification.

Title 1	Pléiades 1 28 July 2015	Pléiades 2 24 March 2016
PAN-MS resolution (m)	0.5–2	0.5–2
Panchromatic	470–830 nm	470–830 nm
Blue (B)	430–550 nm	430–550 nm
Green (G)	500–620 nm	500–620 nm
Red (R)	590–710 nm	590–710 nm
Near infra-red (NIR)	740–940 nm	740–940 nm
Solar azimuth	144	156
Solar elevation	62	46

## 2.2.2. Reference Data

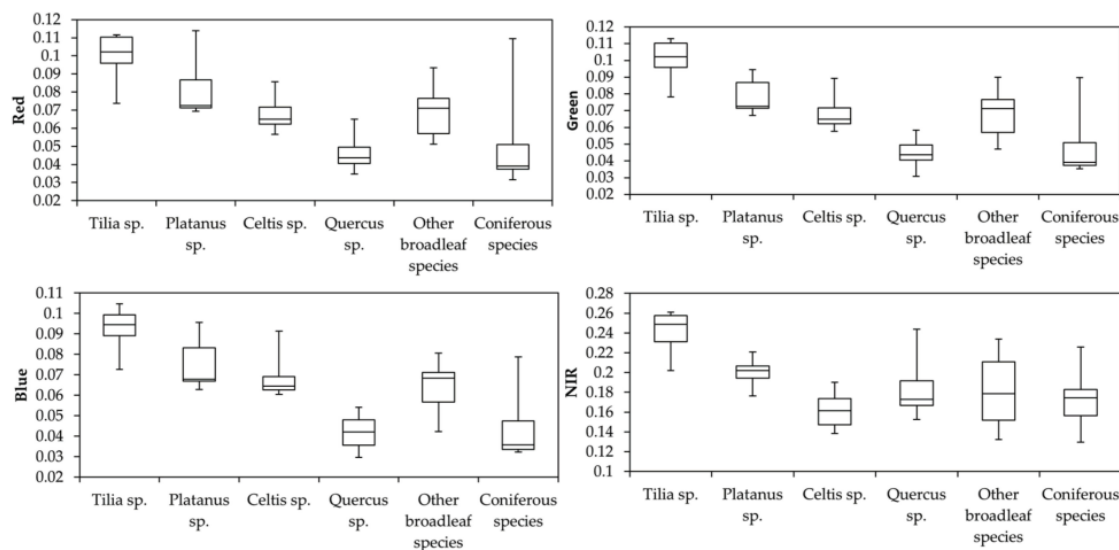
Field surveys were conducted from June to August 2016 and June 2017 during the leaf-on period. The study area was divided into a regular grid of 1 km<sup>2</sup> square cells, then ten cells were randomly sampled. Within each of the ten cells, we registered broadleaf species composition by geo-referencing the localization and recording the species of individual trees. Coniferous trees were geo-referencing without details about the species of individuals. The four target tree species were chosen based on their dominance in the broadleaf vegetation community in the study area and their previously documented use by nesting ring-necked parakeets. Table 2 provides details on the final dataset.

**Table 2.** Reference samples from June to August 2016 and June 2017.

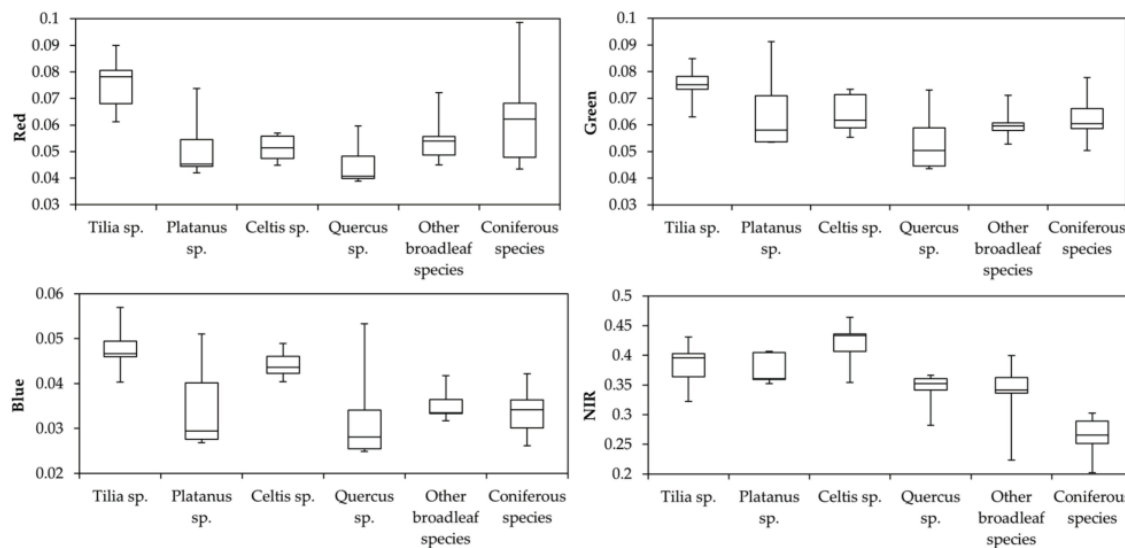
Classes	Number of Polygons	Number of Pixels
<i>Platanus</i> sp.	101	4520
<i>Tilia</i> sp.	644	3095
<i>Celtis</i> sp.	1032	5282
<i>Quercus</i> sp.	233	1544
Coniferous trees	479	7452
Other broadleaf species	281	9548

Figures 2 and 3 illustrate the spectral variability of the reflectance values for the six classes within the delineated reference polygons, respectively, of the spring and summer Pléiades images. The main difference between the coniferous and the broadleaf species are their reflectance in the near infrared band (NIR) of the summer image (Figure 3), the coniferous species having a lower reflectance value. Among the broadleaf trees group, some species significantly differ from the other. In the spring image (Figure 2), *Tilia* sp. consistently differs from the other broadleaf trees, with higher values in the four bands, whereas the separability of this species in the four bands of the summer image is less clear. Several species showed spectral overlaps, for example *Platanus* sp. and *Celtis* sp. in the red and green bands of the summer image.





**Figure 2.** Mean spectral values within each of the spring Pléiades image spectral bands of the six classes over the study area.

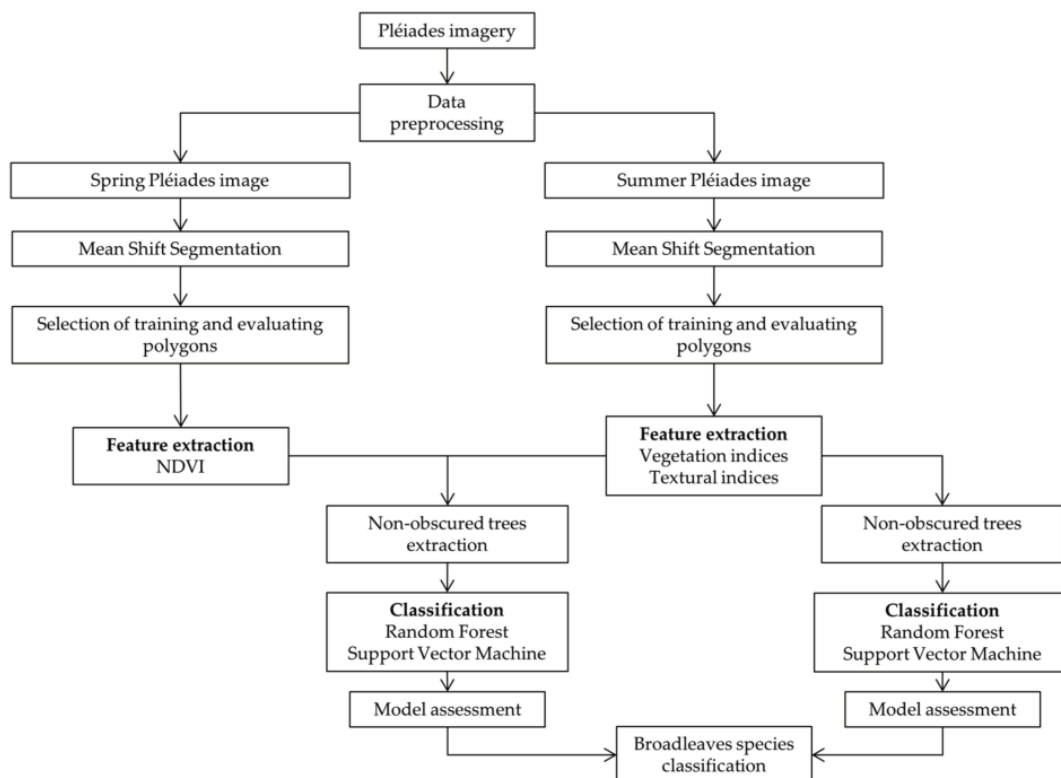


**Figure 3.** Mean spectral values within each of the summer Pléiades image spectral bands of the six classes over the study area.

### 2.3. Methodology

Figure 4 presents the flowchart of the classification procedure using an object-based method and two machine learning algorithms. The procedure consists of four steps: (1) data pre-processing (detailed in Section 2.2.1), (2) image segmentation, (3) feature extraction, and (4) object-based classification using SVM and RF. In this study, only nadir-visible trees were considered as the spectral information of trees obscured by shadows (i.e., from buildings) is difficult to obtain.





**Figure 4.** Workflow of the urban tree species classification procedure using the Pléiades imagery.

### 2.3.1. Segmentation

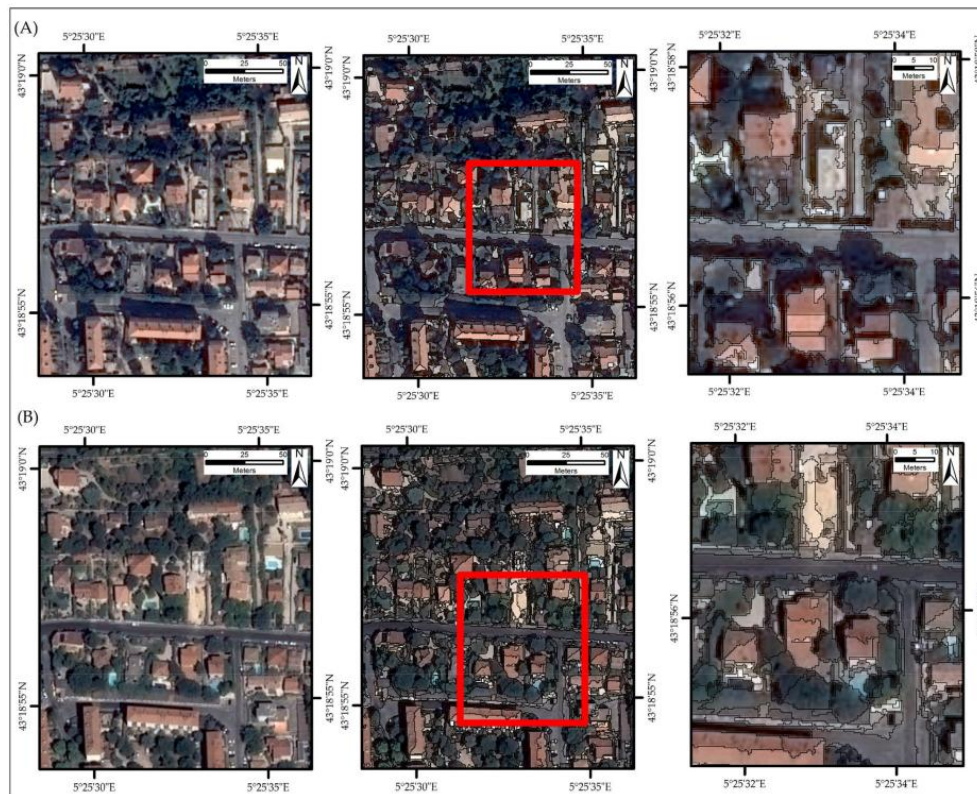
Segmentation is an important primary step in object-based classification which consists of dividing an image into homogeneous and non-intersecting regions. In this study, we used the mean shift algorithm, a non-parametric feature space analysis and clustering technique introduced by Fukunaga and Hostetler [26] and that has been widely applied for image segmentation [27,28]. We applied the Large Scale Mean Shift (LSMS) segmentation algorithm implemented in the open-source software Orfeo ToolBox and which requires assigning three parameters, the spatial radius of the neighborhood, the range radius, and the minimum region size. The optimum segmentation parameters depend on the scale and on the nature of the features to be detected. Segmentation performances were evaluated using Hoover metric (H) [29], which compares segmentation outcomes with ground truth regions based on an overlap matrix.

$$H = 1 - \frac{CD}{Ngt'} \quad (1)$$

where  $CD$  represents correct detections and  $N$  the total number of segments in the Ground Truth ( $gt$ ).

A segment could be classified into five categories: correct detection, over-segmentation, under-segmentation, missed, and noise. Following Jiang et al. [30], we set the H threshold to 0.8 to define a segment correctly detected. For both Pléiades images, the final parameters were (1) spatial radius = 10, (2) range radius = 50, and (3) minimum region size = 10 (Figure 5).





**Figure 5.** Segmentation results over (A) the spring Pléiades image and (B) the summer Pléiades image. Right images show a higher level of details for which the extent is displayed by the red squares.

### 2.3.2. Extraction of Spectral and Textural Features

Feature extraction may improve the classification results by expanding the image information. Combining multispectral and textural features may improve classification accuracy [31] and considering pixels about their immediate neighborhood rather than pixels in isolation should yield improved results, as demonstrated by Agüera et al. [32], Puissant et al. [33], and Chiu and Couloigner [34]. For both Pléiades images, a total of 91 features were extracted and computed at object level from the four spectral bands. Several studies have shown that Principal Component Analysis (PCA) may improve the classification results in urban areas [35]. PCA was performed using the four spectral bands and the first principal component of each image, which accounts for 63% of the variance in the summer Pléiades and 61% of the variance in the spring Pléiades image, was included. Spectral features consisted of means and variances of surface reflectance of each of the four spectral bands, Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), and mean of the first principal component image. Textural features represent the measure of the regularity, the smoothness, and the coarseness of an image. Texture contained in VHR satellite imagery should contain useful information to extract regions of vegetation from an image as demonstrated by Tsai and Chou [36] who applied the Grey Level Co-Occurrence Matrix (GLCM) to Quickbird imagery to detect invasive plant species. We used the GLCM, one of the most widely used texture measures and first introduced by Haralick et al. [37]. The GLCM computes a matrix based on the difference between the grey levels of neighboring pixels within an image window of a given size, the size of which depending on the image resolution and the features being classified. Following the approach of Chen et al. [38], and Franklin et al. [39], both Pléiades was classified based on a range of GLCM window sizes. We used the Feature Extraction module implemented in Orfeo ToolBox. Feature measures fall into three categories: contrast based,



statistically based, and orderliness based. Given that textural features in the same category may be highly correlated [40], multicollinearity was evaluated using the Pearson Correlation Coefficient  $r$ , which ranges from +1 to -1. Values of  $r$  greater than +0.7 and lower than -0.7 indicate, respectively, strong positive and strong negative correlations between considered pairwise features and thus redundancy in information. Pairwise correlations with an  $r$  value greater than 0.7 were considered as correlated and one feature selected. Table 3 summarizes the 54 final spectral and textural features datasets. Appendix A, Table A1 summarizes the Pearson's values between features.

**Table 3.** Description of features extracted from spring and summer Pléiades images and used for the classification.

Feature Name	Description	Pléiades Image
Mean1-4	Mean of spectral bands 1-4	Spring and summer
Var1-4	Variance of spectral bands 1-4	Spring and summer
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index NIR-R/NIR + R	Spring and summer
Entropy (entro1-4)	Measure of the randomness of the intensity distribution of spectral bands 1-4 $-\sum_{i,j} g(i,j) \log_2 g(i,j)$ , or 0 if $g(i,j) = 0$	Summer
Correlation (cor1-4)	Linear dependency of grey level values in the co-occurrence matrix of spectral bands 1-4 $\sum_{i,j} g(i,j)(i - \mu_x)(j - \mu_y) / \sigma_x \sigma_y$	Summer
Cluster Shade (clusha1-4)	Measure of the skewness of spectral bands 1-4 $\sum_{i,j} ((i - \mu) + (j - \mu))^3 g(i,j)$	Summer
Cluster Prominence (clupro1-4)	Measure of the asymmetry of spectral bands 1-4 $\sum_{i,j} ((i - \mu) + (j - \mu))^4 g(i,j)$	Summer
Haralick Correlation (harcor1-3)	Measure of correlation of spectral bands 1-3 $\sum_{i,j} (i,j) g(i,j) - \mu^2 / \sigma^2_t$	Summer
Dissimilarity (dis1-4)	Spectral bands 1-4 $\sum_{i,j} (i - j) g(i,j)^2$	Summer
Information Measure of Correlation 1 (IC1-4)	Spectral bands 1-4 $H_{xy} - H_{xy1} / \max(H_x, H_y)$	Summer
Sum Variance (SVar1-4)	Spectral band 4 $\sum_{k=2}^{2N} (k - H_{x+y}) g_{i+j}(k)$	Summer
PCA1	Mean of the first component from Principal Component Analysis	Spring and summer

With:  $g(i,j)$  a normalized element of the GLCM matrix;  $\mu_x$ ,  $\mu_y$  and  $\sigma_x$ ,  $\sigma_y$  the means and standard deviations expressed as:  $\mu_x = \sum_{i,j} i g(i,j)$ ,  $\mu_y = \sum_{i,j} j g(i,j)$ ,  $\sigma_x = \sqrt{\sum_{i,j} (i - \mu_x)^2 g(i,j)}$ ,  $\sigma_y = \sqrt{\sum_{i,j} (j - \mu_y)^2 g(i,j)}$ .

### 2.3.3. Classification and Tree Cover Mask

In the field of remote sensing, two major classifiers have been widely used due to their excellent classification results and the speed of processing: Random Forest (RF) and Support Vector Machine (SVM) [41,42]. The RF classifier yields reliable classifications using predictions derived from an ensemble of classification and regression trees (CARTs). The trees are created by drawing a subset of training samples through replacement which means that the same sample can be selected several times, while others may not be selected at all. RF produces an estimate of the generalization error using the Out-Of-Bag (OOB) samples. Relative feature importance is automatically calculated as Mean Decrease Accuracy (MDA) through random permutation. We used default parameters, which provide good classification results in tree species classification [43], and set the number of trees to be grown to 500 and the number of features used in each split was set equal to the square root of the total number of input features. The Support Vector Machine (SVM) classifier is a supervised non-parametric statistical learning method [44] which makes no assumption about the underlying data distribution (for a review, see Mountrakis et al. [41]). The SVM algorithm separates a given set of labeled training data with a hyperplane which finds the maximum distance. We used a Gaussian Radial Basis Function (RBF) kernel which has shown good performances in object-based image analysis [45,46]. Optimal cost and gamma values were determined by the grid search function in the R package e1071. We used the package randomForest [47] in the open-source software R 3.1.3 to perform RF models, and the SVM was implemented using the package e1071 [48]. A cross-validation technique was used to assess the



performances of models. The reference sample is randomly split into  $k$  subsets of equal size,  $k-1$  subsets are then used as training data, and the remaining subset is used as validation data. Each  $k$  subset is used once as the validation data, and the  $k$ -fold cross-validation is repeated  $k$  times. This technique allows one to use the entire reference sample for both training and validating the models. We used the common 10-fold cross validation for both classifiers and for both single-date and bi-temporal classification [49]. Three accuracy measures, the overall accuracy (OA), kappa value ( $k$ ), user's accuracy (UA), and producer's accuracy (PA), were used to assess the accuracy of models. PA corresponds to the error of omission (pixels that belong to a class but fail to be classified into this class), UA measures the error of commission (pixels that belong to a class but are labeled as belonging to another), and OA summarized the total classification accuracy. A model's accuracy is considered as poor for a Kappa coefficient value below 0.20, moderate between 0.40 and 0.60, and beyond 0.80 means almost perfect [50]. McNemar's test was used to evaluate the statistical significance of the observed differences in the overall and class-specific accuracies of single-date and bi-temporal classifications using the same reference sample [51]. This non-parametric test evaluates the differences between paired proportions and the difference between the two classifications is significant when the  $p$ -value is less than 0.05.

Extraction of tree- and non-tree objects was made using a two-step process. In the first step, we mask buildings and water objects using the thematic layers of BDTopo<sup>®</sup>, acquired in December 2014 and provided by the National Institute of Geographic and Forestry Information (IGN), and agricultural and herbaceous areas using thematic layers acquired in June 2015 and provided by the intercommunal structure Aix-Marseille-Provence Metropolis. This step allows one to avoid potential spectral overlap between vegetation and, for example, green roofs. In the second step, we used an NDVI threshold to extract tree objects. Histogram analysis of the NDVI band from the summer image was used to estimate NDVI threshold as 0.6. All the objects with mean NDVI values lower than this threshold are thus removed. It should be noted that the purpose of using an NDVI threshold in this study was only to differentiate trees and background, and not to determine the phenology of species.

#### 2.3.4. Ring-Necked Parakeet Breeding Occurrences

Breeding site locations of ring-necked parakeets in the study area were compiled from the database of the regional antenna of the French Bird Protection League, a national network which compiles observations made by volunteers (Collectif, in <http://www.faune-paca.org>, subject to a convention and extracted on December 2016). The dataset was composed by 1830 parakeet breeding occurrences for the period 2009–2016.

### 3. Results

#### 3.1. Classification Results

Table 4 lists the accuracy measures including the average overall accuracy (OA) and kappa values from single-date and bi-temporal images at the study area. The OA ranges from 64.1% to 79.2% and Kappa values from 0.53 to 0.72. Using either the SVM or RF algorithm, tree species classification based on bi-temporal Pléiades images produces higher accuracies than those based on the single-date image. When using bi-temporal images, the OA and the kappa values are respectively 11.5–13.9% and 0.12–0.17 higher compared to classification using single-date image.

**Table 4.** Accuracy measures for the urban tree species classification using SVM and RF with single-date and bi-temporal Pléiades images. SVM: Support Vector Machine; RF: Random Forest; OA: Overall Accuracy.

	SVM		RF	
	OA (%)	Kappa	OA (%)	Kappa
Single-date (using Spring Pléiades image)	64.1	0.53	65.3	0.55
Bi-temporal Pléiades images	75.6	0.65	79.2	0.72



### 3.2. Relative Importance of Features

The MDA (Table 5) and the F-score (Table 6) highlight the feature importance in the single-date and the bi-temporal classification, respectively, in the RF and the SVM models. Textural measure of correlation in the blue band (Summer\_IC3, Table 5) and in the green band (Summer\_Cor2, Table 6) were the most important features in the single-date classification, followed by spectral features in the blue and the NIR bands (Summer\_Mean3 and Summer\_Mean4, Table 5) for the RF model and only in the blue band (Summer\_Mean3, Table 6) for the SVM model. When using bi-temporal images, the textural measure of correlation in the summer image red band (Summer\_IC1, Table 5) followed by spectral information in the spring image NIR band (Spring\_Mean4) were the most important features in the RF model. In the SVM model, measures of entropy in the summer green band (Summer\_Entro2, Table 6) and correlation in the summer red band (Summer\_Cor1) were the two most important features.

**Table 5.** Mean Decrease Accuracy values of the ten most important features in the single-date classification and the bi-temporal classification using RF algorithm.

Mean Decrease Accuracy			
Features	Single-Date	Features	Bi-Temporal
Summer_IC3	25.1	Summer_IC1	24.9
Summer_Mean3	24.3	Spring_Mean4	22.8
Summer_Mean4	23.4	Summer_IC3	18.9
Summer_IC1	21.9	Spring_Mean3	18.5
Summer_Cor4	20.4	Summer_IC2	18.4
Summer_Cor1	19.8	Summer_Cor4	18.1
Summer_Entro2	19.7	Summer_Cor1	17.9
Summer_Dis4	18.7	Summer_PCA1	17.8
Summer_SVar4	18.6	Spring_Var4	17.8
Summer_Clupro4	18.4	Spring_SVar4	17.5

**Table 6.** F-score values of the ten most important features in the single-date classification and the bi-temporal classification using SVM algorithm.

F-Score (%)			
Features	Single-Date	Features	Bi-Temporal
Summer_Cor2	79.1	Summer_Entro2	77.9
Summer_Mean3	53.4	Summer_Cor1	50.4
Summer_Entro2	48.5	Summer_Dis3	42.9
Summer_IC3	42.4	Summer_IC4	39.4
Summer_Cor3	42.3	Summer_Dis2	38.9
Summer_Cor1	37.4	Summer_IC3	35.7
Summer_Dis2	36.1	Summer_Cor2	35.4
Summer_Mean1	32.4	Summer_Entro4	34.8
Summer_NDVI	32.1	Spring_Var4	31.4
Summer_Var4	28.9	Spring_Mean3	31.2

### 3.3. Tree Species Classification

The confusion matrices in Table 7 summarize the results for the tree species classification based on 10-fold cross-validation using RF in single-date and bi-temporal classifications. The producer's accuracies ranged from 27.9% (*Quercus* sp.) to 87.1% (*Tilia* sp.) in the single-date classification and ranged from 33.4% (*Quercus* sp.) to 100% (coniferous species) in the bi-temporal classification. The user's accuracies ranged from 44.6% (other broadleaf species) to 100% (coniferous species and *Quercus* sp.) in the single-date classification and ranged from 54.9% (*Platanus* sp.) to 100% (coniferous species and *Quercus* sp.) in the bi-temporal classification. With the exception of *Quercus* sp., bi-temporal images significantly improved ( $p < 0.05$ ) the discrimination between the different species of broadleaf



trees with increases of the producer's accuracies of all species. The most problematic class was *Quercus* sp., achieving only PA around 28% in the single-date classification and 33% in the bi-temporal classification with no significant difference found according to the McNemar test. When using bi-temporal Pléiades images, the coniferous and broadleaf tree species were perfectly separated (100% coniferous trees correctly classified). The preeminence of bi-temporal classification is supported by the result of McNemar's test with significant difference found when using RF algorithm ( $p < 0.05$ ).

**Table 7.** Confusion matrices and statistical measures for the tree species classification with single-date and bi-temporal Pléiades images using Random Forest algorithm. UA: User's accuracy, PA: Producer's accuracy.

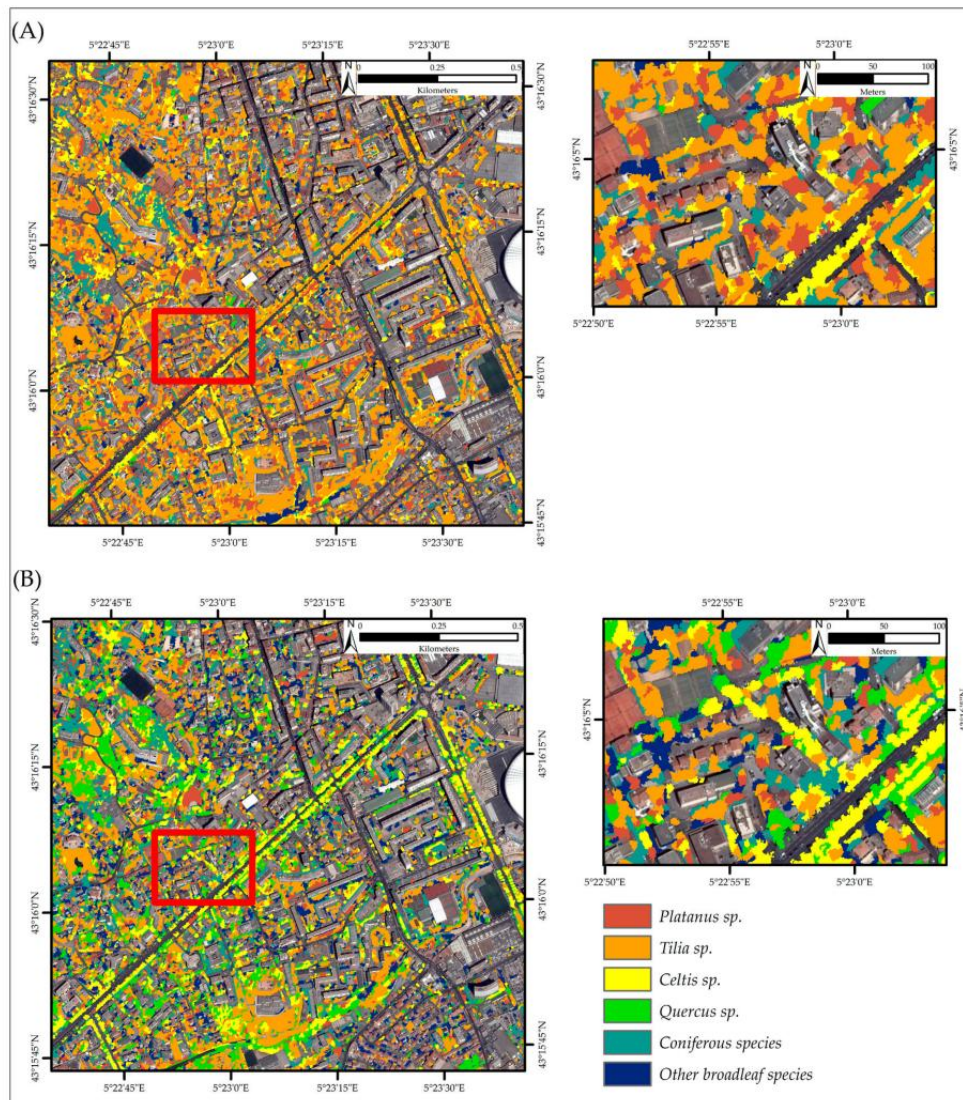
Single-Date Classification								
Reference Data								
Classified as	<i>Platanus</i> sp.	<i>Tilia</i> sp.	<i>Celtis</i> sp.	<i>Quercus</i> sp.	Coniferous Species	Other Broadleaf Species	$\Sigma$	UA (%)
<i>Platanus</i> sp.	82	21	5	0	0	37	145	56.5
<i>Tilia</i> sp.	15	561	404	127	0	132	1239	45.3
<i>Celtis</i> sp.	4	38	598	40	0	4	684	87.4
<i>Quercus</i> sp.	0	0	0	65	0	0	65	100
Coniferous species	0	0	0	0	395	0	395	100
Other broadleaf species	0	24	25	1	84	108	242	44.6
$\Sigma$	101	644	1032	233	479	281	2770	
PA (%)	81.2	87.1	57.9	27.9	82.5	38.4		65.3
Kappa								0.55
Bi-Temporal Classification								
Reference Data								
Classified as	<i>Platanus</i> sp.	<i>Tilia</i> sp.	<i>Celtis</i> sp.	<i>Quercus</i> sp.	Coniferous Species	Other Broadleaf Species	$\Sigma$	UA (%)
<i>Platanus</i> sp.	83	7	35	0	0	26	151	54.9
<i>Tilia</i> sp.	18	606	164	120	0	125	1033	58.7
<i>Celtis</i> sp.	0	15	819	32	0	0	866	94.6
<i>Quercus</i> sp.	0	0	0	78	0	0	78	100
Coniferous species	0	0	0	0	479	0	479	100
Other broadleaf species	0	16	14	3	0	130	163	79.7
$\Sigma$	101	644	1032	233	479	281	2770	
PA (%)	82.2	94.1	79.4	33.5	100	46.3		79.2
Kappa								0.72
McNemar's test significance	NS	***	***	NS	***	**		***

NS:  $p > 0.05$ . \*  $p < 0.05$ . \*\*  $p < 0.01$ . \*\*\*  $p < 0.001$ .

We classified the study area with the object-based RF models using single-date Pléiades image and bi-temporal Pléiades images. Figure 6 displays two levels of detail for both the single-date (Figure 6A) and the bi-temporal classification (Figure 6B). The classification of *Celtis* sp. using bi-temporal images corresponded well to the field survey observations, with a large dominance of this species in the road-street alignments. The improvement of differentiation between *Tilia* sp. and *Celtis* sp. is showed in higher detail between the single-date classification (upper right) and the bi-temporal classification (lower right).







**Figure 6.** Classification maps based on object-based RF model using (A) single-date Pléiades image and (B) bi-temporal Pléiades images.

### 3.4. Relative Use of Tree Species by Nesting Ring-Necked Parakeets

Table 6 summarized the tree species classified using RF in bi-temporal Pléiades images and used as nest sites by the ring-necked parakeet in the study area in Marseille, France. RF classification allows one to identify 98.5% of the tree species used by the ring-necked parakeet for nesting. The most used tree species is *Platanus sp.* in which 95% of the parakeets' nests are found. A very low proportion of parakeet nests is also found in *Quercus sp.* and *Tilia sp.*

## 4. Discussion

### 4.1. Contribution of Bi-Temporal Pléiades Images on Urban Tree Species Classification

In this study, we evaluated the potential of bi-temporal Pléiades images for tree species classification in a Mediterranean city of France, Marseille. To our knowledge, this is the first time that a study has assessed the additional contribution of using more than one Pléiades image in tree species



classification. We applied an object-based approach with two machine learning algorithms, SVM and RF, using either solely summer Pléiades image or using both spring and summer Pléiades images. Bi-temporal classification achieved overall accuracies 11.5–13.9% higher compared to single-date image classification with significant differences in overall and class-specific accuracies found when using RF algorithm. Producer's and User's accuracy were also more balanced. In comparison with previous studies, we only used images representing two seasons, spring and summer. Tigges et al. [17] recommend the use of three seasons, spring, summer, and autumn, to discriminate tree species with the highest accuracy in urban areas. Li et al. [16] combined two WorldView images, acquired in late summer and high autumn, for identifying tree species in Beijing, China. They achieved good classification results with an overall accuracy of 92.4% using bi-temporal images. Our results confirm these findings by combining images acquired in early spring and high summer and highlight the additional contribution of Pléiades bi-temporal images in the discrimination between coniferous and broadleaf species, and between the different species of broadleaf trees. The higher accuracy of the bi-temporal models may be attributed to the use of the spring image during the process, representing the differences in the phenological patterns among tree species and thus helped to improve their separability. Indeed, the development of leaves from early spring to summer leads to an increase of the content of chlorophyll in the leaves' cells. As shown by the difference between spectral reflectance values in Figures 2 and 3, this phenological process results in a decrease of reflectance in the blue and red bands and an increase in the NIR band. In our study, a clear distinction between coniferous and broadleaf species was made using bi-temporal images. As shown in Figure 3, coniferous species traditionally exhibit lower reflectance values in the NIR spectrum in comparison with broadleaf species, due to their particular structure of leaves with less chlorophyll contained in their cells [52]. The feature importance analysis (Tables 5 and 6) confirms the high contribution of the spring NIR band in the bi-temporal models. Using both spring and summer images particularly improves the separability between *Tilia* sp. and *Celtis* sp. As shown in Figure 2A, *Tilia* sp. displays significant differences of the reflectance values in the four spectral bands of the spring images in comparison with the other broadleaf trees. This may be due to its specific phenological pattern, especially in the Mediterranean region, with the presence of early leaves on *Tilia* sp. at the beginning of the spring season, while leaves are not yet developed on the other broadleaf species. The most problematic class was *Quercus* sp., with producer's accuracies only equal to 27.9% in the single-date classification and 33.5% in the bi-temporal classification. This may be explained by the low number of reference polygons for this class, the lowest among all classes, and thus the difficulty in characterizing the spectral variability of individuals trees according to their different phenological stages or ages along the urban gradient. Regarding the relative contribution of features extracted from both Pléiades images, textural and spectral information contributed differently according to the classification scheme. When using the single-date image, textural features in the green and the blue bands and spectral information in the blue and the NIR bands were the most important features. When using bi-temporal images, textural features in the four bands of the summer image and spectral information in the NIR and blue bands of the spring image were among the most important features. The importance of the blue band has previously been highlighted by several studies using Pléiades imagery [53] and its importance in classifying coniferous species due to their low photosynthetic activity in the blue light [54]. Unexpectedly, the NDVI band of the spring image was not among the most important features, regardless of the classifiers used. As pointed out by Sheeren et al. [55], who found similar results in temperate forests in southwest France, NDVI is, by definition, correlated to the red and NIR bands and that more information is found in these bands. Achieving an overall accuracy of 79.2%, our bi-temporal RF model supports that the combination of textural and spectral features lead to satisfactory results as shown by previous studies [39,56]. In this study, we only used textural features extracted from the summer image. As computing power can be a major limitation in the classification of tree species in large areas such as a city, the good accuracy of our model suggests that these features may be sufficient. However, further comparative research



should investigate the additional contribution of textural information extracted from other seasons with different ages of leaves.

#### 4.2. Random Forest and Support Vector Machine Algorithms

We tested two classification algorithms for classifying the image objects, Random Forest and Support Vector Machine, to ensure that the improvement of bi-seasonal images in urban tree species classification is independent of the classification approaches used. Most studies that used these classifiers in tree species classification found that they achieve good performances with high accuracies [16]. Studies that have compared SVM and RF in various classification applications found very different results. For example, Pal [57] found that these two algorithms perform equally well for land cover classification using Landsat data while Li et al. [16] compared SVM and RF for tree species classification and found that SVM systematically outperforms RF. In this study, we found that RF slightly outperforms SVM regardless of the classification scheme, and we used RF results to identify tree species used by the ring-necked parakeet.

#### 4.3. Spatial Distribution of Tree Species and Breeding Ring-Necked Parakeets across the City of Marseille

Figure 6 shows the spatial distribution of the different tree species mapped in this study. Scattered distribution of tree species may increase the potential of misclassification given that tree crowns may overlap between adjacent species. In our study, the most well-classified tree species was *Celtis* sp., which is increasingly used in Marseille as road street trees. Its uniform distribution thus reduces the effect of different species crown overlap. The ring-necked parakeet is a cavity-nesting bird widely introduced in European cities. In its introduced range, this parakeet already showed its preference for the genus *Platanus* in many cities. *Platanus* sp. trees host more than the half of the broods in the Upper Rhine Valley [58] and 66% in Heidelberg city, Germany [59], 78% in the Ile-de-France region, France [60], and 62% in Sevilla, Spain [61]. Tree species classification performed in this study allowed identification of 98.5% of all tree species used by nesting ring-necked parakeets (Table 8). To our knowledge, this is the first time that remote sensing has been used to study potential nesting preferences of bird species. The tree species used as nesting sites by ring-necked parakeets in Marseille matches the literature, our results showed that the majority of the nests are found in *Platanus* sp. trees. The extensive use of *Platanus* tree cavities by the ring-necked parakeet has mainly been attributed to the highest number of cavities found in this tree species and to the dominance of *Platanus* sp. trees in urban tree communities. Our methodology does not allow us to assess the proportion of individual *Platanus* sp. trees in the study area, even if we found that it is not the most abundant species in terms of coverage. In the city of Marseille, *Platanus* sp. trees have been extensively planted as road/street trees and for ornamental aims. However, it is affected by a fungus, *Ceratocystis platani*, responsible for the lethal canker stain disease which will require urban planners to cut the dying individuals and replace them with others such as *Celtis australis*. This species turn-over may have a high impact on biodiversity because of the progressive decrease of cavity availability due to the newly-planted young trees. Cavity availability is a major element of competition and shapes the species composition within the cavity-nesters community inside cities. The presence of old and large trees is critical for the subsistence of animal species such as owls, bats, and other cavity-nesters. Databases of areas with suitable trees are thus crucially needed to study their spatial distribution and may be a useful tool to biodiversity-friendly urban planning. A supplementary step after the classification of tree species may allow one to obtain information on the age of individual trees and used as a proxy for cavity availability. Methods using textural features, as proposed by Franklin et al. [62], represents a promising area to achieve this task.



**Table 8.** Tree species used as nest sites by ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in Marseille, France.

	Number of Ring-Necked Parakeets Nests	Proportion (%)
<i>Platanus</i> sp.	1738	95
<i>Tilia</i> sp.	27	1.5
<i>Celtis</i> sp.	0	0
<i>Quercus</i> sp.	37	2
Coniferous trees	0	0
Other broadleaf trees	18	1
Other	10	0.50
Total	1830	100

## 5. Conclusions

In this study, our aim was to map the different tree species in a Mediterranean city of France to identify the tree species used by an introduced bird species, the ring-necked parakeet, as nest sites. Pléiades images were used and object-based classifications were performed using either a single-date image (acquired in summer) or bi-temporal images (acquired in spring and summer) with two classifiers, Random Forest and Support Vector Machine. The main conclusions derived from our study were:

- (1) Our results showed for the first time that bi-temporal Pléiades images improve the discrimination between coniferous and broadleaf tree species, and the discrimination between the different broadleaf tree species.
- (2) Our findings also suggest that the combination of textural and spectral information is important for discriminating tree species, and that textural features extracted during in-leaf seasons may be sufficient to achieve good classification accuracy.
- (3) Object-based classification represents a powerful tool to study the ecological requirements of fauna, especially in urban areas. Remote sensing techniques using open-source software such as Orfeo ToolBox may be particularly useful for invasive species management but also for the conservation of native fauna by highlighting ecological preferences regarding their breeding and feeding areas.

The *Platanus* sp. distribution map generated in this study will be used as an environmental predictor for the study of ring-necked parakeet population dynamics through Species Distribution Models (SDMs). One of the major issues of SDMs is to obtain environmental layers which are temporally coherent with the occurrence data of the target species. In our opinion, remote sensing is one of the most powerful and time/cost-friendly techniques which will enable the generation of spatio-temporally consistent species distribution models (SDMs) called by He et al. [63] the next-generation of SDM (NG-SDMs). In our opinion, researchers in the field of ecology and geography may gain great advantages by combining their knowledge and expertise to produce interdisciplinary research.

**Acknowledgments:** The authors would like to thank the anonymous reviewers who helped us improve this paper.

**Author Contributions:** M.L.L. and E.B. conceived and designed the experiments; M.L.L. performed the experiments; M.L.L. analyzed the data; and M.L.L., P.C. and M.D.C wrote the paper.

**Conflicts of Interest:** The authors declare no conflict of interest.



## Appendix A

Table A1. Pearson's correlation matrices for the features extracted from summer Pleiades image.

Summer Pleiades Image									
Band 1									
	Energy	Entropy	Correlation	Inverse Difference Moment	Inertia	Cluster Shade	Cluster Prominence	Haralick Correlation	
Energy	1.00	-0.96	0.12	0.88	-0.57	-0.04	-0.38	-0.51	
Entropy		1.00	0.22	-0.95	0.72	0.06	0.52	0.68	
Correlation			1.00	0.40	-0.41	0.05	-0.12	-0.04	
Inverse Difference Moment				1.00	-0.83	0.00	-0.53	-0.67	
Inertia					1.00	-0.05	0.71	0.66	
Cluster Shade						1.00	-0.07	-0.30	
Cluster Prominence							1.00	0.55	
Haralick Correlation								1.00	
Band 2									
	Energy	Entropy	Correlation	Inverse Difference Moment	Inertia	Cluster Shade	Cluster Prominence	Haralick Correlation	
Energy	1.00	-0.96	0.12	0.88	-0.57	-0.04	-0.38	-0.51	
Entropy		1.00	-0.23	-0.95	0.72	0.02	0.51	0.66	
Correlation			1.00	0.40	-0.41	0.04	-0.28	-0.28	
Inverse Difference Moment				1.00	-0.83	0.00	-0.53	-0.67	
Inertia					1.00	-0.05	0.71	0.66	
Cluster Shade						1.00	-0.08	-0.31	
Cluster Prominence							1.00	0.59	
Band 3									
	Energy	Entropy	Correlation	Inverse Difference Moment	Inertia	Cluster Shade	Cluster Prominence	Haralick Correlation	
Energy	1.00	-0.97	-0.07	0.89	-0.61	-0.07	-0.40	-0.53	
Entropy		1.00	-0.04	-0.96	0.73	0.05	0.52	0.66	
Correlation			1.00	0.22	-0.30	0.04	-0.20	-0.17	
Inverse Difference Moment				1.00	-0.84	-0.04	-0.55	-0.67	
Inertia					1.00	-0.04	0.71	0.67	
Cluster Shade						1.00	-0.09	-0.30	
Cluster Prominence							1.00	0.58	
Band 4									
	Energy	Entropy	Correlation	Inverse Difference Moment	Inertia	Cluster Shade	Cluster Prominence	Haralick Correlation	
Energy	1.00	-0.99	-0.46	0.96	-0.77	0.05	-0.57	-0.78	
Entropy		1.00	0.41	-0.98	0.82	-0.05	0.62	0.80	
Correlation			1.00	-0.30	0.13	-0.02	0.14	0.29	
Inverse Difference Moment				1.00	-0.90	0.05	-0.64	-0.80	
Inertia					1.00	-0.09	0.73	0.68	
Cluster Shade						1.00	-0.09	-0.27	
Cluster Prominence							1.00	0.55	



## References

1. Wilcove, D.S.; Rothstein, D.; Dubow, J.; Phillips, A.; Losos, E. Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States: Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, overexploitation, and disease. *BioScience* **1998**, *48*, 607–615. [[CrossRef](#)]
2. Gurevitch, J.; Padilla, D.K. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends Ecol. Evol.* **2004**, *19*, 470–474. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
3. Blackburn, T.M.; Pyšek, P.; Bacher, S.; Carlton, J.T.; Duncan, R.P.; Jarošík, V.; Wilson, J.R.U.; Richardson, D.M. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* **2011**, *26*, 333–339. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
4. Lockwood, J.L.; Cassey, P.; Blackburn, T. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.* **2005**, *20*, 223–228. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
5. Forshaw, J.M. *Parrots of the World*; Princeton University Press: Princeton, NJ, USA, 2010.
6. Pârâu, L.G.; Strubbe, D.; Mori, E.; Menchetti, M.; Ancillotto, L.; van Kleunen, A.; White, R.L.; Luna, Á.; Hernández-Brito, D.; Le Louarn, M.; et al. Rose-ringed Parakeet Populations and Numbers in Europe: A Complete Overview. *Open Ornithol. J.* **2016**, *9*, 1–13. [[CrossRef](#)]
7. Peck, H.L.; Pringle, H.E.; Marshall, H.H.; Owens, I.P.F.; Lord, A.M. Experimental evidence of impacts of an invasive parakeet on foraging behavior of native birds. *Behav. Ecol.* **2014**, *25*, 582–590. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
8. Le Louarn, M.; Couillens, B.; Deschamps-Cottin, M.; Clergeau, P. Interference competition between an invasive parakeet and native bird species at feeding sites. *J. Ethol.* **2016**, *34*, 291–298. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
9. Clergeau, P.; Vergnes, A. Bird feeders may sustain feral Rose-ringed parakeets *Psittacula krameri* in temperate Europe. *Wildl. Biol.* **2011**, *17*, 248–252. [[CrossRef](#)]
10. Strubbe, D.; Matthysen, E.; Graham, C.H. Assessing the potential impact of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* on native nuthatches *Sitta europaea* in Belgium. *J. Appl. Ecol.* **2010**, *47*, 549–557. [[CrossRef](#)]
11. Newton, I. Experiments on the limitation of bird breeding densities: A review. *Ibis* **1994**, *136*, 397–411. [[CrossRef](#)]
12. Menchetti, M.; Mori, E.; Angelici, F.M. Effects of the Recent World Invasion by Ring-Necked Parakeets *Psittacula krameri*. In *Problematic Wildlife*; Angelici, F.M., Ed.; Springer International Publishing: Cham, Switzerland, 2016; pp. 253–266.
13. Robertson, M.P.; Cumming, G.S.; Erasmus, B.F.N. Getting the most out of atlas data. *Divers. Distrib.* **2010**, *16*, 363–375. [[CrossRef](#)]
14. Li, D.; Ke, Y.; Gong, H.; Chen, B.; Zhu, L. Tree species classification based on WorldView-2 imagery in complex urban environment. In Proceedings of the 2014 Third International Workshop on Earth Observation and Remote Sensing Applications (EORSA), Changsha, China, 11–14 June 2014; pp. 326–330.
15. Zipper, S.C.; Schatz, J.; Singh, A.; Kucharik, C.J.; Townsend, P.A.; Loheide, S.P., II. Urban heat island impacts on plant phenology: Intra-urban variability and response to land cover. *Environ. Res. Lett.* **2016**, *11*, 054023. [[CrossRef](#)]
16. Li, D.; Ke, Y.; Gong, H.; Li, X. Object-Based Urban Tree Species Classification Using Bi-Temporal WorldView-2 and WorldView-3 Images. *Remote Sens.* **2015**, *7*, 16917–16937. [[CrossRef](#)]
17. Tigges, J.; Lakes, T.; Hostert, P. Urban vegetation classification: Benefits of multitemporal RapidEye satellite data. *Remote Sens. Environ.* **2013**, *136*, 66–75. [[CrossRef](#)]
18. Dalponte, M.; Ørka, H.O.; Ene, L.T.; Gobakken, T.; Næsset, E. Tree crown delineation and tree species classification in boreal forests using hyperspectral and ALS data. *Remote Sens. Environ.* **2014**, *140*, 306–317. [[CrossRef](#)]
19. MacLean, M.G.; Congalton, R.G. Map accuracy assessment issues when using an object-oriented approach. In Proceedings of the American Society for Photogrammetry and Remote Sensing 2012 Annual Conference, Sacramento, CA, USA, 19–23 March 2012; pp. 1–5.
20. Blaschke, T.; Strobl, J. What's wrong with pixels? Some recent developments interfacing remote sensing and GIS. *Geo-Inf. Syst.* **2002**, *14*, 12–17.
21. Van Aardt, J.A.N.; Wynne, R.H. Examining pine spectral separability using hyperspectral data from an airborne sensor: An extension of field-based results. *Int. J. Remote Sens.* **2007**, *28*, 431–436. [[CrossRef](#)]
22. Voss, M.; Sugumaran, R. Seasonal Effect on Tree Species Classification in an Urban Environment Using Hyperspectral Data, LiDAR, and an Object-Oriented Approach. *Sensors* **2008**, *8*, 3020–3036. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]



23. Aschmann, H. Distribution and Peculiarity of Mediterranean Ecosystems. In *Mediterranean Type Ecosystems*; di Castri, F., Mooney, H.A., Eds.; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 1973; pp. 11–19.
24. Roncayolo, W. Les grammaires d'une ville. Essai sur la genèse des structures urbaines à Marseille. *Ann. Hist. Sci. Soc.* **1997**, *52*, 1195–1198.
25. Christophe, E.; Inglada, J.; Giros, A. Orfeo toolbox: A complete solution for mapping from high resolution satellite images. *Int. Arch. Photogramm. Remote Sens. Spat. Inf. Sci.* **2008**, *37*, 1263–1268.
26. Fukunaga, K.; Hostetler, L. The estimation of the gradient of a density function, with applications in pattern recognition. *IEEE Trans. Inf. Theory* **1975**, *21*, 32–40. [[CrossRef](#)]
27. Comaniciu, D.; Meer, P. Mean Shift: A Robust Approach toward Feature Space Analysis. *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* **2002**, *24*, 603–619. [[CrossRef](#)]
28. Michel, J.; Youssefi, D.; Grizonnet, M. Stable Mean-Shift Algorithm and Its Application to the Segmentation of Arbitrarily Large Remote Sensing Images. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* **2015**, *53*, 952–964. [[CrossRef](#)]
29. Hoover, A.; Jean-Baptiste, G.; Jiang, X.; Flynn, P.J.; Bunke, H.; Goldgof, D.B.; Bowyer, K.; Eggert, D.W.; Fitzgibbon, A.; Fisher, R.B. An Experimental Comparison of Range Image Segmentation Algorithms. *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* **1996**, *18*, 673–689. [[CrossRef](#)]
30. Jiang, X.; Marti, C.; Irniger, C.; Bunke, H. Distance Measures for Image Segmentation Evaluation. *EURASIP J. Appl. Signal Process.* **2006**, 209. [[CrossRef](#)]
31. Ruiz, L.A.; Fdez-sarría, A.; Recio, J.A. Texture feature extraction for classification of remote sensing data using wavelet decomposition: A comparative study. *Int. Arch. Photogramm. Remote Sens.* **2004**, XXXV, 1682–1750.
32. Agüera, F.; Aguilar, F.J.; Aguilar, M.A. Using texture analysis to improve per-pixel classification of very high resolution images for mapping plastic greenhouses. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* **2008**, *63*, 635–646. [[CrossRef](#)]
33. Puissant, A.; Hirsch, J.; Weber, C. The utility of texture analysis to improve per-pixel classification for high to very high spatial resolution imagery. *Int. J. Remote Sens.* **2005**, *26*, 733–745. [[CrossRef](#)]
34. Chiu, W.Y.; Couloigner, I. Evaluation of incorporating texture into wetland mapping from multispectral images. *EARSeL EProc.* **2004**, *3*, 363–371.
35. Myint, S.W.; Gober, P.; Brazel, A.; Grossman-Clarke, S.; Weng, Q. Per-pixel vs. object-based classification of urban land cover extraction using high spatial resolution imagery. *Remote Sens. Environ.* **2011**, *115*, 1145–1161. [[CrossRef](#)]
36. Tsai, F.; Chou, M.-J. Texture augmented analysis of high resolution satellite imagery in detecting invasive plant species. *J. Chin. Inst. Eng.* **2006**, *29*, 581–592. [[CrossRef](#)]
37. Haralick, R.M.; Shanmugam, K.; Dinstein, I. Textural Features for Image Classification. *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.* **1973**, SMC-3, 610–621. [[CrossRef](#)]
38. Chen, D.; Stow, D.A.; Gong, P. Examining the effect of spatial resolution and texture window size on classification accuracy: An urban environment case. *Int. J. Remote Sens.* **2004**, *25*, 2177–2192. [[CrossRef](#)]
39. Franklin, S.E.; Hall, R.J.; Moskal, L.M.; Maudie, A.J.; Lavigne, M.B. Incorporating texture into classification of forest species composition from airborne multispectral images. *Int. J. Remote Sens.* **2000**, *21*, 61–79. [[CrossRef](#)]
40. Hall-Beyer, M. GLCM Texture Tutorial. Available online: <http://www.fp.ucalgary.ca/mhallbey/tutorial.htm> (accessed on 24 May 2017).
41. Mountrakis, G.; Im, J.; Ogole, C. Support vector machines in remote sensing: A review. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* **2011**, *66*, 247–259. [[CrossRef](#)]
42. Belgiu, M.; Drăguț, L. Random forest in remote sensing: A review of applications and future directions. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* **2016**, *114*, 24–31. [[CrossRef](#)]
43. Immitzer, M.; Atzberger, C.; Koukal, T. Tree Species Classification with Random Forest Using Very High Spatial Resolution 8-Band WorldView-2 Satellite Data. *Remote Sens.* **2012**, *4*, 2661–2693. [[CrossRef](#)]
44. Cortes, C.; Vapnik, V. Support-Vector Networks. *Mach. Learn.* **1995**, *20*, 273–297. [[CrossRef](#)]
45. Heumann, B.W. An Object-Based Classification of Mangroves Using a Hybrid Decision Tree—Support Vector Machine Approach. *Remote Sens.* **2011**, *3*, 2440–2460. [[CrossRef](#)]
46. Kavzoglu, T.; Colkesen, I. A kernel functions analysis for support vector machines for land cover classification. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* **2009**, *11*, 352–359. [[CrossRef](#)]
47. Liaw, A.; Wiener, M. Classification and regression by randomForest. *R News* **2002**, *2*, 18–22.



48. Meyer, D.; Dimitriadou, E.; Hornik, K.; Weingessel, A.; Leisch, F. *e1071: Misc Functions of the Department of Statistics, Probability Theory Group (Formerly: E1071), TU Wien*; [R Package e1071 Version 1.6-7]. Comprehensive R Archive Network (CRAN); 2017. Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=e1071> (accessed on 1 March 2017).
49. Rodriguez, J.D.; Perez, A.; Lozano, J.A. Sensitivity Analysis of k-Fold Cross Validation in Prediction Error Estimation. *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* **2010**, *32*, 569–575. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
50. Landis, J.R.; Koch, G.G. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* **1977**, *33*, 159–174. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
51. Foody, G.M. Thematic map comparison: Evaluating the statistical significance of differences in classification accuracy. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* **2004**, *70*, 627–633. [[CrossRef](#)]
52. Roberts, D.A.; Ustin, S.L.; Ogunjemiyo, S.; Greenberg, J.; Dobrowski, S.Z.; Chen, J.; Hinckley, T.M. Spectral and Structural Measures of Northwest Forest Vegetation at Leaf to Landscape Scales. *Ecosystems* **2004**, *7*, 545–562. [[CrossRef](#)]
53. Ng, W.-T.; Rima, P.; Einzmann, K.; Immitzer, M.; Atzberger, C.; Eckert, S. Assessing the Potential of Sentinel-2 and Pléiades Data for the Detection of *Prosopis* and *Vachellia* spp. in Kenya. *Remote Sens.* **2017**, *9*, 74. [[CrossRef](#)]
54. Pu, R.; Liu, D. Segmented canonical discriminant analysis of in situ hyperspectral data for identifying 13 urban tree species. *Int. J. Remote Sens.* **2011**, *32*, 2207–2226. [[CrossRef](#)]
55. Sheeren, D.; Fauvel, M.; Josipovic, V.; Lopes, M.; Planque, C.; Willm, J.; Dejoux, J.-F. Tree species classification in temperate forests using formosat-2 satellite image time series. *Remote Sens.* **2016**, *8*, 734. [[CrossRef](#)]
56. Eckert, S. Improved Forest Biomass and Carbon Estimations Using Texture Measures from WorldView-2 Satellite Data. *Remote Sens.* **2012**, *4*, 810–829. [[CrossRef](#)]
57. Pal, M. Random forest classifier for remote sensing classification. *Int. J. Remote Sens.* **2005**, *26*, 217–222. [[CrossRef](#)]
58. Czajka, C.; Braun, M.P.; Wink, M. Resource Use by Non-Native Ring-Necked Parakeets (*Psittacula krameri*) and Native Starlings (*Sturnus vulgaris*) in Central Europe. *Open Ornithol. J.* **2011**, *4*, 17–22. [[CrossRef](#)]
59. Wegener, S. Verbreitung und Arealnutzung der Halsbandsittiche (*Psittacula krameri*) in Heidelberg. *Ornithologische Gesellschaft Baden-Württemberg* **2007**, *23*, 39–55.
60. Clergeau, P.; Vergnes, A.; Delanoue, R. La perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en Ile-de-France: Distribution et régime alimentaire. *Alauda* **2009**, *7*, 121–132.
61. Hernández-Brito, D.; Carrete, M.; Popa-Lisseanu, A.G.; Ibáñez, C.; Tella, J.L. Crowding in the City: Losing and Winning Competitors of an Invasive Bird. *PLoS ONE* **2014**, *9*, e100593. [[CrossRef](#)]
62. Franklin, S.E.; Wulder, M.A.; Gerylo, G.R. Texture analysis of IKONOS panchromatic data for Douglas-fir forest age class separability in British Columbia. *Int. J. Remote Sens.* **2001**, *22*, 2627–2632. [[CrossRef](#)]
63. He, K.S.; Bradley, B.A.; Cord, A.F.; Rocchini, D.; Tuanmu, M.-N.; Schmidlein, S.; Turner, W.; Wegmann, M.; Pettorelli, N. Will remote sensing shape the next generation of species distribution models? *Remote Sens. Ecol. Conserv.* **2015**, *1*, 4–18. [[CrossRef](#)]



© 2017 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).







**Article 4 : Success in the city: dynamic distribution models highlight temporal variations and differing ecological requirements of native range-shifting and non-native invasive birds.**

---

Marine Le Louarn, Philippe Clergeau, Diederik Strubbe & Magali Deschamps-Cottin

Article en révision dans *Journal of Avian Biology*



## **Success in the city: dynamic distribution models highlight temporal variations and differing ecological requirements of native range-shifting and non-native invasive birds.**

Marine LE LOUARN<sup>1,2</sup>, Philippe CLERGEAU<sup>2</sup>, Diederik STRUBBE<sup>3,4,5</sup>, Magali DESCHAMPS-COTTIN<sup>1</sup>

1 – Aix Marseille Univ, IRD, LPED UMR\_D 151, 13331, Marseille, France.

2 – Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CESCO, 43 rue Buffon, CP135, 75005 Paris.

3 - Center for Macroecology, Evolution and Climate, Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark

4 - Evolutionary Ecology Group, University of Antwerp, Antwerp, Belgium

5 - Terrestrial Ecology Unit, Ghent University, KL Ledeganckstraat 32, 9000 Ghent, Belgium

### **Abstract**

Urbanisation is a major driver of changes leading to the extinction of some species while others increase in abundance. Spatiotemporal patterns of these successful urban species occurrences are likely to be shaped by their response and tolerance to urban features. In this study, we assess the anthropo-ecological requirements in a Mediterranean city of two co-occurring, cavity-nesting bird species, the native range-shifting jackdaw *Corvus monedula* and the non-native invasive ring-necked parakeet *Psittacula krameri*. We built yearly models over an eight-year period and used an ensemble modelling approach to assess the difference of their response through time and between species. Predictors describing human-made structures, socio-ecological proxies and resources availability were extracted from temporally coincident databases. Dispersal and habitat constraints were implemented in final models to provide more realistic maps of species potential distributions. Ensemble models evaluated with a random partition of the training dataset (non-independent evaluation dataset) showed a higher accuracy than those evaluated with an independent dataset from another time period. While urban ecosystems are usually considered as more stable than natural areas, our results indicated that the relative importance of predictor variables differ through the study period for both studied species and thus highlight that single-season occurrence data may be insufficient to characterize species ecological requirements. The ring-necked parakeet and the jackdaw showed different responses to urban features, with a preference of jackdaws for the more urbanized part of the city and a strong positive association between parakeets and the density of exotic ornamental trees. We conclude that the ring-necked parakeet range expansion is likely driven by its effective ability to exploit urban resources that native species do not or under exploit, suggesting an open windows of foraging opportunities, while the jackdaw is misled by a high cavity availability and a large amount of low-quality anthropogenic food in the urban core.

**Key-words:** *Psittacula krameri*, *Corvus monedula*, empty niche hypothesis, dispersal constraints, Mediterranean city, ensemble modelling, multi-season datasets.



## Introduction

Cities are expanding geographically at a higher rate than human population growth, particularly in biodiversity hotspots (Seto et al. 2012) and the forecast of human population in urban areas is estimated to more than 60% in 2050 (United Nations 2014). Thus, a better understanding of urban features that promote or limit biodiversity is necessary for conservation issues and sustainable urban planning. Urbanization processes destroy natural habitats and drastically transforms landscapes by altering resource flows (Henry and Dicks 1987), increasing disturbance frequencies (Rebele 1994) and replacing natural vegetation by impervious surfaces and novel plant communities (McKinney 2002). The structure and form of urban areas are extremely diverse, depending among others on their extent, from small villages to megacities, on their geographical localization, and on cultures and histories of human populations (Chace and Walsh 2006, Clergeau 2007). Urban landscapes are composed of human-made features such as urban-industrial structures (buildings, roads), agricultural areas, ornamental parks and private gardens, and by patches of remnant vegetation and water surfaces. The response of bird species to these neo-habitats mainly depends on their ability to deal with the human-induced disturbances and to exploit the novel pool of resources present (Lowry et al. 2013). The heterogeneity of their response to urbanization induces changes in species occurrence and abundance, including the local extinction of some native species (commonly called urban avoiders) while few others increase in abundance and take advantages of the new opportunities cities offered (commonly called urban exploiters, Blair 1996, McKinney 2002, Chace and Walsh 2006, Croci et al. 2008). For the latter, urban areas can be view as places of opportunities such as, for example, the European swift *Apus apus* which nest in buildings (Kark et al. 2007), or the yellow-legged gull *Larus michahellis*, which nest on buildings' roofs (Soldatini et al. 2008), both species reaching peak densities in urban cores. Food resources may also be both higher and more predictable in urban areas compared to surrounding rural habitats, due to anthropogenic wastes and (bird) feeders supplies (Tryjanowski et al. 2015).

Among urban exploiters, non-native bird species are especially successful (Blair 1996, Kark et al. 2007). Independently of the nature of the ecosystem to which non-native birds are introduced, several intrinsic biological traits have been linked to the success of non-native invasive species, including aspects of morphology, behavior and life-history. Invasive species are more likely to have broad environmental tolerances (Shea and Chesson 2002, Hellmann et al. 2008), a higher competitiveness which may allow them to displace native species from their niches (“competition hypothesis”, Sol et al. 2012) and their ability to exploit resources that are no longer monopolized by other species or resources that other species are not able to exploit (“empty niche” and “resource opportunity hypothesis”, Tilman 2004, Sol et al. 2012). Non-native invasive birds often occupy human-dominated sites in which human activities may positively influence their establishment



(“human-activity hypothesis”, Taylor and Irwin 2004, Leprieur et al. 2008) for example by providing nesting sites (e.g. buildings, nest-boxes) and supplementary food resources. In this study, we aim to determine the differences and/or the similarities in the response to urban environment between two co-occurring, expanding cavity-nesting bird species in the same Mediterranean city: a recently introduced non-native species, the ring-necked parakeet *Psittacula krameri*, and a native species, the Western jackdaw *Corvus monedula*. We examined the relationship between anthropo-ecological predictors and species’ breeding distributions, and hypothesize that the drivers of species’ breeding presence, and thus the response to urban features, will be different between the non-native and native species, with a broader tolerance to the human activities for the non-native ring-necked parakeet.

The ring-necked parakeet *Psittacula krameri* is a Psittacine species native from Asia and sub-Saharan Africa and is the most widely distributed parrot species in the world (Forshaw 2010). The total number of individuals in Europe has been estimated to number at least 85 000 with populations successfully established in ten countries (Pârâu et al. 2016). Popular as pets, introduction events of this species outside its native range result of accidental or deliberate releases. In France, the three principal breeding populations are located in the north (Paris and Lille) and on the Mediterranean coast in the south (Marseille). With more than five million of breeding pairs, the Western jackdaw is a corvid species native to and commonly found in Europe. Jackdaws are usually found breeding in vertical structures like cliff faces but it has spread spatially and numerically in French cities since the middle 1990’s (Frèze 2015). The RNP and the jackdaw share life-history traits that have been related to a higher probability of successful establishment in novel environments: they are sedentary (Veltman et al. 1996), have a relatively large brain (Sol and Lefebvre 2000), are sexually monochromatic (McLain et al. 1995) and have an opportunistic feeding regime (Jokimäki and Suhonen 1998). Both species are cavity nesters, semi-colonial and gather at night in communal roost sites. Their recent demographic increases in French cities raised concerns by urban planners regarding their potential impacts. The main introduction event of the ring-necked parakeet and the expansion of the jackdaw from natural to urban habitats in the city of Marseille have occurred at the same time, i.e. around 1990’s which makes these populations good candidates to study factors that drive the success of urban species.

We used a set of detailed habitat variables implemented in an ensemble forecasting of Species Distribution Models (SDMs). SDMs encompass a wide range of statistical approaches which quantify relationships between spatial distributions of species and the characteristics of their environment (Guisan and Zimmermann 2000, Franklin 2010). They have been widely used in ecology and evolution, including for informing conservation decisions (Guisan et al. 2013), and for predicting the potential distributions of invasive species or disease vectors (Peterson 2003, Purse and Golding 2015). Yet, SDMs have been criticized, not only because model predictions can strongly vary depending on the technique used (Elith et al. 2006, Syphard and Franklin 2009), but also because SDMs are



inherently static, correlative models relying on the assumption that species occurrences used for modelling are representative of species' true distributions and that observed species distributions are in equilibrium with limiting environmental factors (Guisan and Thuiller 2005). Therefore, here, to account for the variability of SDMs algorithms, we applied an ensemble modelling framework. Ensemble models combine input parameter settings and outputs of several different model algorithms (Araújo and New 2007, Marmion et al. 2009), and allow to derive the central tendency of individual SDM predictions, and of the factor underlying species' predicted distributions. To account for the fact that invasive and range-shifting species are, by definition, not in pseudo-equilibrium with their environment (Guisan and Theurillat 2000, Václavík and Meentemeyer 2012), we explicitly included estimates of species dispersal capacities in our modelling framework. The necessity of including dispersal limitations into SDMs has been stressed by several authors (e.g. see Guisan and Thuiller 2005, Beale and Lennon 2012), but studies that account for this process are still rare. Lastly, we move beyond purely static distribution models by relying on a multi-season occurrence datasets and detailed covariates extracted from temporally consistent databases to account for possible fluctuations of resources through time.

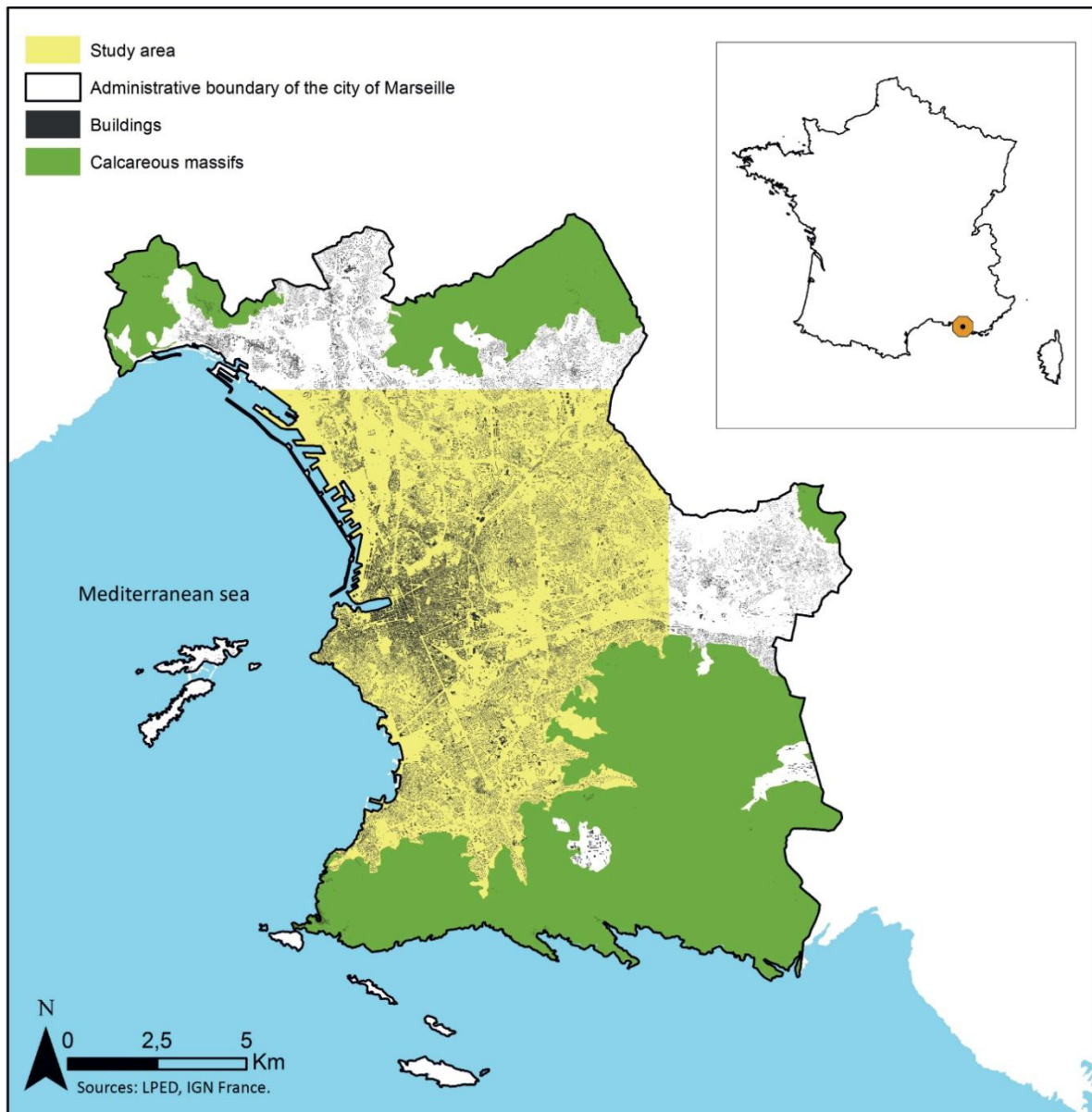
Thus, our data and dynamic “hybrid” modelling framework allow not only to test whether introduced, invading and native, range-shifting species differ in their response to features of urban habitats, but also enables us to provide a more realistic forecast of the *potentially colonisable habitats* of our target species, representing the suitable areas that species will be able to colonise in the next 50 years. Our study highlights how ecological knowledge and tools can provide landscape-scale ecological assessments allowing urban planners and conservation managers to make more informed decisions.

## Methods

### *Study area*

The study was carried out in the urbanized part of the city of Marseille. Geographically constraints by the availability of remote sensed predictor variables, the total extent of the study area covers 97 km<sup>2</sup> (Fig. 1). Marseille is a coastal city located in the Mediterranean southeast coast of France and is the second most populous city in the country with an estimated human population of 855 000. At the north, east and south, the city is surrounded by calcareous massifs. Unlike the majority of big Mediterranean cities, the rural fringe adjacent to the suburban area is absent in Marseille. This characteristic induces a particular spatial structure where the urban part of the city is directly adjacent to natural areas. Since 2010, the southern part of the city is classified as National Park.





**Figure 1.** The geographical location of the study area in Marseille, France.

### *Species breeding occurrences*

For the period 2009 to 2015, yearly breeding site locations of both jackdaws and ring-necked parakeets were compiled from the database of the regional antenna of the French Bird Protection League, a national network which compiles observations made by volunteers (Collectif, in <http://www.faune-paca.org>, subject to a convention and extracted on December 2015). When using volunteer observation networks, potential biases in the sampling effort and uncertainties in the spatial location of occurrence points may occur (Dickinson et al. 2010). To account for a possible uneven sampling effort, we included as bias predictors in the models the density of human population and the



distance to small and main roads (see Mair et al. 2017). In order to reduce possible localization errors, we verified that all breeding occurrences were located within a circular buffer of 5 m around a tree or a building (i.e. most representative locations for urban cavity-nesting birds) for both species. All the occurrences which did not fall into a buffer were removed from the dataset.

Breeding occurrences for the year 2016 were collected during an extensive field survey following a true-census sampling design. To ensure an equal sampling time of different parts of the city, the study area was divided into a regular grid with a spatial resolution of 1 km and each cell was visited once during a 30 min period from December 2015 to April 2016. If a nesting pair of jackdaw or RNP was found (i.e. observations of individuals inside cavities and/or a male feeding a female located within a cavity and/or in the case of the RNPs individuals with a damaged tail entering in a cavity), the exact coordinates of the nest were recorded. The exact location of every nest was then mapped and converted into a 50 m grid resolution raster. Considering that both species are conspicuous and frequent vocalists, we are confident our sampling accurately reflects their breeding distributions in the city. The final datasets were composed by a presence-only dataset for the period 2009-2015 and a Boolean dataset of presence-absence points for the year 2016, with a total of 1084 jackdaw breeding occurrences and 1830 RNP breeding occurrences.

#### *Anthropo-ecological predictor variables*

Based on the literature and on our ecological knowledge, we selected a set of 21 candidate predictor variables for the period 2009 to 2013, and 20 variables for the period 2014 to 2016 (summarized in Table 1). No strongly correlated variables were included (verify using Variance Inflation Factor  $< 5$ , R package *usdm*). We used the density of built-up areas given that human-made structures may affect the urban species distribution at the local scale (Evans et al. 2009a). Anthropogenic food resources may affect the distribution and abundance of invasive species (Fuller et al. 2008, Galbraith et al. 2015). Given that a quantitative measure of bird feeders and direct feeding is difficult to obtain, the density of retired people (Davies et al. 2009), and the distance to healthcare establishments were used as proxies. The density and the presence/absence of *Platanus* sp. trees were also used as a predictor of cavities availability. Indeed, *Platanus* sp. is widely used by the RNP for breeding in its introduced range (Wegener 2007, Clergeau et al. 2009, Czajka et al. 2011, Hernández-Brito et al. 2014), especially in the study area (Le Louarn et al. 2017). Moreover, *Platanus* sp. is the most abundant broadleaf trees in Mediterranean cities and may display the highest number of available cavities (Ake et al. 1991). For the period 2009-2014, we extracted the spatial distribution of individual *Platanus* sp. from a geodatabase of the municipality. For the years 2015 and 2016, we used the GIS layer of the *Platanus* sp. trees coverage produced by a previous study (Le Louarn et al. 2017). To





obtain the density of *Platanus* sp. trees for each grid cell, we divided the total coverage of the trees by the average leaf area of 50 trees calculated by visual interpretation on a spring Pléiade image ( $n = 50$ ,  $\mu = 43.95 \pm 31.64 \text{ m}^2$ ). Birds may prefer to nest on highest sites due to a lower predation risk (Nilsson 1984), thus the height of buildings was extracted from the National Institute of Geographic Information (IGN) and included as predictor variables as well as natural potential food resources including herbaceous and agricultural areas, freshwater surfaces and the density of exotic plant species known to be consumed by the RNP (i.e. the total number of individual trees, detailed information can be found in Supplementary Material, Appendix 1, Table A1).

To take into account a possible spatial-scale dependent process in the habitat selection, the density and the height of buildings, the density of agricultural areas, exotic tree species, *Platanus* sp. Trees, freshwater surfaces and herbaceous areas were calculated using three circular buffers (50 m, 500 m and 1000 m) using ArcGis Spatial Analyst (ESRI 2014). To ensure temporal coherence between predictors and response variables, raster layers were extracted from temporally coincident databases for each year of the study time window (Table 1). The spatial resolution of all predictors was 50 m except for human population and retired people densities which were only available at the IRIS neighborhood resolution, the smallest unit of French demographic statistics defined by Insee (National Institute of Statistics and Economic Studies, <https://www.insee.fr>). These two predictor variables were thus resampled to a 50 m resolution.

We used the Global Moran's Indice (Moran 1950) to assess the spatial autocorrelation of each predictor and each occurrence datasets. The GMI was transformed into a Z-Score calculated at different distances (corresponding to the three buffer distances used) for significance test and no spatial autocorrelation was found.



**Table 1.** Details of the variables used in the species distribution models. The spatial resolution was 50 m for all the predictors except for *Density of human population* and *Density of retired people* for which the spatial resolution was the IRIS neighborhood.

Abbreviation	Variable description	Source/Reference	Date of datasets
Dist_MRoad	<b>Distance to main roads</b> (highways, national roads, departmental roads)	National Institute of Geographic and Forestry Information (IGN)/Mair et al. (2017)	2011 – 2014 - 2016
Dist_SRoad	<b>Distance to small roads</b>	IGN/Mair et al. (2017)	2011 – 2014 - 2016
Densi_pop	<b>Density of human population</b> (number of human individuals per IRIS neighborhood)	National Institute of Statistics and Economic Studies (INSEE)/Strubbe and Matthysen (2009c), Mair et al. (2017)	2009 – 2010 -2011 - 2012 - 2013
Densi_retired	<b>Density of retired people</b> (number of retired individuals per IRIS neighborhood)	INSEE/Davies et al. (2009)	2009 – 2010 -2011 - 2012 - 2013
Dist_health	<b>Distance to healthcare establishments</b>	IGN	2011 – 2014 - 2016
Densi_agri_50; Densi_agri_1000	<b>Density of agricultural areas</b> calculated in buffers of 50m and 1000m	Urban Atlas (EEA 2014), Urban Community of Marseille Provence Métropole (MPM)/Strubbe and Matthysen (2009a)	2009
Densi_exo_50; Densi_exo_500; Densi_exo_1000	<b>Density of exotic tree species</b> on which <i>Psittacula krameri</i> and <i>Corvus monedula</i> are known to feed and calculated in buffers of 50m, 500m and 1000m (See Supplementary Material Appendix 1, Table 1)	Marseille municipality; See Supplementary Material	2009
PA_exo	<b>Presence-absence of exotic tree species</b> on which <i>Psittacula krameri</i> and <i>Corvus monedula</i> are known to feed (Binary variable encoded 0 for absence and 1 for presence)	Marseille municipality; See Supplementary Material	2009
Densi_Plat_50; Densi_Plat_500; Densi_Plat_1000	<b>Density of <i>Platanus sp.</i> trees</b> calculated in buffers of 50m, 500m, and 1000m	Remote-sensed predictors based on Le Louarn et al. (2017) and Marseille municipality database	2009-2015
PA_Plat	<b>Presence-absence of <i>Platanus sp.</i> trees</b> (Binary variable encoded 0 for absence and 1 for presence)	Remote-sensed predictors based on Le Louarn et al. (2017) and Marseille Municipality database	2009-2015
Densi_wat_50; Densi_wat_500; Densi_wat_1000	<b>Density of fresh surface water</b> calculated in buffers of 50m, 500m and 1000m	IGN/Strubbe and Matthysen (2009a)	2011 – 2014 - 2016
Dist_wat	<b>Distance to freshwater surfaces</b>	IGN/Strubbe and Matthysen (2009a)	2011 – 2014 - 2016
Densi_herb_50	<b>Density of herbaceous areas</b> calculated in a buffer of 50m	Remote-sensed predictors based on Le Louarn et al. (2017)/Strubbe and Matthysen (2007)	2015
Height_buil_50; Height_buil_1000	<b>Height of buildings</b> calculated in buffers of 50m and 1000m	IGN/Pellissier et al. (2012)	2011 – 2014 - 2016
Densi_buil_50	<b>Density of built-up areas</b> calculated in a buffer of 50m	IGN, Remote-sensed predictors based on Le Louarn et al. (2017)/Strubbe and Matthysen (2009c)	2011 – 2014 - 2015 - 2016



### *Modelling procedure*

We built our ensemble model using four machine learning algorithms: Random Forests (RF, Breiman 2001), Maximum Entropy (MAXENT, Phillips et al. 2006), Gradient Boosting Model (GBM, Friedman 2001) and Artificial Neural Networks (ANN, Ripley 1996). Unlike parametric approaches, machine learning methods allow to model nonlinear relationships and these methods are among the best performing techniques currently available (Elith et al. 2006, Olden et al. 2008).

For each species and for each year of the period 2009 to 2015, the four SDMs were trained and evaluated using (1) a 10-fold cross-validation procedure randomly sampling 80% of the occurrences for calibration and 20% of the remaining data for evaluation, (2) 100% of the occurrences for calibration and the presence-absence dataset of the considered species in the year 2016 as an independent evaluation dataset. Models for the year 2016 itself were evaluated using 10-fold cross-validation procedure whereby 80% of the occurrences were used to calibrate the models and the remaining 20% to evaluate the models. For each yearly species models, we constructed the ensemble model by combining all SDMs with an AUC value  $> 0.7$  using the weighted mean probability of occurrence (Araújo and New 2007, Marmion et al. 2009). Some of the algorithms we used required absences data to be fitted. As only jackdaw and RNP presence data were available for the period 2009-2015, we randomly generated 10 datasets of pseudo-absences for each species and for each year following the recommendations of Barbet-Massin et al. (2012). To assess the model accuracy, we used a threshold-independent evaluation statistic, the area under the receiver operating characteristic curve (AUC, Fielding and Bell 1997, Elith et al. 2006). The predictions of models with an AUC value above 0.7 were considered as good and reliable (Thuiller et al. 2009). For each year and each species, the variable importance score in the ensemble model was calculated using 10-times randomization. We calculated the mean importance value of all the predictors and defined the most important predictors as those with an importance score above this mean value. The predictor importance scores were then standardized as a percentage of the sum of all variable importance scores. SDMs and the ensemble modelling were run using the *BIOMOD2* package (Thuiller et al. 2009) in R software (R Development Core Team 2016). Other modelling parameters are detailed in Supplementary Material Appendix 2. To account for possible interactions among predictors, we used the method proposed by Capinha and Anastácio (2011) to plot the variation of the habitat suitability along the gradient of the most important predictors for each species through the study period. To achieve this, we first reclassified each predictor variable raster into constant-interval classes (e.g. the values of the density of built-up areas were grouped using class amplitudes of 5%) and for each class, the corresponding median predicted habitat suitability value was extracted. Response curves were then obtained by plotting incremental predictor variables classes (x-axis) against their corresponding median habitat suitability (y-axis).



### *Dispersal-and-habitat-constrained final model*

To account for dispersal limitation, we used MigClim (Engler and Guisan 2009), a cellular-automaton method which allows to take into account of the dispersal capacity and constraints of a species to obtain its likely future distribution. MigClim calculates the probability that a grid cell will become colonized based on dispersal distances, barriers to dispersal and habitat suitability (derived from niche models). As input data, we used the most recent breeding distribution of jackdaws and parakeets (i.e. the year 2016) as the species initial distribution. A TSS-maximising threshold was applied to reclassify the 2016 ensemble model predictive map of suitable habitat of considered species into presence-absence predictions, and used in MigClim as habitat suitability maps.

We simulated parakeet and jackdaw spread over a period of 50 years, from 2017 to 2066. Given that parakeets and jackdaws are strong fliers that regularly cover large distances, we assumed no strong barriers to dispersal across the city of Marseille. As our simulations were made without future environmental change scenarios, the environmental change steps parameter was setting with a value of one. For both species, initial maturity age was set to two years to reflect that the species need time to reach their full reproductive potential. We used a negative exponential dispersal kernel to approximate the probability of a propagule dispersing to pixels until the maximum dispersal distance of the species is reached. For the ring-necked parakeet, the maximum regular dispersal distance was set to 400 m, which corresponds to the mean dispersal distance found by Butler (2003) across London, UK. The possible range of long-distance dispersal events was set to a minimum of 450 m and a maximum of 15 000 m (longest recorded distance between a breeding site and the roost, pers. obs. MLL) with a probability of 0.01 per dispersal step.

As no information is available about dispersal distances of Western jackdaws, we set the maximum regular dispersal distance to 600 m, corresponding to the natal dispersal of the closely related American crow *Corvus brachyrhynchos* in urban habitats (Withey et al. 2005). Distance range of long-distance dispersal events was set to a minimum of 650 m and a maximum of 22 000 m (longest distance between a breeding site and the roost in our study area, pers. obs. MLL), again with a probability of 0.01 per dispersal step.

The output of MigClim is a raster which displays the species' dispersal-constrained predicted distribution at the end of the time-period chosen. The use of variable buffers and distances may result in a "spread out" habitat suitability pattern that needs to be restricted to actual suitable breeding sites. Thus, we extracted from the habitat suitability map only pixels where trees and buildings were to obtain a more realistic map of the potential future distribution.



## Results

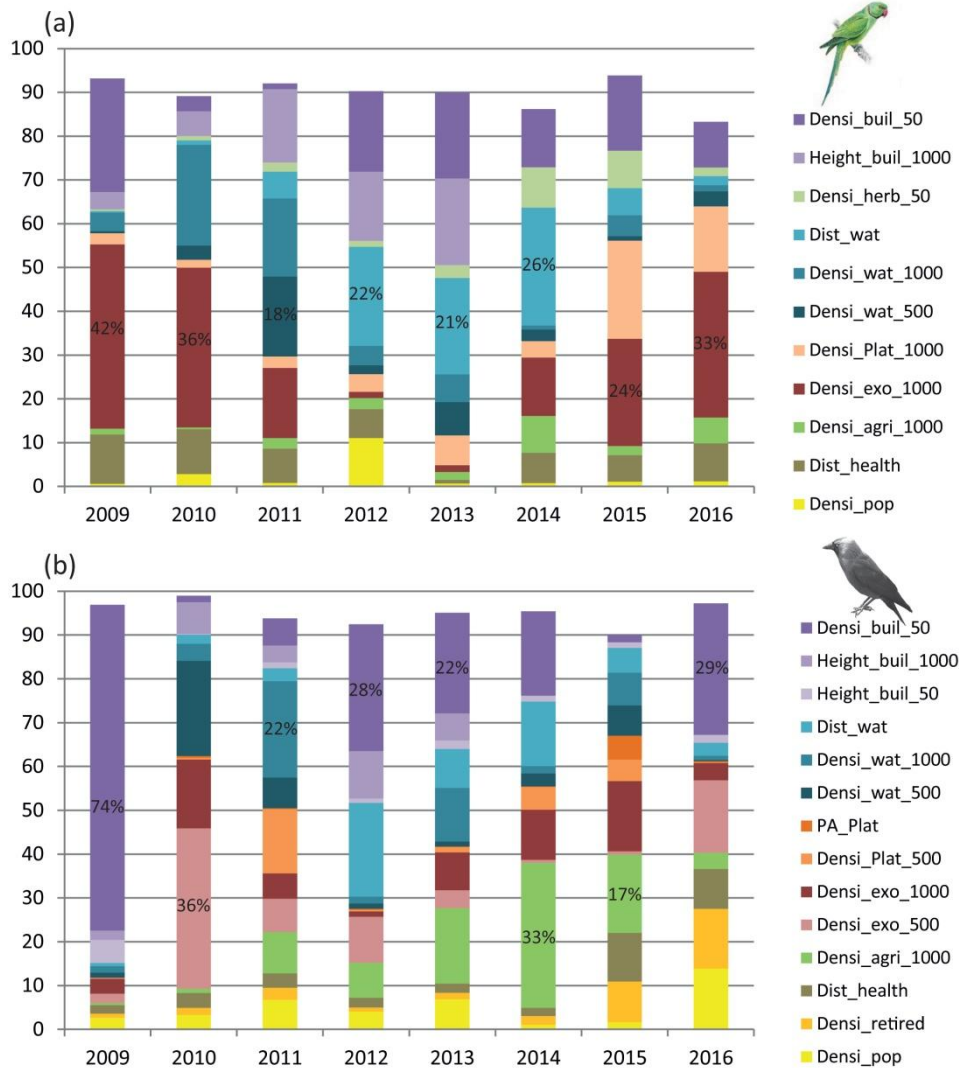
Ensemble models tested with the 2016 independent dataset showed a lower but still good accuracy than models tested with cross-validation technique (Table 2). AUC values when randomly partitioning training dataset ranged between 0.98 and 0.95 while AUC values ranged between 0.89 and 0.76 when using an independent evaluation dataset, which indicates in all cases a good to excellent model accuracy.

**Table 2.** Area Under the Receiver Operational Characteristic Curve (AUC) values for ensemble models for *Psittacula krameri* and *Corvus monedula* for each modeled year according to the evaluation procedure (evaluation with a random partition of the training dataset or with an independent dataset).

Ensemble models	Cross-validation AUC		'Independent' AUC	
	<i>Psittacula krameri</i>	<i>Corvus monedula</i>	<i>Psittacula krameri</i>	<i>Corvus monedula</i>
Year				
2009	0.96	0.97	0.76	0.78
2010	0.99	0.97	0.78	0.76
2011	0.99	0.98	0.81	0.80
2012	0.96	0.96	0.85	0.87
2013	0.95	0.96	0.84	0.83
2014	0.95	0.97	0.86	0.82
2015	0.96	0.98	0.86	0.89
2016	0.95	0.98	NA	NA

Our results show that while factors underlying parakeet and jackdaw breeding distribution differed between years (Fig. 2), our non-native invasive and range-shifting native species exhibit both differences and similarities in their tolerance to urban features (Fig. 3 and Fig. 4, Supplementary material Appendix 1 Fig. A3 and Fig. A4). A striking difference is that for all breeding seasons considered, the probability of parakeet presence decreased with increasing density of built-up areas (Fig. 3) while the opposite is true for jackdaws (Fig. 4). A similar pattern was observed for the density of exotic tree species, which consistently had a strong positive effect on parakeet presence but was negatively correlated to jackdaw breeding presence. Parakeets and jackdaws responded in a similar way the availability of freshwater and the height of city buildings. Both species preferred to breeding in areas close to or with an ample supply of freshwater and preferred habitats characterized by intermediate values for buildings heights, although these relationships were more constant and pronounced for parakeets than for jackdaws (Fig. 2). At least in some years, jackdaws were less likely to nest in parts of the city where more agricultural lands were present (Fig. 4). Contrary to our expectations, the density of *Platanus* sp. trees was not a consistent driver of ring-necked parakeet breeding occurrences (Fig. 3), and even in the years where it has a non-negligible influence, parakeets were less, not more, likely to breed in or close to *Platanus* trees.

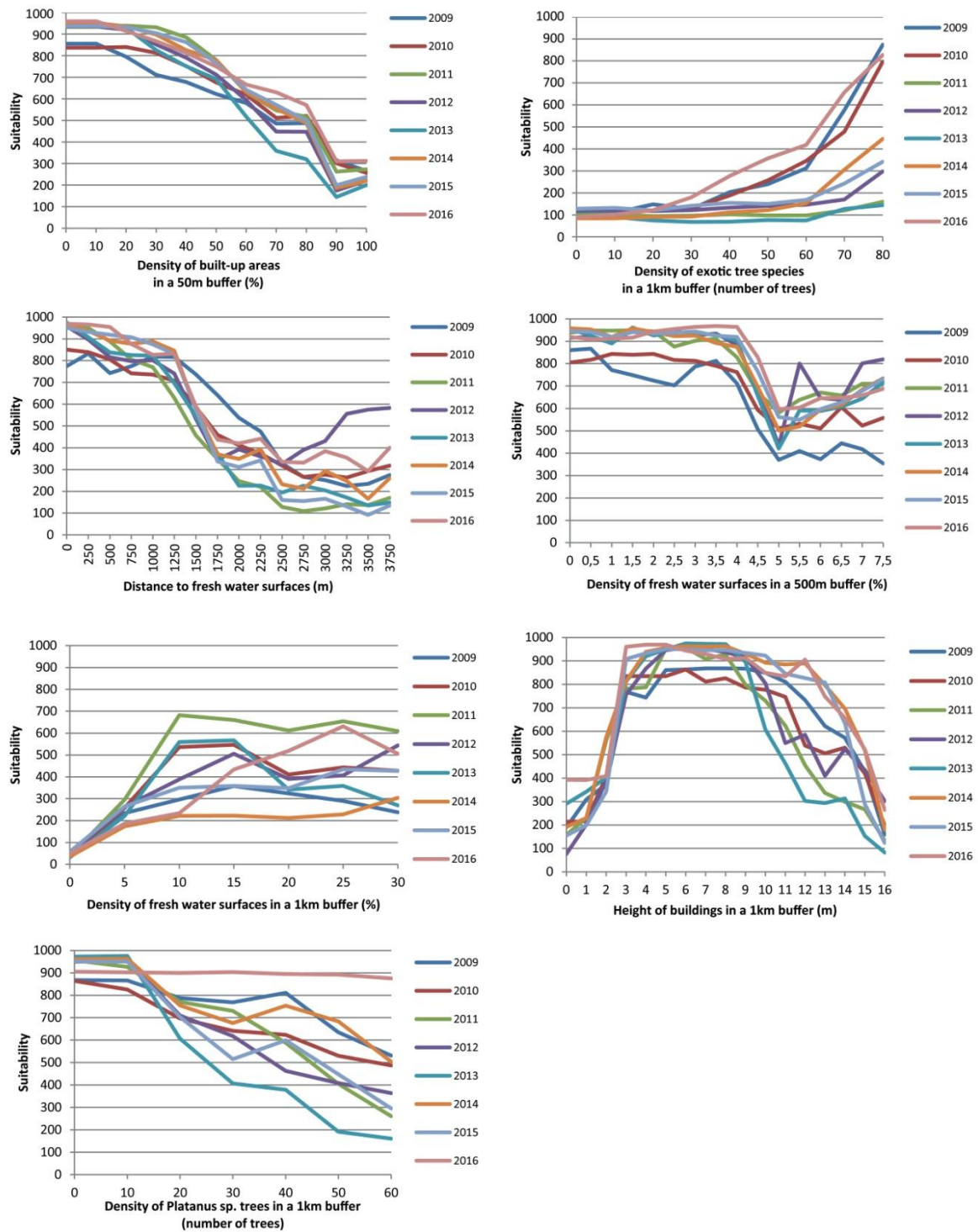




**Figure 2.** Yearly relative importance of the predictors as a percentage for ensemble models used to predict the distributions of (a) *Psittacula krameri* and (b) *Corvus monedula*. Each variable score, measured by randomization technique, was standardized into a percentage of the sum of all variable importance scores. The mean importance value of all predictors was calculated and only the predictors with an importance score above the mean value were kept. The relative contribution of the most important predictor per year is indicated.

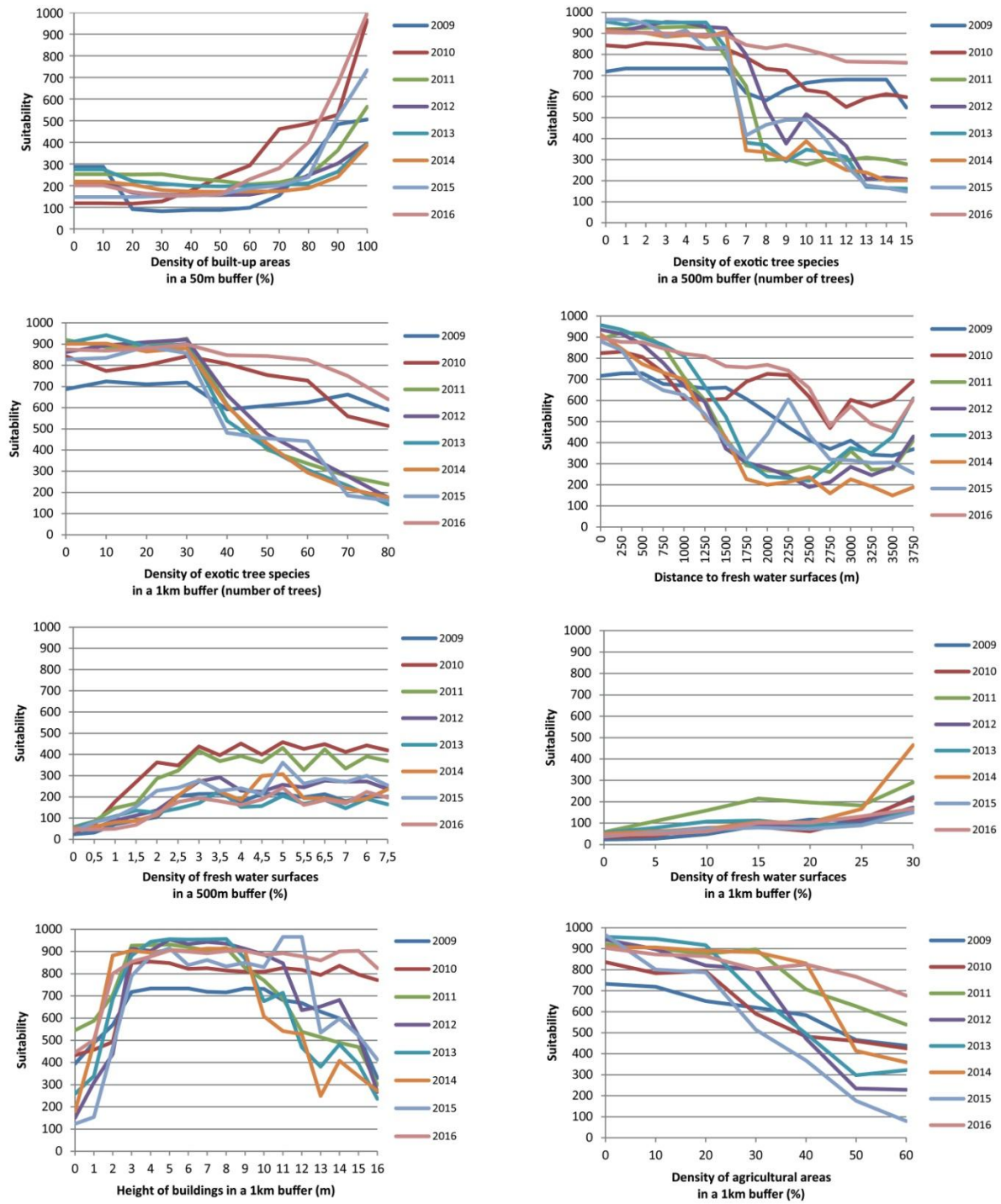
Abbrev.: Densi\_buil\_50 (Density of built-up areas in a 50m buffer), Height\_buil\_1000 and Height\_buil\_50 (respectively Height of buildings in a 1km buffer and in a 50m buffer), Densi\_herb\_50 (Density of herbaceous areas in a 50m buffer), Dist\_wat (Distance to freshwater surface), Densi\_wat\_1000 and Densi\_wat\_500 (respectively Density of fresh surface water in a 1km buffer and in a 500m buffer), Densi\_Plant\_1000 and Densi\_Plant\_500 (respectively Density of Platanus sp. in a 1km buffer and in a 500m buffer), PA\_Plant (Presence-absence of Platanus sp.), Densi\_exo\_1000 and Densi\_exo\_500 (respectively Density of exotic tree species in a 1km buffer and in a 500m buffer), Densi\_agri\_1000 (Density of agricultural areas in a 1km buffer), Dist\_health (Distance to healthcare establishments), Densi\_retired (Density of retired people), Densi\_pop (Density of human population).





**Figure 3.** Suitability curves along the gradients of the most important predictors for *Psittacula krameri* for an eight-year period (from 2009 to 2016).





**Figure 4.** Suitability curves along the gradients of the most important predictors for *Corvus monedula* for an eight-year period (from 2009 to 2016).

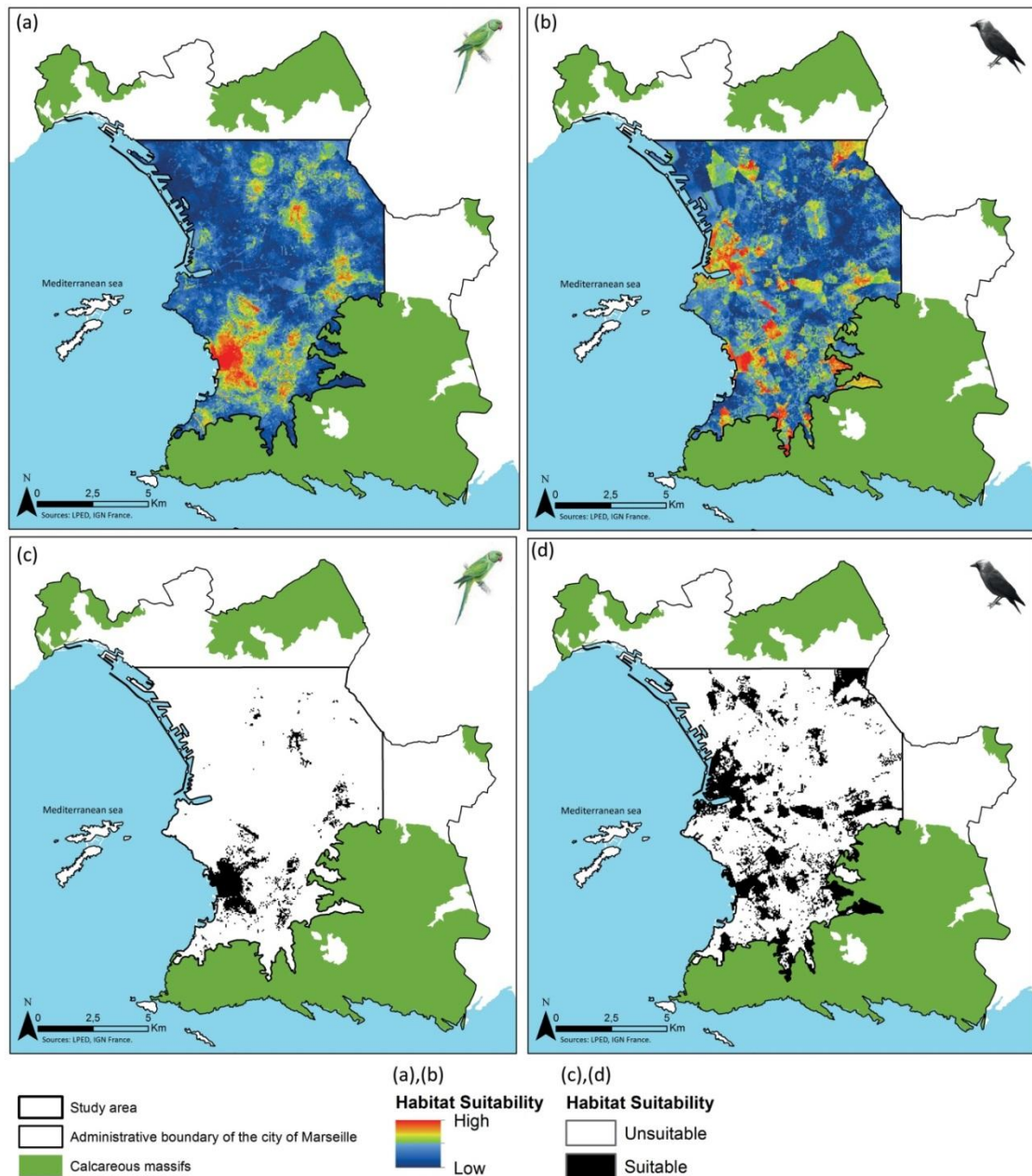




When forecasting the future geographical spread of both species based on their most recent breeding distribution (i.e. the year 2016), our results indicate areas highly suitable for ring-necked parakeets are mostly found in the south-western part of the city while smaller kernels of suitability are dispersed across intra-urban parts in the east and north (Fig. 5a). Optimal jackdaw habitats are mainly grouped in the city center in the west and dispersed in small kernels in the south-west, south, and north (Fig. 5b). After thresholding our predictions of habitat suitability to binary projections, we find that in total 5.21% ( $n = 2022$  cells,  $5.05 \text{ km}^2$ ) of the total extent of Marseille are suitable for parakeets (Fig. 5c) and 25% ( $n = 8498$  cells,  $21.24 \text{ km}^2$ ) for jackdaws (Fig. 5d). The spatial overlap of suitable pixels between the two species represents 69.32% of the total suitable area for the parakeet and 17.27% for the jackdaw.

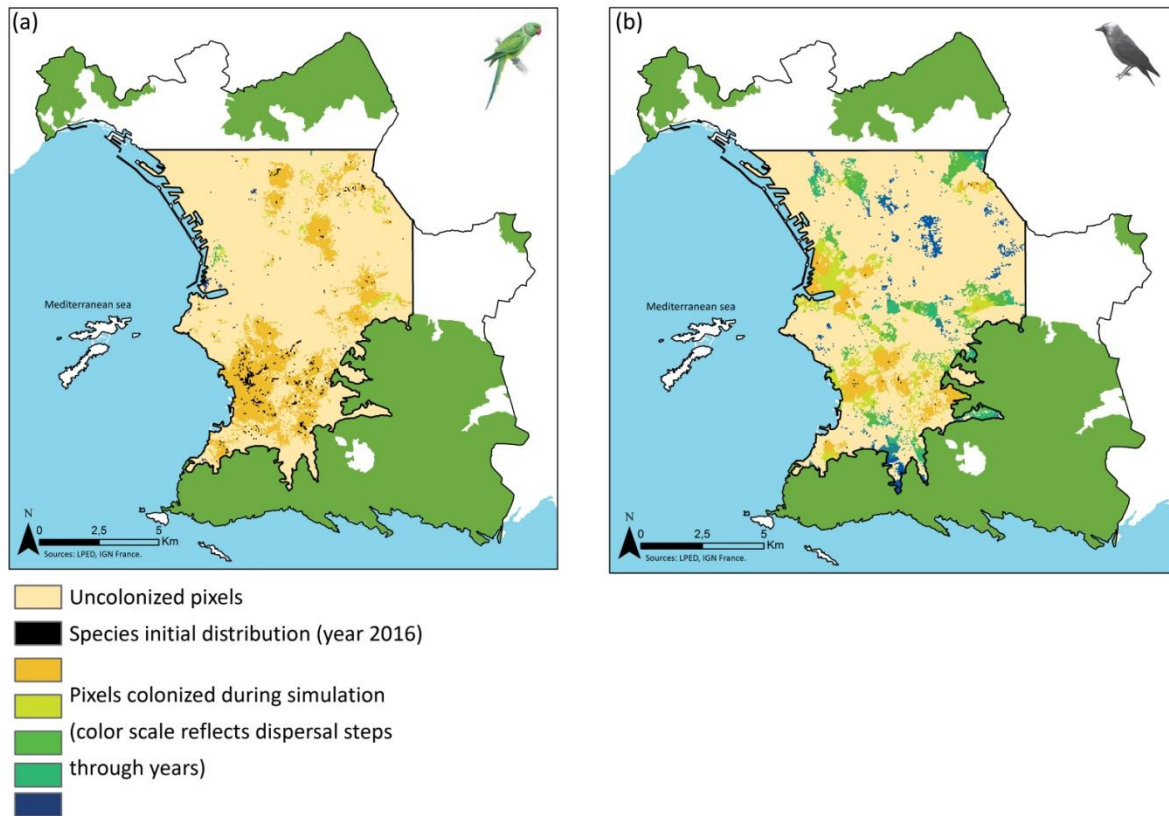
During the MigClim simulation, the jackdaw colonized the areas adjacent to known breeding occurrences on the first steps then new areas closed to calcareous massifs to the south, east and north followed by colonization of more intra-urban areas (Fig. 6b). The dispersal process of the ring-necked parakeet was restricted to areas adjacent to the known breeding occurrences mainly in the south of the city (Fig. 6a). All the suitable pixels were colonized by the parakeet during the first steps of the dispersal process and around the year 2050, almost all the parakeets' suitable habitats were colonized (Fig. 7). Although the colonization of all suitable habitats ended around the same time, the jackdaw displays a greater colonization potential.



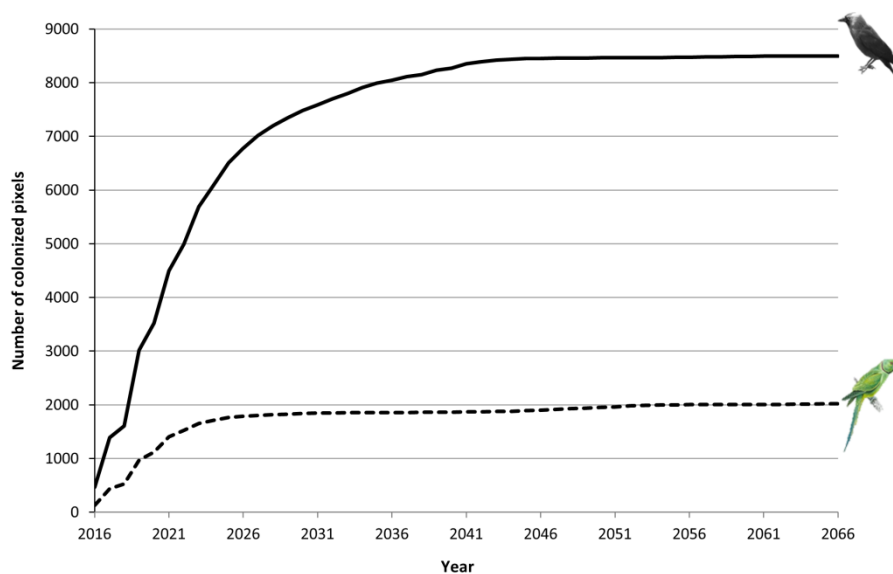


**Figure 5.** Habitat suitability maps for (a,c) *Psittacula krameri* and (b,d) *Corvus monedula*. Each map was built using ensemble modelling procedure in BIOMOD2 package, a set of environmental predictors and breeding occurrences of the year 2016 (maps (a) and (b)). A TSS-maximising species-specific threshold was applied to produce binary maps (maps (c) and (d)).





**Figure 6.** Habitat colonisability maps for (a) *Psittacula krameri* and (b) *Corvus monedula*. Each map was built from the habitat suitability map produced by BIOMOD2 ensemble models for each species implemented in MigClim package to account for dispersal constraints and in ArcGis to account for habitat constraints. Projections were made over 50 years from 2016.



**Figure 7.** Colonization dynamics in the MigClim simulations for *Psittacula krameri* (dotted line) and *Corvus monedula* (solid line) over 50 years.



## Discussion

In this study, we assess how two co-occurring, expanding bird species, the native Western jackdaw and the non-native ring-necked parakeet, respond to different features of urban environments in the same Mediterranean city. Urban areas are often characterized as more stable and constant compared to more natural systems (e.g. Anderies et al. 2007), yet we find that even in these areas, single-season occurrence data may be insufficient to adequately characterize species' habitat requirements, as the relative importance of different predictor variables varied strongly through time. Using single-season datasets may only represent a temporal snapshot of the ecological requirements of species and our results highlight the advantage of using multi-season datasets to better understand species' ecological requirements. Our results support previous findings (Araújo et al. 2005, Hijmans 2012, ESKILDSEN et al. 2013) that model validation with a partition of the training dataset (non-independent evaluation dataset) shows higher predictive accuracy in comparison with model validation based on an independent dataset from a further time period.

We expected that native range-expanding jackdaws would be more strongly associated with habitat variables reminiscent of their original rural habitats while non-native invasive parakeets should be more closely associated with urban land cover. Building on an occurrence dataset spanning eight years, we find that this expectation is however only partially met. Ring-necked parakeets are indeed more likely to breed in areas characterized by urban features such a high density of exotic tree species, but avoid breeding in the immediate vicinity of buildings. In contrast to the parakeets, jackdaws preferred breeding close to urban structures, but contrary to expectations, there was no evidence they selected breeding sites close to agricultural lands, their main rural foraging habitat. This suggests that the apparently similar colonization process of urban areas by both species may be driven by different underlying mechanisms. To our knowledge, only one study has compared the ecological space occupied by co-occurring expanding native and non-native species using SDMs (Pouteau et al. 2015) and none in urban areas specifically. Although the tolerance of species to different types of habitat and resources could be a key determinant for colonization and dominance in new environments (Sax and Brown 2000), Pouteau et al. (2015) found no evidence that non-native plant species have broader environmental tolerances than natives that might facilitate invasion success into a wide range of habitats.

Despite between-year variability, the density of built-up areas in the immediate vicinity (i.e. within 50 m) consistently ranked among the most important predictors of jackdaw breeding distribution. In non-urban habitats, jackdaws typically prefer to breed in wide, open natural tree cavities (Johnsson et al. 1993, Balen et al. 2002), but a recent review by Meyrier et al. (2017) concluded that these birds may be attracted to cities because buildings provide ample cavities,



crevices, and elevated platforms, which may serve as roosting or breeding sites. Several studies have found a higher density of jackdaws in the urban core of Finnish (Jokimäki and Suhonen 1998) and Israeli cities (Kark et al. 2007), compared to adjacent non-urban areas. Yet, increasing evidence suggests that cities may act as an ecological trap for jackdaws. They may be attracted to urban areas by the availability of nesting sites, but the reduced availability of natural food sources combined with the generally poor nutritional quality of anthropogenic foods (Pierotti and Annett 2001) typically leads to low breeding success (Harrison et al. 2010, Plummer et al. 2013a, b). Urban jackdaws may have undertaken long and energetically costly foraging trips to reach high-quality food outside urban areas, or settle for low-quality human-provided foods, which contains two to three times less protein than invertebrates (Heiss et al. 2009). Worryingly, we found no evidence that jackdaw breeding was more likely in urban areas closer to agricultural lands, nor was there any indication that jackdaws use of alternative, “novel”, high-quality foods sources offered by the diverse community of exotic tree species present in the city of Marseille. In France, the jackdaw was listed as a protected species in 1989, and their populations have since strongly increased in size and range (Jiguet 2016). Our results from Marseille suggest that increasing rural population densities and/or changing “landscape of fear” after the species became legally protected drive jackdaws into urban areas, where they are attracted by a high cavity availability and abundant, yet likely substandard, food resources. We suggest that further research aimed evaluating jackdaw breeding success and population dynamics, especially regarding its urban diet. Indeed, previous studies have highlighted that the more urbanized individuals of starlings *Sturnus vulgaris* have a lower reproductive success (Mennechez and Clergeau 2006), and despite a higher density of individuals in urban core, the nutritional state of the American crow *Corvus brachyrhynchos*, and the nestling development and survival of sparrows *Passer domesticus* are lower than in suburban and rural habitats (Peach et al. 2008, Heiss et al. 2009).

This is in stark contrast to the situation of the ring-necked parakeet. This non-native, invasive species was first noticed in Marseille in the middle of the 1990s (Barthélemy 2015a), but its population has rapidly grown to almost 2000 individuals in the year 2016 (pers. obs. MLL), corresponding to the rapid spread commonly observed in invasive species (Mack et al. 2000). They are no other, large parakeet populations nearby and the growth of the Marseille population, which is the second largest population in France, thus cannot be attributed to immigration from other areas. Our results suggest parakeet invasion success is attributable to the parakeets exploiting an “empty niche” (Tilman 2004, Sol et al. 2012a) in urban areas, as evidenced by the strong relation between their breeding occurrence and the density of exotic tree species. Very few studies on bird foraging behavior have taken into account the origin of plants but Mills et al. (1989) reported that in urban areas, native bird species richness is primarily driven by the availability of (remnants of) native vegetation, and Gray and van Heezik (2016) found that non-native trees were almost always visited by native bird species only for invertebrates. Their findings may suggest an “open-windows” of foraging



opportunities for species that are spatially and temporally able to exploit seeds and fruits produced by exotic vegetation. Several studies have suggested that such an abundant food availability is a major factor underlying the ring-necked parakeet invasion success in European cities (Strubbe and Matthysen 2009a, 2011, Clergeau and Vergnes 2011), and have applied a range of proxies to try to quantify urban food availability. For example, in Brussels, Belgium, ring-necked parakeets were more likely to occupy habitats with a high density of built-up areas (Strubbe and Matthysen 2007, 2009c), and accounting for human modification of natural habitats strongly increased the accuracy of native-ranged based predictions of parakeet invasion risk across Europe (Strubbe and Matthysen 2009c). Across London, parakeet densities were found to be higher in areas where more retired people live (Pithon 1998), as they are more likely to engage in bird feeding (Davies et al. 2009). Telemetry (Clergeau and Vergnes 2011) and video-recording (Le Louarn et al. 2016) based parakeet foraging behavior studies in northern France confirm that parakeets make ample use of backyard bird feeders while radio-tracking in Brussels, Belgium found that parakeets often forage on exotic tree and shrub species in urban park and gardens (Strubbe and Matthysen 2011). While spatially explicit studies often have to rely on crude proxies of food availability, we were able to directly model the density of exotic tree species across our study area and found that this was indeed the most important predictor of parakeet breeding presence. Urban plant communities are characterized by a higher density and greater abundance of exotic species (Luck and Smallbone 2010), and positive relationship between non-native bird abundance and the density of exotic vegetation have been reported before (e.g. see Mills et al. (1989). Exotic horticultural species are planted for aesthetic purposes and their diversity may provide food resources all over the year for urban birds (Chace and Walsh 2006). Indeed, multiple exotic tree species planted across Marseille grow fruits during winter as well (e.g. *Diospyros* sp.), and the parakeets' powerful beaks allow them to exploit food items such as *Aesculus hippocastanum* fruits, which are difficult to access for most if not all native birds.

Interestingly, the often-used proxy, the density of retired people, and the first-used proxy, the distance to healthcare establishments, of supplementary feeding by humans did not have a strong positive effect on jackdaw and parakeet breeding habitat selection across Marseille, and the density of built-up areas even negatively influenced parakeet habitat suitability. A likely explanation is that in Mediterranean region where winter is rather mild, the necessity for birds to use bird feeders is lower and more natural (and likely healthier) resources, such as those offered by exotic vegetation, can sustain their populations. The geographical area of our study may also explain the importance of water resource related variables which can be attributed to frequent summer droughts and heat waves that affect the Mediterranean. This hypothesis may be supported by the fact that, in Belgium, predictor variables related to water availability were not important to explain the distribution of the ring-necked parakeet (Strubbe and Matthysen 2009c). In the near future, global changes could induce a scarcity of water resources, especially in Mediterranean areas and even in cities (Grimm et al. 2008).



Parakeet presence and abundance are generally higher in more urban areas (e.g. Strubbe and Matthysen 2009a, Hart and Downs 2014). The fact that we found an opposite relationship is likely due to the fact that we assessed urbanization in the immediate vicinity of the nest (i.e. within 50 m), rather than landscape-level scale. Breeding parakeets are known to usually forage within a few hundred meters from their nests (Strubbe and Matthysen 2011), and our metric of urbanization is thus likely not a proxy of food availability but of other habitat features. Parakeets nest loosely colonial, allowing them to protect their eggs and chicks against predators by effective communal mobbing behavior. Sites with a high degree of urbanization at the 50 m level likely harbor less nesting trees and thus breeding opportunities, suggesting that parakeet prefer to breed in areas with more nesting opportunities. That cavity availability (represented by the density of *Platanus* sp. trees) was not an important predictor of parakeet presence supports this interpretation: as nesting cavities are (at least currently) not a limiting factor, parakeets can choose to nest in areas where sufficient cavities are available for their loose colonies. Despite the fact that it is commonly assumed that the availability of cavities is a limiting factor in urban areas, most studies have been conducted in forested areas. A similar proportion of excavated cavities between forests and urban parks has been found in the Chicago area (LaMontagne et al. 2015) and the *Platanus* trees preponderance in many European cities may increase cavity availability. This is likely to change however as the spatial expansion of *Ceratocystis platani*, a fungus responsible for the *Platanus*-specific lethal canker stain disease, forces urban green space managers to remove dying trees. These are then replaced by cavity-poor younger trees, such as the honeyberry tree *Celtis australis*, potentially leading to stronger competition between cavity-nesting species in the near future.

When applying our findings on parakeet and jackdaw habitat selection in Marseille to obtain spatially-explicit predictions of habitat suitability, we find more suitable habitats for jackdaws compared to parakeets. Ring-necked parakeets are likely to expand only into greener areas with a high amount of exotic trees, and parakeet range dynamics may be influenced by the urbanization history of the city of Marseille. As a legacy from the 14<sup>th</sup> century's bastides (small castles), Marseille's landscapes have a particular signature due to the presence of large gardens that belong to ancient bastide's estates and are mainly planted with ornamental exotic trees (Arrif and Hayot 1995, Roncayolo 1997). These areas offer parakeet both favorable nesting and foraging opportunities, fuelling their population increase and range expansion. Jackdaws, on the other hand, may be likely to colonize a larger part of the city because of their tolerance of, even preference for, strongly urbanized areas. While such habitats are in ample supply, it is not clear whether jackdaws will be able to obtain sufficient high-quality food for successful breeding and their colonization of Marseille may depend strongly on continued immigration from outside the city. Nonetheless, because of their higher dispersal capacities, jackdaws are predicted to spread more than the parakeets, highlighting areas where competition for breeding cavities between parakeets, jackdaws, and other cavity nesters is most



likely to occur. Importantly, in the near future, the southern part of the city will be extensively colonized by both species. This area represents an important conservation spot because of its proximity to natural, biodiverse area such as the National Park of the Calanques (Lizée 2015), and we recommend conservation managers to prioritize this area either for preventing or slowing down of parakeet range expansion towards the area or by taking mitigation actions, such as ensuring an adequate supply of nesting cavities for vulnerable species.





## Supplementary material: Appendix 1

**Table A1.** Details of the predictor variable “Density of exotic tree species” representing the spatial distribution of exotic tree species on which *Psittacula krameri* is known to feed.

Exotic tree species	Supporting references
<i>Aesculus hippocastanum</i>	(Claes and Matthysen 2005, Clergeau et al. 2009, Clergeau and Vergnes 2011, Braun and Wink 2013)
<i>Albizia julibrissin</i>	(FERA 2009)
<i>Butia capitata</i>	(Fratlicelli 2014)
<i>Catalpa bignonioides</i>	(Claes and Matthysen 2005, Clergeau et al. 2009, Clergeau and Vergnes 2011)
<i>Cupressus sempervirens</i>	(Fratlicelli 2014)
<i>Diospyros</i> sp.	(Clergeau et al. 2009, Clergeau and Vergnes 2011)
<i>Ligustrum</i> sp.	(Clergeau et al. 2009, Clergeau and Vergnes 2011)
<i>Liriodendron tulipifera</i>	(Claes and Matthysen 2005)
<i>Magnolia grandiflora</i>	Expert knowledge
<i>Melia azedarach</i>	(Fraissinet et al. 2000, Fratlicelli 2014)
<i>Morus</i> sp.	(Fraissinet et al. 2000, Fratlicelli 2014)
<i>Phoenix canariensis</i> ; <i>Phoenix dactylifera</i>	(Fratlicelli 2014)
<i>Populus alba</i>	(Clergeau et al. 2009, Clergeau and Vergnes 2011)
<i>Prunus</i> sp.	(Clergeau et al. 2009, Clergeau and Vergnes 2011, Fratlicelli 2014)
<i>Robinia pseudoacacia</i>	(Clergeau et al. 2009, Clergeau and Vergnes 2011, Fratlicelli 2014)
<i>Sophora japonica</i>	(Fratlicelli 2014)
<i>Tilia</i> sp.	(Claes and Matthysen 2005, Clergeau et al. 2009, Clergeau and Vergnes 2011)
<i>Washingtonia filifera</i>	(Fratlicelli 2014)



**Table A2.** Raw relative contributions of the predictor variables used in the ensemble modelling for eight years (from 2009 to 2016) for *Psittacula krameri*. The mean importance value of all the predictors was calculated and the most important predictors were defined as those with an importance score above this mean value (highlighted in bold).

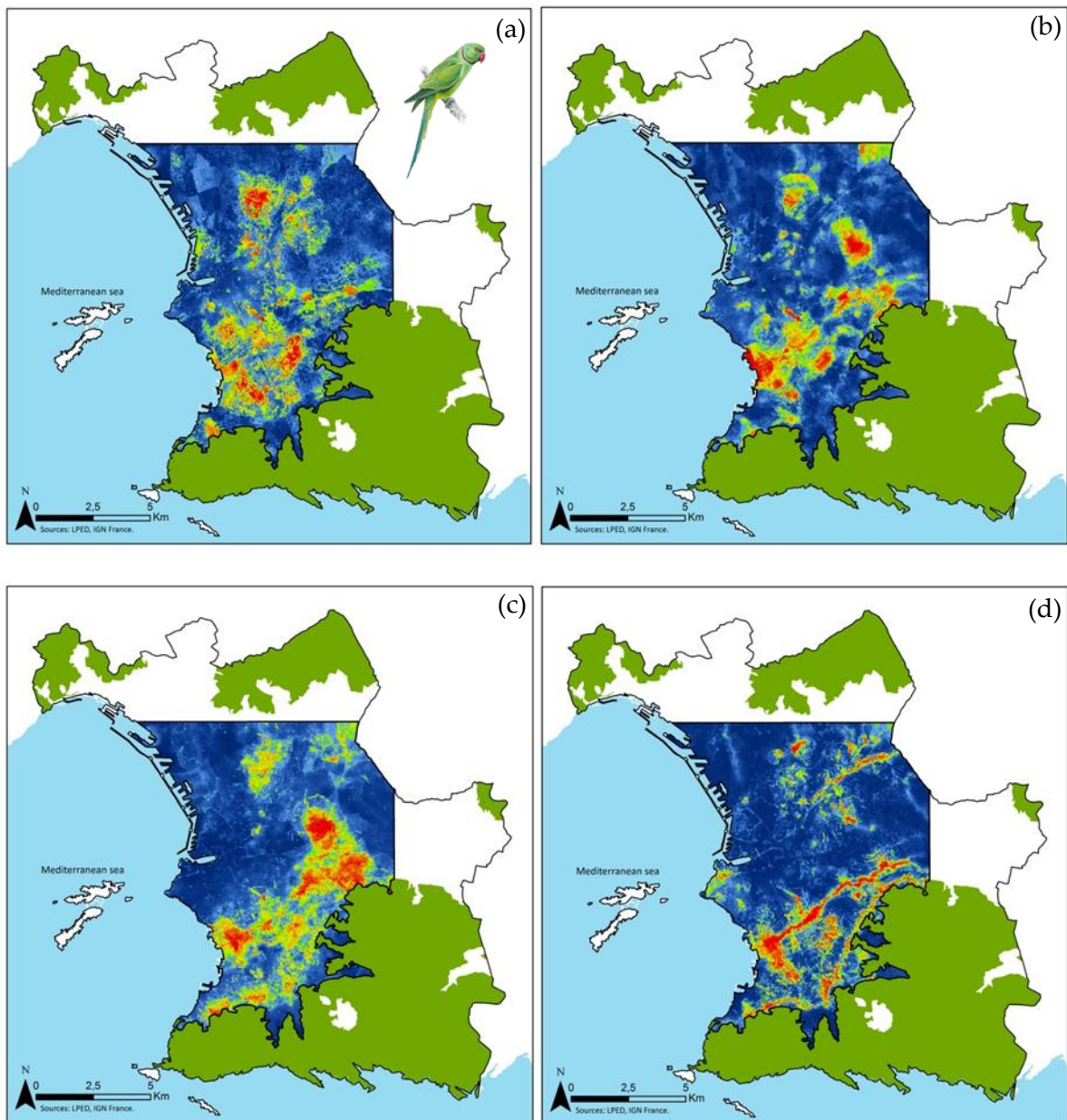
Variables	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Densi_pop	0,004	0,014	0,004	<b>0,065</b>	0,004	0,005	0,008	0,007
Densi_retired	0,004	0,010	0,010	0,005	0,010	0,010	0,007	0,010
Dist_health	<b>0,074</b>	<b>0,051</b>	<b>0,038</b>	<b>0,039</b>	0,005	<b>0,045</b>	<b>0,043</b>	0,054
Densi_agri_50	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,003	0,001	0,000
Densi_agri_1000	0,009	0,002	0,012	0,015	0,011	<b>0,055</b>	0,015	0,037
Densi_MRoad	0,002	0,005	0,003	0,000	0,005	0,001	0,000	0,001
Densi_SRoad	0,004	0,001	0,000	0,002	0,003	0,004	0,002	0,000
Densi_exo_50	0,005	0,001	0,002	0,001	0,001	0,001	0,001	0,000
Densi_exo_500	0,013	0,022	0,002	0,027	0,012	0,023	0,002	0,056
Densi_exo_1000	<b>0,276</b>	<b>0,181</b>	<b>0,078</b>	0,008	0,009	<b>0,087</b>	<b>0,174</b>	<b>0,207</b>
PA_exo	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,002	0,000	0,001
Densi_Platt_50	0,000	0,000	0,002	0,003	0,001	0,002	0,001	0,004
Densi_Platt_500	0,012	0,011	0,006	0,004	0,016	0,009	0,007	0,019
Densi_Platt_1000	0,017	0,009	0,013	0,024	<b>0,041</b>	0,025	<b>0,160</b>	<b>0,093</b>
PA_Platt	0,000	0,001	0,009	0,002	0,001	0,009	0,000	0,008
Densi_wat_50	0,000	0,000	0,000	0,007	0,006	0,024	0,018	0,003
Densi_wat_500	0,003	0,016	<b>0,089</b>	0,012	<b>0,046</b>	0,017	0,007	0,021
Densi_wat_1000	0,028	<b>0,114</b>	<b>0,087</b>	0,026	<b>0,038</b>	0,006	0,034	0,009
Dist_wat	0,002	0,005	<b>0,030</b>	<b>0,133</b>	<b>0,132</b>	<b>0,176</b>	<b>0,044</b>	0,013
Densi_herb_50	0,003	0,005	0,010	0,008	0,018	<b>0,060</b>	<b>0,061</b>	0,012
Height_buil_50	0,004	0,003	0,005	0,005	0,003	0,002	0,005	0,002
Height_buil_1000	0,026	<b>0,028</b>	<b>0,082</b>	<b>0,093</b>	<b>0,119</b>	NA	NA	NA
Densi_buil_50	<b>0,170</b>	0,017	0,006	<b>0,108</b>	<b>0,118</b>	<b>0,087</b>	<b>0,122</b>	<b>0,065</b>



**Table A3.** Raw relative contributions of the predictors used in the ensemble modelling for eight years (from 2009 to 2016) for *Corvus monedula*. The mean importance value of all the predictors were calculated and the most important predictors were defined as those with an importance score above this mean value (highlighted in bold).

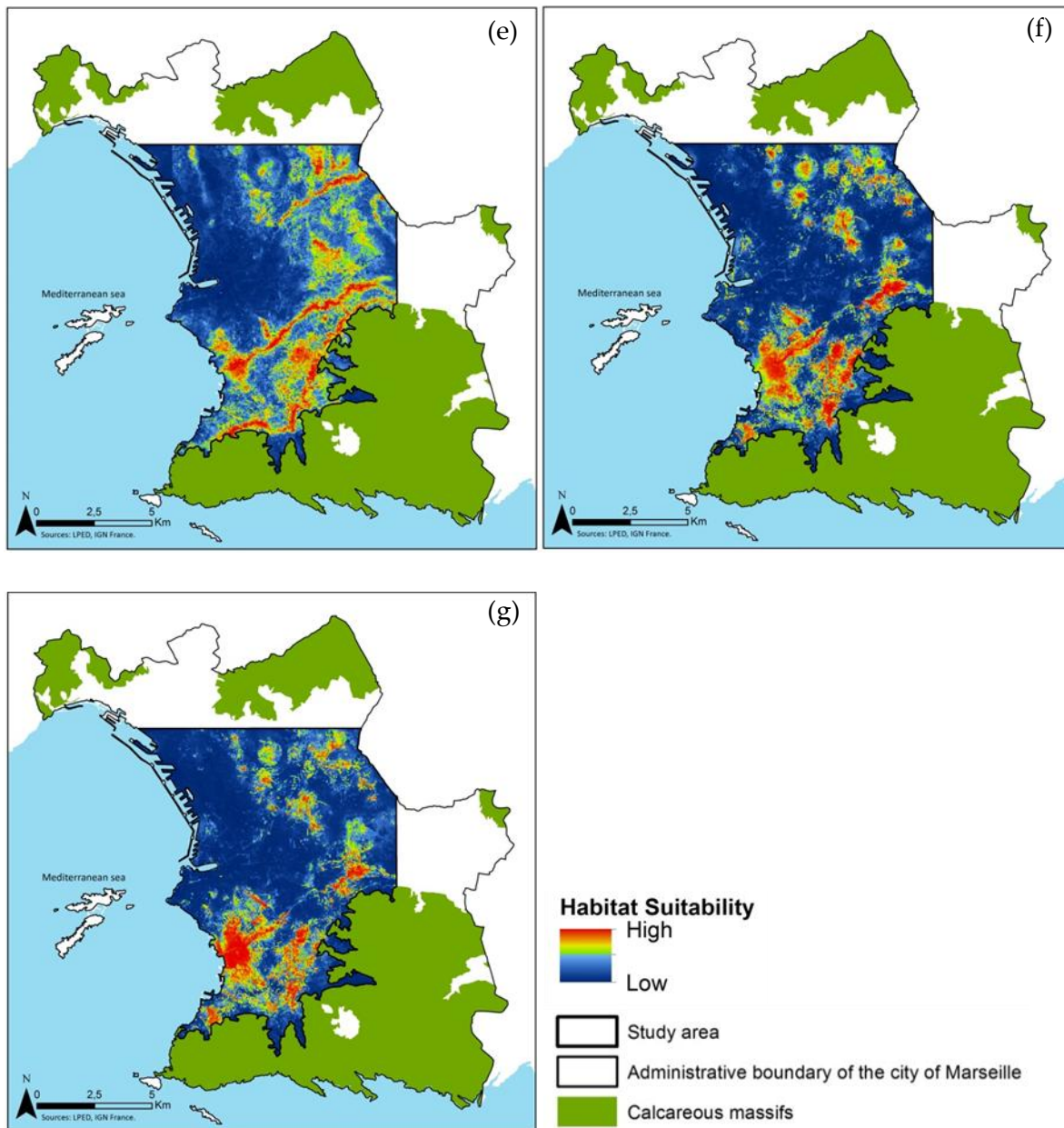
Variables	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Densi_pop	0,011	0,016	<b>0,035</b>	0,027	<b>0,042</b>	0,006	0,009	<b>0,090</b>
Densi_retired	0,004	0,008	0,014	0,006	0,009	0,012	<b>0,051</b>	<b>0,088</b>
Dist_health	0,008	0,016	0,017	0,015	0,013	0,011	<b>0,061</b>	<b>0,059</b>
Densi_agri_50	0,000	0,000	0,001	0,001	0,004	0,006	0,001	0,000
Densi_agri_1000	0,002	0,005	0,049	0,053	<b>0,105</b>	<b>0,193</b>	<b>0,098</b>	0,024
Densi_MRoad	0,000	0,000	0,003	0,002	0,003	0,005	0,000	0,001
Densi_SRoad	0,005	0,001	0,000	0,005	0,000	0,000	0,002	0,002
Densi_exo_50	0,001	0,000	0,001	0,003	0,002	0,000	0,000	0,002
Densi_exo_500	0,009	<b>0,177</b>	<b>0,039</b>	<b>0,070</b>	0,025	0,004	0,004	<b>0,107</b>
Densi_exo_1000	0,014	<b>0,076</b>	<b>0,030</b>	0,008	0,053	<b>0,067</b>	<b>0,088</b>	0,025
PA_exo	0,005	0,000	0,001	0,004	0,002	0,000	0,000	0,001
Densi_Platt_50	0,000	0,001	0,000	0,000	0,001	0,000	0,006	0,001
Densi_Platt_500	0,001	0,002	<b>0,076</b>	0,002	0,007	<b>0,030</b>	0,027	0,001
Densi_Platt_1000	0,001	0,002	0,019	0,020	0,007	0,003	0,024	0,004
PA_Platt	0,000	0,002	0,001	0,002	0,001	0,001	<b>0,030</b>	0,002
Densi_wat_50	0,000	0,000	0,000	0,004	0,006	0,000	0,011	0,002
Densi_wat_500	0,005	<b>0,105</b>	<b>0,036</b>	0,008	0,007	0,017	<b>0,038</b>	0,002
Densi_wat_1000	0,006	0,019	<b>0,114</b>	0,010	<b>0,075</b>	0,010	<b>0,041</b>	0,006
Dist_wat	0,003	0,010	0,015	<b>0,142</b>	<b>0,054</b>	<b>0,086</b>	<b>0,031</b>	0,019
Densi_herb_50	0,001	0,001	0,007	0,011	0,005	0,012	0,011	0,005
Height_buil_50	<b>0,022</b>	0,001	0,007	0,007	0,012	0,008	0,007	0,012
Height_buil_1000	0,009	<b>0,035</b>	0,020	<b>0,072</b>	<b>0,038</b>	NA	NA	NA
Densi_buil_50	<b>0,309</b>	0,007	<b>0,032</b>	<b>0,192</b>	<b>0,140</b>	<b>0,112</b>	0,009	<b>0,194</b>





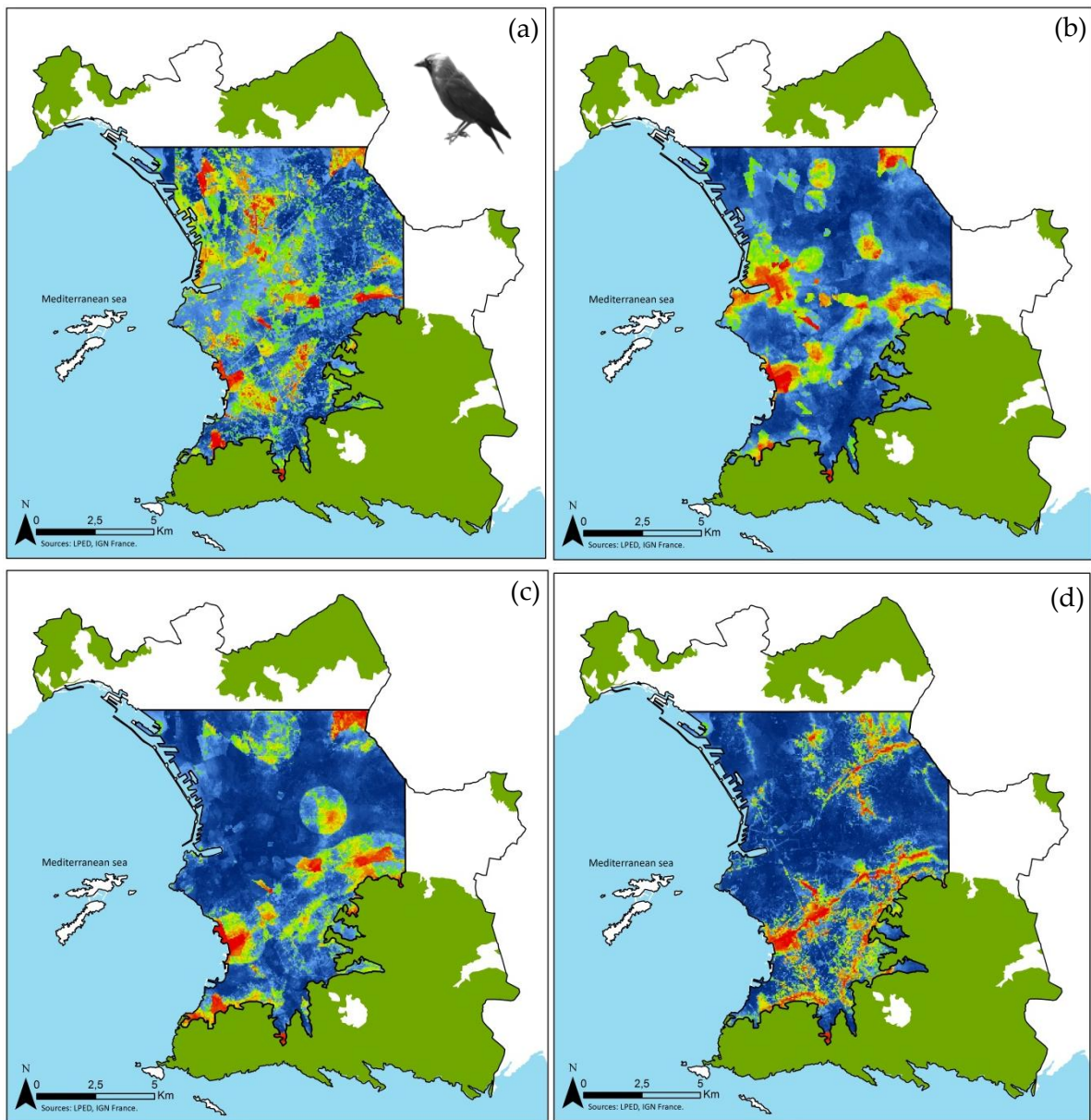
**Figure A1.** Habitat suitability maps for *Psittacula krameri* for the years (a) 2009 (b) 2010 (c) 2011 (d) 2012 using an ensemble modelling approach.





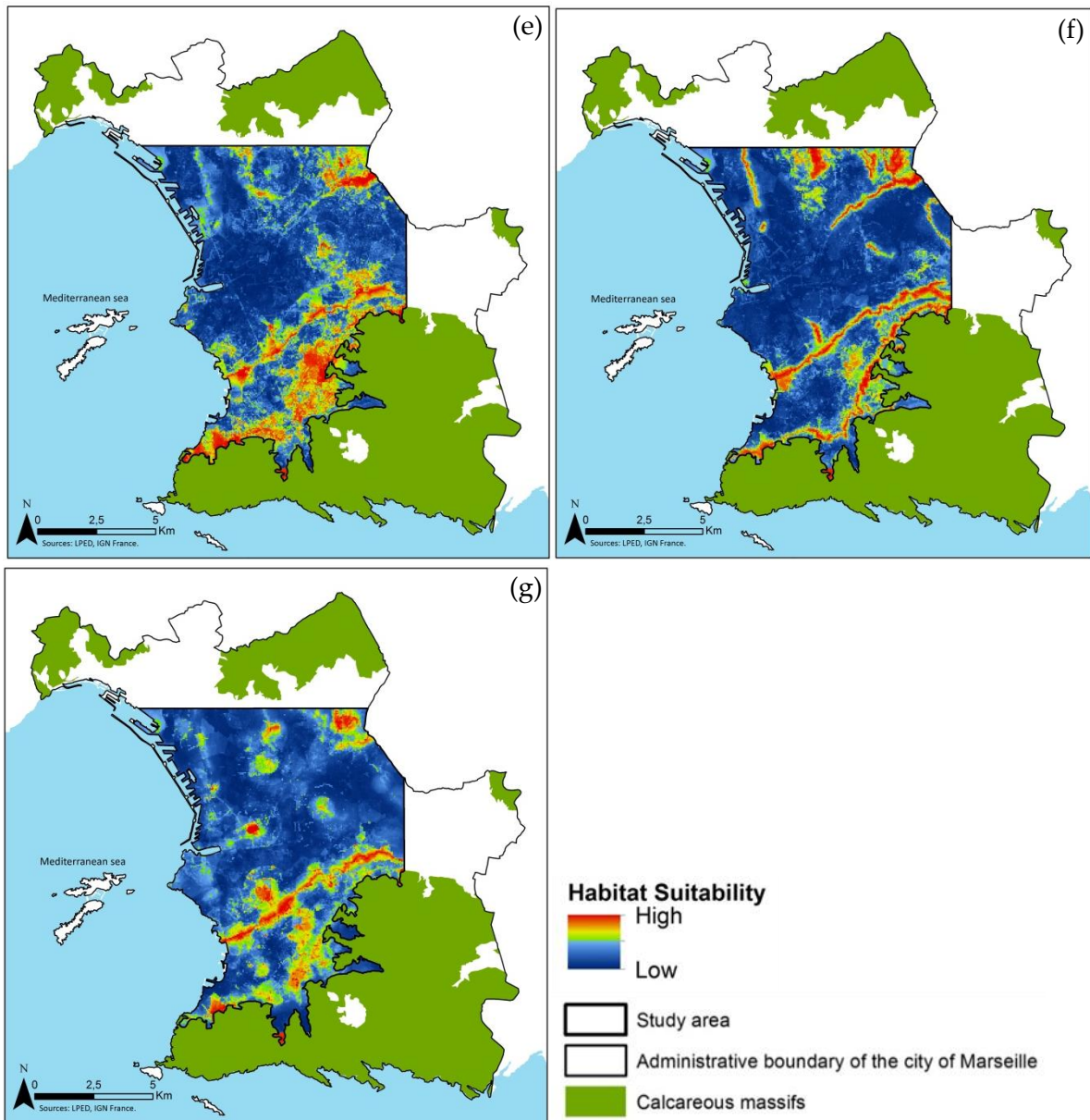
**Figure A2.** Habitat suitability maps for *Psittacula krameri* for the years (e) 2013 (f) 2014 (g) 2015 using an ensemble modelling approach.





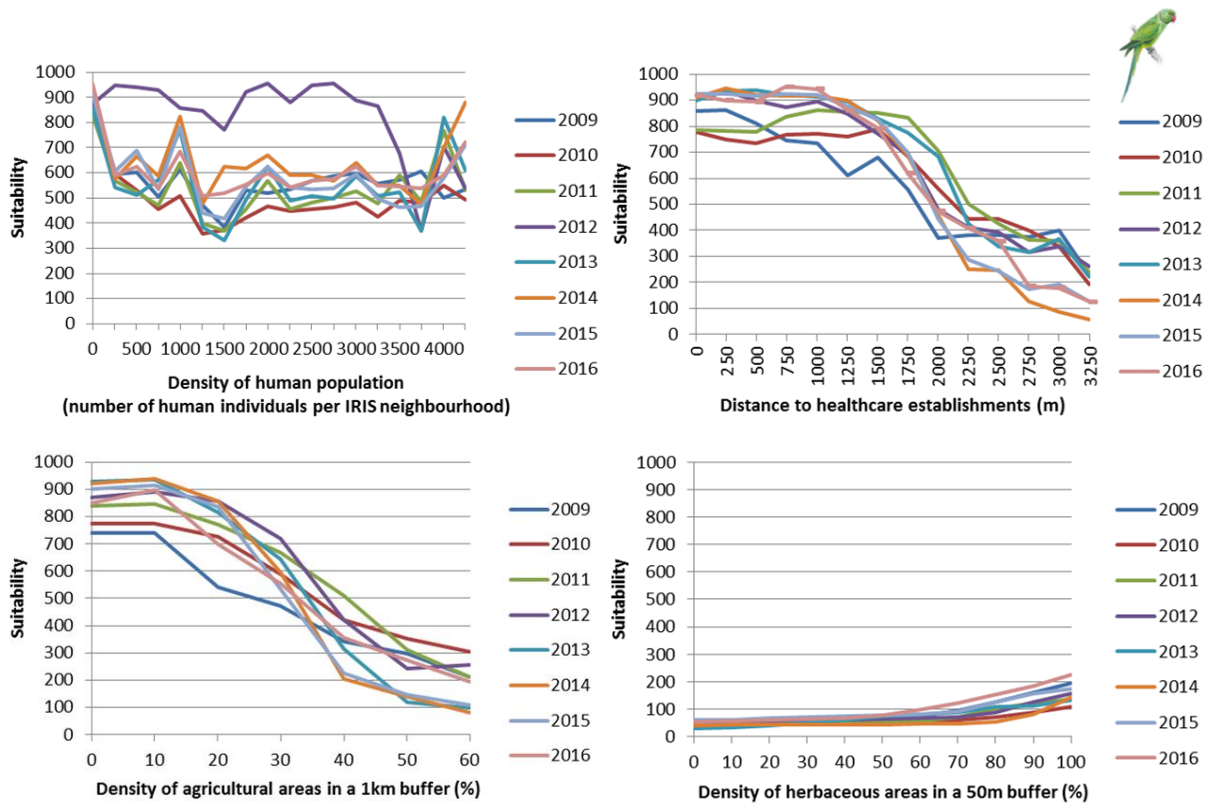
**Figure A3.** Habitat suitability maps for *Corvus monedula* for the years (a) 2009 (b) 2010 (c) 2011 (d) 2012 using an ensemble modelling approach.



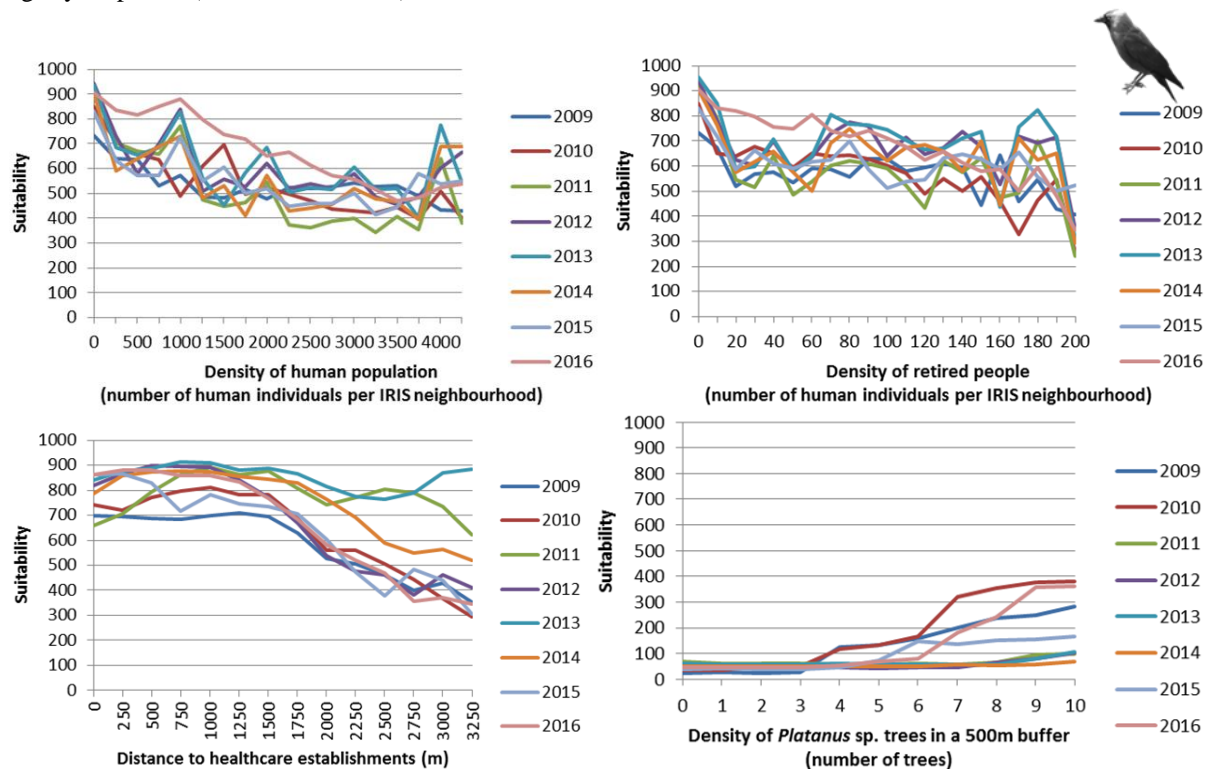


**Figure A4.** Habitat suitability maps for *Corvus monedula* for the years (e) 2013 (f) 2014 (g) 2015 using an ensemble modelling approach.





**Figure A3.** Suitability curves along the gradients of the most important predictors for *Psittacula krameri* for an eight-year period (from 2009 to 2016).



**Figure A4.** Suitability curves along the gradients of the most important predictors *Corvus monedula* for an eight-year period (from 2009 to 2016).





## Appendix 2: Description and parametrization of the models

Four machine learning SDMs were used in this study: **Random Forests** (RF, Breiman 2001), **Maximum Entropy** (MAXENT, Phillips et al. 2006), **Generalized Boosting Model** (GBM, Friedman 2001) and **Artificial Neural Networks** (ANN, Ripley 1996). All the SDMs were run using *BIOMOD2*, an ensemble-modelling R package developed by Thuiller et al. (2009), in R 3.1.3 (R Development Core Team 2016). The outputs of models were averaged based on the weighted average consensus (Marmion et al. 2009) to produce a single predictive map of occurrence probability.

**Random Forest** (RF) is an extension of classical Classification Trees in which multiple decision trees are grown with random subsets of the data. Each random subset is selected from the initial complete dataset by a procedure called bagging (in which each data point has an equal probability of being selected) and all random subset have the same number of data points. RF is one of the most accurate machine learning algorithms which has the advantage of maintaining accuracy even when a large proportion of the data is missing. RFs were run using a maximum of 750 trees and the number of predictors randomly sampled as candidates calculated as the square root of the total number of predictors in the model (default setting in Biomod2).

**Maximum Entropy** (MAXENT) is a modelling algorithm that applies the principle of maximum entropy to predict species potential distributions. Maxent compares the known locations of species to the overall corresponding environment in the study area by finding the distribution closest to the uniform. Maxent is a widely used and powerful algorithm that showed good performances in many fields and for many applications. Maxent was used with default settings.

**Generalized Boosting Model** (GBM, also called Boosted Regression Trees) is a combination of decision trees and boosting methods which used a recursive partitioning algorithm to develop a final model by repeatedly fit decision trees. For each new tree add in the model, the input data are weighted in such way that data that was poorly modeled by previous trees have a higher probability to be selected in the new tree. Interaction depth, which controls the number of split in each tree and whether interactions between predictors and response variables are fitted, was set to 2. The other parameters of GBM were leave as default setting in BIOMOD2.

**Artificial Neural Network** (ANN) has a high predictive power and is able to model non-linear associations between response variables and predictors. In other hands, it is sensitive to missing data and outliers.

----- 'BIOMOD.Model.Options' -----

```
GBM = list( distribution = 'bernoulli',  
            n.trees = 2500,  
            interaction.depth = 2,  
            n.minobsinnode = 5,  
            shrinkage = 0.001,  
            bag.fraction = 0.5,  
            train.fraction = 1,  
            cv.folds = 0,
```



```

keep.data = FALSE,
verbose = FALSE,
perf.method = 'OOB'),

ANN = list( NbCV = 5,
size = NULL,
decay = NULL,
rang = 0.1,
maxit = 200),

RF = list( do.classif = TRUE,
ntree = 750,
mtry = 'default',
nodesize = 1,
maxnodes = NULL),

MAXENT = list( path_to_maxent.jar = "",
memory_allocated = 1024,
maximumiterations = 200,
visible = FALSE,
linear = TRUE,
quadratic = TRUE,
product = TRUE,
threshold = TRUE,
hinge = TRUE,
lq2lqptthreshold = 10,
l2lqthreshold = 10,
hingethreshold = 15,
beta_threshold = -1,
beta_categorical = -1,
beta_lqp = -1,
beta_hinge = -1,
defaultprevalence = 0.5)
-----

```

## **MigClim**

MigClim model (Engler and Guisan 2009) is based on a cellular-automaton which allows implementing dispersal constraints into predicted species distribution. It can be used under environmental change scenarios or in stable environments to simulate colonization of suitable cells. MigClim requires two data input: a binary layer of the species initial distribution corresponding to the year 0 and indicating respectively presence (coded '1') and absence (coded '0') of the target species ([iniDist]) and one or more habitat suitability maps which can be either binary or probabilistic ([hsmmap]).

We used MigClim R package (Engler et al. 2012) with the following parameters. In each time step, unoccupied cells are colonized with the combined probability of a propagule colonizing the cell given the distance to a seed source, the probability of propagule production as a function of time and sexual



maturity age ([iniMatAge]), and the suitability of the cell (habitat suitability map). We assumed that both of our studied species can disperse once a year. The maximum regular dispersal distance of the ring-necked parakeet and the jackdaw were respectively 400m (Butler 2003) and 600m (Withey et al. 2005) which correspond respectively to 8 and 12 cells since our input data have a spatial resolution of 50m. We assumed no barriers to dispersal given that jackdaws and parakeets are strong fliers. As our aim was to model the spread of expanding species through our study area, simulations were run without environmental change ([envChgSteps]) and by the year 2066. We assumed that all age classes have the same probability of propagule production ([PropaguleProd]) of one. For the parakeet and the jackdaw, the frequency of long-distance dispersal events ([lddFreq]) was set to 0.01. For the parakeet, the range of long-distance dispersal events was set with a minimum ([lddMinDist]) of 450m (i.e. 9 cells) and a maximum ([lddMaxDist]) of 350m (i.e. 15km). For the jackdaw, ([lddMinDist]) was set to 650m (i.e. 13 cells) and ([lddMaxDist]) to 22km (i.e. 440 cells). A negative exponential dispersal kernel (formula 3, (Engler and Guisan 2009)) was used to estimate the probability a propagule dispersed from each occupied cells to adjacent cells until the maximum dispersal distance of species is reached. For both of our species, the initial maturity age ([iniMatAge]) was set to two. We ran 10 replicate simulations.



## References

---

- Ake, S. et al. 1991. Plane Trees (*Platanus* spp.). - In: Bajaj, Y. P. S. (ed), Trees III. Biotechnology in Agriculture and Forestry. Springer Berlin Heidelberg, pp. 191–210.
- Anderies, J. M. et al. 2007. Living in the city: Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. - *J. Theor. Biol.* 247: 36–49.
- Araújo, M. B. and New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. - *Trends Ecol. Evol.* 22: 42–47.
- Araújo, M. B. et al. 2005. Validation of species–climate impact models under climate change. - *Glob. Change Biol.* 11: 1504–1513.
- Arrif, A. and Hayot, A. 1995. Les territoires dans la ville. Frontières sociales et symbolique à Marseille. - In: Bromberger, C. and Morel, A. (eds), *Limites floues, frontières vives. Des variations culturelles en France et en Europe.* pp. 311–334.
- Balen, J. H. V. et al. 2002. Studies on Hole-Nesting Birds in Natural Nest Sites. - *Ardea* 38–90: 1–24.
- Barbet-Massin, M. et al. 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? - *Methods Ecol. Evol.* 3: 327–338.
- Barthélemy, E. 2015. Perruche à collier. - In: Barthélemy, E. (ed), *Atlas des oiseaux nicheurs de Marseille.* Delachaux et Niestlé, pp. 82–83.
- Beale, C. M. and Lennon, J. J. 2012. Incorporating uncertainty in predictive species distribution modelling. - *Phil Trans R Soc B* 367: 247–258.
- Blair, R. B. 1996. Land Use and Avian Species Diversity Along an Urban Gradient. - *Ecol. Appl.* 6: 506–519.
- Braun, M. P. and Wink, M. 2013. Nestling development of ring-necked parakeets (*Psittacula krameri*) in a nest box population. - *Open Ornithol. J.* 6: 9–24.
- Breiman, L. 2001. Random Forests. - *Mach. Learn.* 45: 5–32.
- Butler, C. J. 2003. Population biology of the introduced Rose-ringed Parakeet *Psittacula krameri* in the UK. - PhD thesis - University of Oxford.
- Capinha, C. and Anastácio, P. 2011. Assessing the environmental requirements of invaders using ensembles of distribution models. - *Divers. Distrib.* 17: 13–24.
- Chace, J. F. and Walsh, J. J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. - *Landsc. Urban Plan.* 74: 46–69.
- Claes, D. and Matthysen, E. 2005. Inleidende studie naar devoedseleecologie en de mogelijke schadeproblematiek vande halsbandparkiet *Psittacula krameri* in Vlaanderen en Brussel. - *Oriolus* 70: 145–151.
- Clergeau, P. 2007. Une écologie du paysage urbain. - Editions Apogée.
- Clergeau, P. and Vergnes, A. 2011. Bird feeders may sustain feral Rose-ringed parakeets *Psittacula krameri* in temperate Europe. - *Wildl. Biol.* 17: 248–252.



- Clergeau, P. et al. 2009. La perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en Ile-de-France : Distribution et régime alimentaire. - *Alauda* 7: 121–132.
- Croci, S. et al. 2008. Does Urbanization Filter Birds on the Basis of Their Biological Traits. - *The Condor* 110: 223–240.
- Czajka, C. et al. 2011. Resource Use by Non-Native Ring-Necked Parakeets (*Psittacula krameri*) and Native Starlings (*Sturnus vulgaris*) in Central Europe. - *Open Ornithol. J.* 4: 17–22.
- Davies, Z. G. et al. 2009. A national scale inventory of resource provision for biodiversity within domestic gardens. - *Biol. Conserv.* 142: 761–771.
- Dickinson, J. L. et al. 2010. Citizen Science as an Ecological Research Tool: Challenges and Benefits. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 149–172.
- EEA 2014. Mapping guide for a European Urban Atlas.
- Elith, J. et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. - *Ecography*: 129–151.
- Engler, R. and Guisan, A. 2009. MigClim: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. - *Divers. Distrib.* 15: 590–601.
- Engler, R. et al. 2012. The MIGCLIM R package – seamless integration of dispersal constraints into projections of species distribution models. - *Ecography* 35: 872–878.
- Eskildsen, A. et al. 2013. Testing species distribution models across space and time: high latitude butterflies and recent warming. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22: 1293–1303.
- ESRI 2014. ArcGIS Desktop: Release 10.2.2. - Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Evans, K. L. et al. 2009. Habitat influences on urban avian assemblages. - *Ibis* 151: 19–39.
- FERA 2009. WM0104: Rose-Ringed parakeets in England: a scoping study of potential damage to agricultural interests and management measures.
- Fielding, A. H. and Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. - *Environ. Conserv.* 24: 38–49.
- Forshaw, J. M. 2010. Parrots of the World. - Princeton University Press.
- Fraissinet, M. et al. 2000. 1 Parrocchetto dalcollare, *Psittacula krameri*, a Napoli. Note sull'alimentazione. - *Riv. Ital. Ornitol.* 70: 78–89.
- Franklin, J. 2010. Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction. - Cambridge University Press.
- Fratlicelli, F. 2014. The rose-ringed parakeet *Psittacula krameri* in an urban park: demographic trend, interspecific relationships and feeding preferences (Rome, central Italy). - *Avocetta* 38: 23–28.
- Frèze, R. 2015. Choucas des tours. - In: Barthélemy, E. (ed), Atlas des oiseaux nicheurs de Marseille. Delachaux et Niestlé, pp. 186–187.



- Friedman, J. H. 2001. Greedy Function Approximation: A Gradient Boosting Machine. - Ann. Stat. 29: 1189–1232.
- Fuller, R. A. et al. 2008. Garden Bird Feeding Predicts the Structure of Urban Avian Assemblages. - Divers. Distrib. 14: 131–137.
- Galbraith, J. A. et al. 2015. Supplementary feeding restructures urban bird communities. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 112: E2648–E2657.
- Gray, E. R. and van Heezik, Y. 2016. Exotic trees can sustain native birds in urban woodlands. - Urban Ecosyst. 19: 315–329.
- Grimm, N. B. et al. 2008. Global change and the ecology of cities. - Science 319: 756–760.
- Guisan, A. and Theurillat, J.-P. 2000. Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? - Phytocoenologia 30: 353–384.
- Guisan, A. and Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. - Ecol. Model. 135: 147–186.
- Guisan, A. and Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. - Ecol. Lett. 8: 993–1009.
- Guisan, A. et al. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. - Ecol. Lett. 16: 1424–1435.
- Harrison, T. J. E. et al. 2010. Does food supplementation really enhance productivity of breeding birds? - Oecologia 164: 311–320.
- Hart, L. A. and Downs, C. T. 2014. Public Surveys of Rose-Ringed Parakeets, *Psittacula krameri*, in the Durban Metropolitan Area, South Africa. - Afr. Zool. 49: 283–289.
- Heiss, R. S. et al. 2009. Growth and nutritional state of American Crow nestlings vary between urban and rural habitats. - Ecol. Appl. Publ. Ecol. Soc. Am. 19: 829–839.
- Hellmann, J. J. et al. 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. - Conserv. Biol. J. Soc. Conserv. Biol. 22: 534–543.
- Henry, J. A. and Dicks, S. E. 1987. Association of urban temperatures with land use and surface materials. - Landsc. Urban Plan. 14: 21–29.
- Hernández-Brito, D. et al. 2014. Crowding in the City: Losing and Winning Competitors of an Invasive Bird. - PLOS ONE 9: e100593.
- Hijmans, R. J. 2012. Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model. - Ecology 93: 679–688.
- Jiguet, F. 2016. Les résultats nationaux du programme STOC de 1989 à 2015.
- Johnsson, K. et al. 1993. Characteristics and utilization of old Black Woodpecker *Dryocopus martius* holes by hole-nesting species. - Ibis 135: 410–416.
- Jokimäki, J. and Suhonen, J. 1998. Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. - Landsc. Urban Plan. 39: 253–263.



- Kark, S. et al. 2007. Living in the city: can anyone become an “urban exploiter”? - *J. Biogeogr.* 34: 638–651.
- LaMontagne, J. M. et al. 2015. Tree cavity availability across forest, park, and residential habitats in a highly urban area. - *Urban Ecosyst.* 18: 151–167.
- Le Louarn, M. et al. 2016. Interference competition between an invasive parakeet and native bird species at feeding sites. - *J. Ethol.* 34: 291–298.
- Le Louarn, M. et al. 2017. “Kill Two Birds with One Stone”: Urban Tree Species Classification Using Bi-Temporal Pléiades Images to Study Nesting Preferences of an Invasive Bird. - *Remote Sens.* 9: 916.
- Leprieur, F. et al. 2008. Fish Invasions in the World’s River Systems: When Natural Processes Are Blurred by Human Activities. - *PLOS Biol.* 6: e28.
- Lizée, M.-H. 2015. La place des oiseaux au sein du paysage marseillais. - In: Barthélemy, E. (ed), *Atlas des oiseaux nicheurs de Marseille*. Delachaux et Niestlé, pp. 240–249.
- Lowry, H. et al. 2013. Behavioural responses of wildlife to urban environments. - *Biol. Rev.* 88: 537–549.
- Luck, G. W. and Smallbone, L. T. 2010. Species diversity and urbanisation: patterns, drivers and implications. - In: Gaston, K. J. (ed), *Urban Ecology*. Cambridge University Press, pp. 88–119.
- Mack, R. N. et al. 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. - *Ecol. Appl.* 10: 689–710.
- Mair, L. et al. 2017. Evaluating citizen science data for forecasting species responses to national forest management. - *Ecol. Evol.* 7: 368–378.
- Marmion, M. et al. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. - *Divers. Distrib.* 15: 59–69.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. - *BioScience* 52: 883–890.
- McLain, D. K. et al. 1995. Sexual Selection and the Risk of Extinction of Introduced Birds on Oceanic Islands. - *Oikos* 74: 27–34.
- Mennechez, G. and Clergeau, P. 2006. Effect of urbanisation on habitat generalists: starlings not so flexible? - *Acta Oecologica* 30: 182–191.
- Meyrier, E. et al. 2017. Happy to breed in the city? Urban food resources limit reproductive output in Western Jackdaws. - *Ecol. Evol.* 7: 1363–1374.
- Mills, G. S. et al. 1989. Effects of Urbanization on Breeding Bird Community Structure in Southwestern Desert Habitats. - *The Condor* 91: 416–428.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on Continuous Stochastic Phenomena. - *Biometrika* 37: 17–23.
- Nilsson, S. G. 1984. The Evolution of Nest-Site Selection among Hole-Nesting Birds: The Importance of Nest Predation and Competition. - *Ornis Scand. Scand. J. Ornithol.* 15: 167–175.



- Olden, J. D. et al. 2008. Machine learning methods without tears: a primer for ecologists. - *Q. Rev. Biol.* 83: 171–193.
- Pârâu, L. G. et al. 2016. Rose-ringed Parakeet Populations and Numbers in Europe: A Complete Overview. - *Open Ornithol. J.* 9: 1–13.
- Peach, W. J. et al. 2008. Reproductive success of house sparrows along an urban gradient. - *Anim. Conserv.* 11: 493–503.
- Pellissier, V. et al. 2012. Birds are also sensitive to landscape composition and configuration within the city centre. - *Landsc. Urban Plan.* 104: 181–188.
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. - *Q. Rev. Biol.* 78: 419–433.
- Phillips, S. J. et al. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. - *Ecol. Model.* 190: 231–259.
- Pierotti, R. and Annett, C. 2001. The ecology of Western Gulls in habitats varying in degree of urban influence. - In: Marzluff, J. M. et al. (eds), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer US, pp. 307–329.
- Pithon, J. A. 1998. The Status and Ecology of the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* in Great Britain. - Department of Biology. University of York.
- Plummer, K. E. et al. 2013a. Fat provisioning in winter impairs egg production during the following spring: a landscape-scale study of blue tits. - *J. Anim. Ecol.* 82: 673–682.
- Plummer, K. E. et al. 2013b. Winter food provisioning reduces future breeding performance in a wild bird. - *Sci. Rep.* 3: 2002.
- Pouteau, R. et al. 2015. Widespread native and alien plant species occupy different habitats. - *Ecography* 38: 462–471.
- Purse, B. V. and Golding, N. 2015. Tracking the distribution and impacts of diseases with biological records and distribution modelling. - *Biol. J. Linn. Soc.* 115: 664–677.
- R Development Core Team 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rebele, F. 1994. Urban Ecology and Special Features of Urban Ecosystems. - *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 4: 173–187.
- Ripley, B. D. 1996. *Pattern Recognition and Neural Networks*. - Camb. Univ. Press
- Roncayolo, W. 1997. Les grammaires d'une ville. Essai sur la genèse des structures urbaines à Marseille. - *Ann. Hist. Sci. Soc.* 52: 1195–1198.
- Sax, D. F. and Brown, J. H. 2000. The paradox of invasion. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9: 363–371.
- Seto, K. C. et al. 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109: 16083–16088.
- Shea, K. and Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. - *Trends Ecol. Evol.* 17: 170–176.





- Sol, D. and Lefebvre, L. 2000. Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. - *Oikos* 90: 599–605.
- Sol, D. et al. 2012. The paradox of invasion in birds: competitive superiority or ecological opportunism? - *Oecologia* 169: 553–564.
- Soldatini, C. et al. 2008. Roof nesting by gulls for better or worse? - *Ital. J. Zool.* 75: 295–303.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2007. Invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in Belgium: habitat selection and impact on native birds. - *Ecography* 30: 578–588.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2009a. Predicting the potential distribution of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in northern Belgium using an ecological niche modelling approach. - *Biol. Invasions* 11: 497–513.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2009b. Establishment success of invasive ring-necked and monk parakeets in Europe. - *J. Biogeogr.* 36: 2264–2278.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2011. A radiotelemetry study of habitat use by the exotic Ring-necked Parakeet *Psittacula krameri* in Belgium. - *Ibis* 153: 180–184.
- Syphard, A. D. and Franklin, J. 2009. Differences in spatial predictions among species distribution modeling methods vary with species traits and environmental predictors. - *Ecography* 32: 907–918.
- Taylor, B. W. and Irwin, R. E. 2004. Linking economic activities to the distribution of exotic plants. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101: 17725–17730.
- Thuiller, W. et al. 2009. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. - *Ecography* 32: 369–373.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101: 10854–10861.
- Tryjanowski, P. et al. 2015. Urban and rural habitats differ in number and type of bird feeders and in bird species consuming supplementary food. - *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 22: 15097–15103.
- United Nations 2014. World urbanization prospects: the 2014 revision, highlights.
- Václavík, T. and Meentemeyer, R. K. 2012. Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion. - *Divers. Distrib.* 18: 73–83.
- Veltman, C. J. et al. 1996. Correlates of Introduction Success in Exotic New Zealand Birds. - *Am. Nat.* 147: 542–557.
- Wegener, S. 2007. Verbreitung und Arealnutzung der Halsbandsittiche (*Psittacula krameri*) in Heidelberg. - *Ornithol Jh Bad-Württ* 23: 39–55.
- Withey, J. C. et al. 2005. Dispersal by juvenile American crows (*Corvus brachyrhynchos*) influences population dynamics across a gradient of urbanization. - *The Auk* 122: 205–221.



### 4.3 Conclusion

En traitant l'information satellitaire pour en extraire des données spatiales écologiquement pertinentes, cette approche interdisciplinaire a permis d'explorer les préférences écologiques de la Perruche à collier. Cette approche permet un gain de temps sur des suivis exhaustifs de terrain et un gain d'information sur des échantillonnages (comme utilisés dans le Chapitre 3 au sein des parcs urbains). Cependant, les images utilisées ne sont, dans cette étude, pas libre d'accès. De ce fait, il serait intéressant de déterminer la faisabilité de la méthode avec des images accessibles gratuitement et/ou à résolution spatiale moindre. Nos résultats mettent ici en évidence la nidification quasiment systématique de la Perruche à collier au sein des platanes. Comme discuté dans le chapitre précédent, cette essence pourrait offrir une grande disponibilité en cavités en milieu méditerranéen dominé par les conifères.

L'utilisation de cette variable dans les modèles de distribution a permis de montrer que la disponibilité en cavités n'est pas, pour le moment, un facteur limitant pour la Perruche à collier. Cependant, il faut prendre en compte la méthode d'extraction des arbres individuels employée ici. En effet, en utilisant la surface foliaire moyenne, la relation entre l'âge des arbres et la disponibilité des cavités est omise. Hors les arbres les plus âgés (dont la surface foliaire est plus étendue que la moyenne du peuplement) sont susceptibles d'offrir un plus grand nombre de cavités (e.g. Lindenmayer et al. 2012, Zawadzka et al. 2016). Une étape supplémentaire serait donc d'extraire l'âge des arbres afin d'appréhender plus précisément la sélection de l'habitat de la Perruche à collier mais également d'évaluer l'intensité de ses impacts sur la faune cavernicole.

L'utilisation de modèles hybrides dynamiques a mis en évidence l'importance prépondérante des composantes spécifiques aux milieux urbains dans la sélection de l'habitat des espèces étudiées. La densité d'espèces végétales exotiques apparaît ici comme un facteur déterminant la sélection du site de nidification de la Perruche à collier dans un rayon de 1 km. Utilisée dans le Chapitre 3, cette variable n'influe pas la sélection dans un rayon de 25 m, mettant ainsi en lumière l'importance d'une approche multi-échelles. Nos résultats montrent que le Choucas des tours, inféodé à la périphérie de la ville aux milieux rupestres, trouve probablement dans les bâtiments un analogue de cet habitat. Cette capacité à exploiter les cavités d'origine anthropique lui confère un avantage en lui permettant de coloniser les zones les plus urbanisées contrairement à la perruche qui serait restreinte aux zones suburbaines et aux parcs urbains. La comparaison des exigences écologiques de ces espèces met en lumière la complexité des processus de colonisation du milieu urbain par les oiseaux. Nos résultats prédisent une expansion spatiale beaucoup plus importante du choucas dans les années à venir. Cependant, les ressources alimentaires pourraient jouer un rôle limitant, leur qualité notamment pouvant conduire à un plus faible succès reproducteur. La colonisation du milieu urbain par des individus présents dans les massifs alentour permettrait de pallier ce processus. Contrairement au choucas, la population de perruches à



collier ne semble pas être un 'puit' mais sa spécialisation pour les milieux suburbains la limite dans sa diffusion spatiale. Toutefois, la plasticité comportementale de cette espèce, évoquée dans le chapitre précédent, pourrait conduire les générations futures à une sélection de l'habitat plus généraliste et à la colonisation des zones les plus urbanisées.



# Chapitre 5. Approche éthologique des interactions interspécifiques

---





## 5 Approche éthologique des interactions interspécifiques

### 5.1 Contexte et zone d'étude

Face à la croissance exponentielle des populations franciliennes de perruches à collier, le Conseil Départemental des Hauts-de-Seine décide, en 2013, de lancer un projet d'études sur l'espèce. Réunissant un groupe de travail composé de plusieurs organismes comme la LPO ou encore la Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisible, la partie scientifique est pilotée par Philippe Clergeau au sein du MNHN. C'est dans le cadre de ce projet qu'est menée fin 2013 une étude expérimentale visant à améliorer les connaissances éco-éthologiques sur la Perruche à collier. Suite à un appel à volontaires lancé par le MNHN aux associations naturalistes de la région, un dispositif expérimental est installé au sein de huit jardins privés (Figure 23), diminuant ainsi les biais inhérents aux dérangements pouvant être causés dans les espaces publics. La sélection des jardins s'est faite sur la base de plusieurs critères essentiels : la présence d'une mangeoire installée avant l'étude (afin d'éviter les biais liés à la succession temporelle d'espèces sur une nouvelle ressource), ainsi que la possibilité pour les particuliers de ravitailler régulièrement les mangeoires (limitant une compétition dépendante de la disponibilité des ressources). Des caméras à détecteur de mouvement ont été installées à environ 3 m des mangeoires. Une terminologie des événements de compétition a ensuite été établie et l'ensemble des séquences vidéos enregistrées analysées.

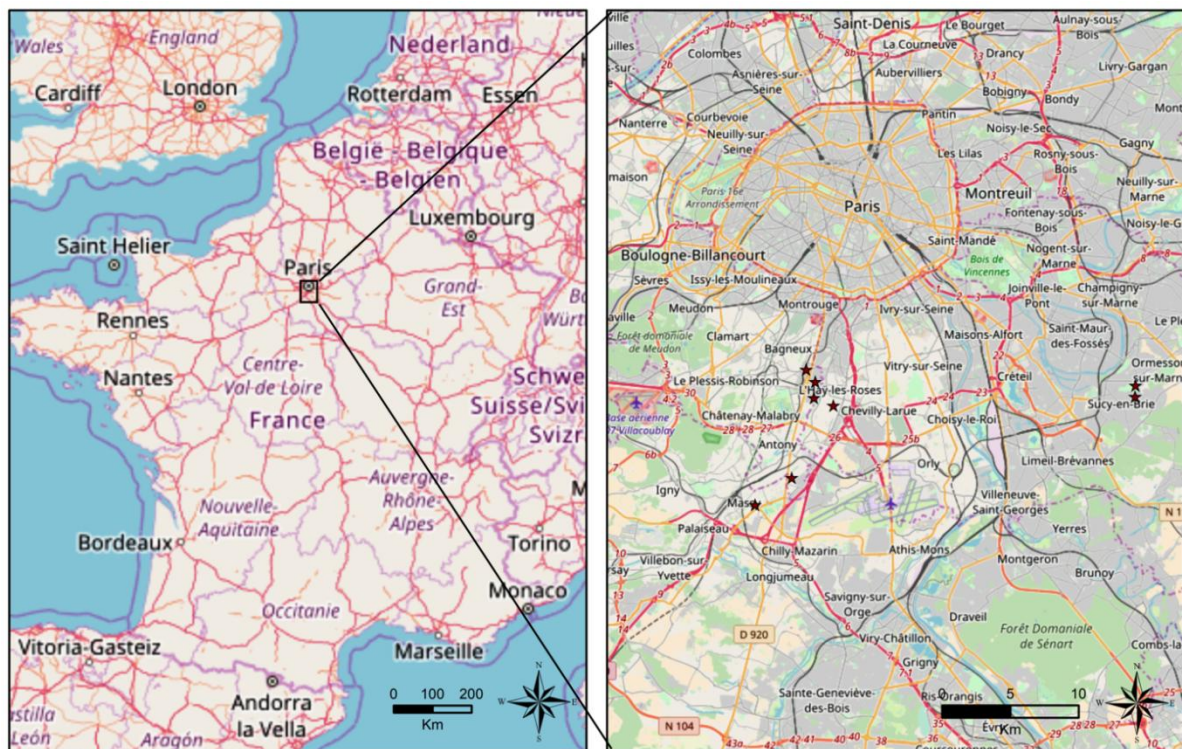


Figure 23 : Localisation des sites d'études dans la métropole du Grand Paris (étoiles rouges à droite).



## 5.2 Problématique

A tout moment et à tout endroit, les activités anthropiques entraînent la dispersion de nombreuses espèces animales en dehors de leur aire géographique d'origine (Elton 1958, Lockwood et al. 2013). Ces espèces constituent un ensemble non aléatoire de la biodiversité mondiale, la probabilité qu'une espèce soit dispersée étant liée à sa proximité aux environnements anthropisés et aux vecteurs de transports (Suarez et al. 2005, Hulme 2009). Seule une portion restreinte de ces espèces parviendra à s'établir avec succès dans la zone d'introduction (Blackburn et al. 2011). Face à cette hétérogénéité, une des questions centrale dans l'étude des invasions biologiques est d'identifier les traits ou les facteurs qui influencent ce succès. Tandis que l'importance de certains traits dans le succès d'établissement est communément acceptée (e.g. sédentarité, omnivorie), les mécanismes comportementaux intrinsèques aux espèces sont plus complexes et moins documentés, et plus spécifiquement, le rôle du comportement durant la phase d'expansion et dans les interactions interspécifiques (Ehrlich 1989, Kolar and Lodge 2001). Le comportement d'un individu (ou d'un groupe), que l'on peut également qualifier de 'personnalité', va en effet déterminer ses interactions avec son environnement biotique et abiotique et, dans le cas des EEE, peut également avoir une influence sur l'intensité des impacts (Chapple et al. 2012).

Dans le cadre de notre étude, nous avons distingué deux types d'interactions, communément acceptés, entre espèces. Tout d'abord, la compétition territoriale qui implique des interactions négatives directes entre espèces. Ces comportements de territorialité et d'agressivité (Schoener 1983) sont regroupés sous le terme d'interactions agonistiques dans l'Article 5. Puis, la compétition préemptive (ou *exploitative*) qui implique des interactions négatives indirectes se produisant lors d'un partage de ressources (Case and Gilpin 1974). Cette compétition se manifeste par exemple par une transmission de pathogènes ou par une monopolisation passive des ressources (e.g. Wauters and Gurnell 1999). La plupart des études et des théories qui en découlent se sont focalisées sur la compétition préemptive (e.g. Volterra 1928, MacArthur and Levins 1964, Armstrong and McGehee 1980, Tilman 1982), omettant la nature complexe des comportements individuels et l'omniprésence de la territorialité et autres comportements d'agressivité dans la nature. Des plantes aux mammifères, la compétition territoriale se manifeste pourtant largement, par exemple par l'allélopathie (Nilsson 1994), la prédation des juvéniles (Ryti and Case 1988) ou par le déplacement actif des compétiteurs potentiels (Davies 1978). Dans le cas des EEE, les comportements agonistiques induirait un déplacement (ou éviction) des espèces natives et, de ce fait, un accès plus important aux ressources (e.g. Case et al. 1994). Ces comportements peuvent également induire une vigilance plus élevée des espèces natives ou leur déplacement sur des ressources de qualité inférieure, impactant ainsi indirectement la survie des populations à long terme (Cresswell 2008). L'étude des traits comportementaux apparaît ainsi comme essentielle pour une meilleure compréhension des mécanismes et pour une prise en compte plus globale des conséquences des invasions biologiques.



Dans les chapitres précédents, nous nous sommes intéressés aux composantes du milieu urbain et à leur influence sur la sélection de l'habitat de la Perruche à collier. Il s'agit ici d'étudier les qualités intrinsèques à l'espèce, en particulier son comportement et son effet sur le comportement des autres espèces. A travers une approche expérimentale et grâce à la mise en place d'une terminologie des événements de compétition, les objectifs de cette étude sont :

- (1) D'analyser le comportement de la Perruche à collier vis-à-vis des espèces natives dans une situation de prise alimentaire (sur une ressource d'origine anthropique)
- (2) De déterminer sa compétitivité active et passive au travers d'évènements de compétition territoriale et préemptive
- (3) D'évaluer la réponse des espèces natives à la présence de la Perruche à collier
- (4) De déterminer l'intensité des impacts de l'espèce en étudiant les similarités de patrons temporels d'activité





## **Article 5 : Interference competition between an invasive parakeet and native bird species at feeding sites**

---


**Marine Le Louarn**, Bertrand Couillens, Magali Deschamps-Cottin & Philippe Clergeau

Article publié en 2016 dans *Journal of Ethology*, 34:291-298

DOI: 10.1007/s10164-016-0474-8



## Interference competition between an invasive parakeet and native bird species at feeding sites

Marine Le Louarn<sup>1,2</sup>  · Bertrand Couillens<sup>2</sup> · Magali Deschamps-Cottin<sup>1</sup> · Philippe Clergeau<sup>2</sup>

Received: 22 July 2015 / Accepted: 8 June 2016 / Published online: 16 June 2016  
© Japan Ethological Society and Springer Japan 2016

**Abstract** Interference competition has proved to be a factor of successful establishment of invasive species. This type of competition may have a stronger impact when native species have temporal niche overlap with the invasive species. The ring-necked parakeet *Psittacula krameri* has been successfully introduced in many countries and its interspecific agonistic behavior has already been reported. The purpose of this study is to analyze the territorial and preemptive interference competition between the ring-necked parakeet and native bird species in a recently colonized area. We used an empirical approach by recording video sequences in gardens equipped with bird feeders in winter. Our results showed that the ring-necked parakeet was the most frequent species at the feeders. Several native species showed temporal niche overlap with the ring-necked parakeet, the highest overlap being with the starling *Sturnus vulgaris*. The starling was also the species most impacted by interference competition with the parakeet. Our study suggests that, by being most frequently present at the feeders, by demonstrating the most agonistic behavior and by hindering access to food of the other species, the ring-necked parakeet is a superior competitor and may compete with native bird species.

**Keywords** Agonistic behavior · *Psittacula krameri* · Feeder · Introduced species · Temporal niche overlap

### Introduction

Several mechanisms can play a role in the success of establishment of introduced bird species: for example high propagule pressure (Cassey et al. 2004), low brood value (Sol et al. 2012), monochromatism, sedentarism, large body size (Blackburn et al. 2009) and some behavioral traits. Species with behavioral flexibility, linked to a larger brain, have shown a higher probability of successful establishment (Sol et al. 2002). Among these traits, agonistic behaviors [sensu Johnson (1972)—fighting between animals and competitive behavior that includes threats, offensive attacks and defensive fighting] may allow primary access to scarce resources (Wilson 1975) and induce interference competition. Interference competition encompasses processes by which the behaviors of one species prevent the access to resources by other species (Maurer 1984) and can be divided into two main types (Schoener 1983): territorial competition (when a species hinders the access to resources of other species by agonistic behavior) and preemptive competition (when a species, simply by its presence, gains full access to resources by controlling space). Interference competition has proved to be a process enabling invasive species to be competitively superior to native species through more efficient utilization of resources [e.g., in ants (Human and Gordon 1996; Lach 2005); wasps (Grangier and Lester 2011); reptiles (Case et al. 1994); plants (Huenneke and Thomson 2003)]. The intensity of interspecific competition may be increased by overlap in temporal activity pattern among species that share resources (Pianka 1973).

**Electronic supplementary material** The online version of this article (doi:10.1007/s10164-016-0474-8) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Marine Le Louarn  
marine.le-louarn@univ-amu.fr

<sup>1</sup> IRD, LPED UMR\_D 151, Aix Marseille Univ,  
13331 Marseille, France

<sup>2</sup> UMR CESCO, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue  
Buffon, CP51, 75005 Paris, France



Among avian invasive species, the ring-necked parakeet (or rose-ringed parakeet) *Psittacula krameri*, is one of the most widely introduced in the world. This bird originates from India and Africa and has established populations in at least 35 countries (Butler 2003). Its superior competitiveness versus native nuthatches *Sitta europaea* for cavity access in Belgium has been experimentally shown (Strubbe et al. 2010; Strubbe and Matthysen 2009) as well as its impacts on the foraging behavior of native birds in UK (Peck et al. 2014). Several authors have reported agonistic behaviors of the ring-necked parakeet next to their nest sites: lethal attacks on a Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in Italy (Menchetti et al. 2014), on black rats (*Rattus rattus*) in Spain (Hernández-Brito et al. 2014b) and on several competitor and predator species in Spain (Hernández-Brito et al. 2014a). In the Paris area in France, a lethal attack by a ring-necked parakeet on an adult red squirrel (*Sciurus vulgaris*) has been reported (Clergeau et al. 2009). In the Paris region, populations of the ring-necked parakeet are increasing exponentially each year (Clergeau et al. 2015) and it has been suggested that one of the drivers of its demographic success may be its ability to efficiently exploit supplementary food provided by humans (Clergeau and Vergnes 2011).

Here, we have examined the interference competition and the temporal niche overlap between the ring-necked parakeet and other species with regard to supplementary food resources in winter. We built an observation protocol using gardens equipped with bird feeders and cameras in the Paris area in France. Considering the large use of anthropogenic food by the ring-necked parakeet and its agonistic behavior at breeding sites, we aim to explore its foraging behavior and the response of native bird species to this new invader. More specifically, we examined two types of interference competition, territorial and preemptive, and tested their links with the temporal niche overlap between the ring-necked parakeet and native bird species present at the feeders.

## Materials and methods

### Experimental protocol

The study was conducted during the harsh winter period that concentrated birds at feeding sites. We chose to use gardens with existing bird feeders in order to avoid the problem of the time required by birds to find a new resource and become accustomed to the location.

After a request made to local ornithological associations, eight private gardens were selected on the basis of regular filling of feeders with seeds and the ease of access of the feeders. All the gardens were situated in residential

areas of the southern Paris suburbs, Ile-de-France region: six in the city of Antony [the sector most densely populated by the ring-necked parakeet in the region (Clergeau et al. 2015)] and two in the city of Sucy-en-Brie (a more recently colonized sector with fewer parakeets). The parakeet population has been settled since the 1980s and has increased in particular in these sectors to around 5000 individuals (Clergeau et al. 2015). The selected gardens presented similar bird feeders attached to branches at a height of 1–2 m above the ground that were installed several years ago. During the entire study period, feeders were supplied with a mix of seeds composed mainly of sunflower. To reduce the risk of pseudo-replication with the same individuals at different feeders, the gardens were at least 500 m apart.

Within each garden, we used a camera (Naturacam MP) placed 3 m from the feeder to record an area of about 3 m around the feeder, thus including possible perching sites around the feeders. The cameras were active during the morning, when foraging activity of birds is generally high (McNamara et al. 1994), between 07:45 a.m. and 12:00 p.m. from 15 November 2013 to 15 February 2014. For each movement within the camera's range, a 30-s video sequence was recorded with a 10-min break between each sequence. This interval made it possible to obtain independent data sequences.

### Data analysis

For each video sequence, we characterized the structural aspects of the avian assemblage by noting the following parameters: presence of species, maximum number of feeding individuals (present on the bird feeder) per species, and maximum number of non-feeding individuals (present next to the bird feeder) per species. For ecological and statistical reasons, we have restricted the analyses to the most abundant species [those species with a relative frequency of occurrence in the video sequences greater than the inverse of total species richness (Camargo 1993)].

To determine the effect of body mass in the interference competition between the ring-necked parakeet and the native bird species, we grouped the most abundant species into three guilds: small species (0–50 g), medium species (50–100 g) and large species (>100 g). The average body mass for each species was based on Dunning (2007).

For the purpose of analyzing the potential temporal niche overlap between the ring-necked parakeet and the other bird species, we recorded the time of feeding activity for each species during each video sequence. We then combined the video sequences in 15-min sequences. Number of feeding events for each species during each time interval represented an estimate of resource use. Pairwise interspecific differences in times of feeding



activity were evaluated with Kolmogorov–Smirnov two-sample tests (Siegel 1956) using R (R Core Development Team 2015). Temporal niche overlap was measured with the Czekanowski index (Feinsinger et al. 1981). This symmetrical index ranges from zero (for two species with completely different temporal activity patterns) to one (for two species that have identical temporal activity patterns). The overlap analyses were performed in the TimeOverlap program (Castro-Arellano et al. 2010) using the randomization algorithm Rosario. This algorithm generates a null distribution of overlap index values. For each pair of species, randomization was iterated 10,000 times and significance was calculated by comparing each empirical index with the associated null distribution. In order to avoid the omission of relevant biological results, and based on Roback and Askins (2005), which states that corrections for multiple tests are not recommended for exploratory analyses, we did not apply *p*-value correction to the pairwise comparisons of temporal overlap between the ring-necked parakeet and the native birds species.

In order to determine whether invasive parakeets were able to exclude native birds from food resources by a specific behavior in our gardens, we analyzed the territorial interference competition events (TICE) of all the bird species. When TICE occurred, the following terminology was used:

- If species *x* was feeding and species *y* displaced species *x* from the feeder, species *x* was considered the “loser” and species *y* the “winner”. We only considered the aggressive displacements caused by threat displays (open beaks and/or wings, and/or bristled feathers) and direct attacks (diving flight, and/or physical contact).
- If species *x* was feeding and species *y* did not displace species *x* from the feeder, despite aggressive behavior, species *x* was considered the winner and species *y* the loser.
- If two species were feeding at a feeder and one of them displaced the other, we considered that there was a TICE only if there was aggressive behavior (see above).
- The species that initiated the TICE was considered the “initiator” and the other species involved the “victim”.

For each TICE, the number of individuals of each species involved was noted.

Due to their relatively small size, bird feeders can only offer access to a small number of individuals. Some large and gregarious species, such as the ring-necked parakeet, may passively exclude smaller species by occupying all the available space on the feeders. We called preemptive interference competition events (PICE) those where one species was on a feeder and another species perched next to the feeder. For each PICE, we noted the duration of the

event, the species involved and the number of individuals per species.

Due to the gregarious behavior of the ring-necked parakeet, we tested the potential effect of the number of parakeets involved in PICE and TICE by using a general linear model (GLM), with a binomial error distribution and a logistic link function using R (R Core Development Team 2015).

## Results

The cameras filmed 1198 video sequences. We only considered the video sequences with at least one feeding bird for further analyses. In total, 533 video sequences showing feeding birds (44.5 %, *n* = 1198) were recorded, which represents more than 4 h of video sequences, analyzed by a single observer.

### Structural aspects of the bird assemblage

Nineteen bird species were recorded feeding at bird feeders: the ring-necked parakeet (*Psittacula krameri*), the great tit (*Parus major*), the Eurasian blue tit (*Cyanistes caeruleus*), the coal tit (*Periparus ater*), the Eurasian collared-dove (*Streptopelia decaocto*), the house sparrow (*Passer domesticus*), the European greenfinch (*Chloris chloris*), the rock dove (*Columba livia*), the common chaffinch (*Fringilla coelebs*), the European robin (*Erithacus rubecula*), the common starling (*Sturnus vulgaris*), the Eurasian tree sparrow (*Passer montanus*), the Eurasian magpie (*Pica pica*), the Eurasian bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*), the long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*), the common blackbird (*Turdus merula*), the Eurasian jay (*Garrulus glandarius*), the brambling (*Fringilla montifringilla*) and the European green woodpecker (*Picus viridis*). After deletion of rare species, we conducted the analysis on eight bird species: five small species, one medium species and two large species (Table 1).

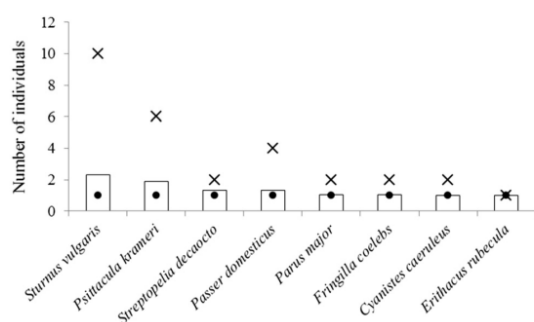
The ring-necked parakeet was the most frequently present species in the video sequences (43.5 %, *n* = 533, binomial test, *p* < 0.01), followed by the great tit (27.6 %, *n* = 533). The other species were less present, with a maximum of 16.3 % for the Eurasian blue tit and a minimum of 7.3 % for the common chaffinch (Table 1). The starling and the ring-necked parakeet were the most numerous, with respectively 2.31 and 1.90 individuals on average at the same time at the feeders (Fig. 1). Starlings were recorded with more than one individual in 81.5 % of all sequences and the ring-necked parakeet in 74.8 %, which represent the highest percentages, all species included.



**Table 1** The most abundant bird species recorded in the video sequences

Species		Frequency of presence in the video sequences ( $n = 533$ ) (%)	Body mass guild
<i>Psittacula krameri</i>	Ring-necked parakeet	43.5	Large
<i>Parus major</i>	Great tit	27.6	Small
<i>Cyanistes caeruleus</i>	Eurasian blue tit	16.3	Small
<i>Streptopelia decaocto</i>	Eurasian collared dove	14.8	Large
<i>Passer domesticus</i>	House sparrow	10.7	Small
<i>Fringilla coelebs</i>	Common chaffinch	7.3	Small
<i>Erithacus rubecula</i>	European robin	8.8	Small
<i>Sturnus vulgaris</i>	Common starling	11.4	Medium

Guilds were formed on the basis of average body mass (Dunning 2007): 0–50 g = small species, 50–100 g = medium species and >100 g = large species



**Fig. 1** Number of feeding birds at the feeders. Black crosses represent the maximum number of individuals per species feeding at the same time at the feeders, black circles the minimum, and white bars the average ( $n = 533$ )

The average species richness over the full set of video sequences was 1.50 species. When the parakeet was absent, the number of feeding birds of other species was significantly higher than when the parakeet was present in the video (Mann–Whitney rank sum test,  $p < 0.05$ ). In contrast, when the parakeet was absent, the number of non-feeding birds of other species was significantly lower than when the parakeet was present in the video (Mann–Whitney rank sum test,  $p < 0.001$ ).

#### Species' temporal activity patterns at the feeders

Abundant species showed a heterogeneous use of time during the morning and were present at different times at the feeders (Kruskal–Wallis test,  $\chi^2 = 27.04$ ,  $df = 7$ ,  $p < 0.001$ , Supplementary Fig. S1). Some species showed temporal activity peaks whereas other showed a more multimodal time use. The ring-necked parakeet began arriving at 08:45 a.m. and its feeding activity peak was around 09:45 a.m. The European robin was present earlier than the other species, with an activity peak around 08:15

a.m. The duration of feeding activity was different between the bird species (Kruskal–Wallis test,  $\chi^2 = 50.35$ ,  $df = 7$ ,  $p < 0.001$ ). The tits spent less time feeding (median <5 s) than the ring-necked parakeet and the Eurasian collared dove (median 30 s, i.e., the whole duration of the video sequence).

The Czekanowski pairwise overlap indexes were significantly different than expected by chance for three of seven comparisons between the parakeet and the other species (Supplementary Table S2). The highest temporal overlap of the ring-necked parakeet was with the starling (Czekanowski index = 0.63,  $p = 0.04$ ), and the European robin had the least temporal overlap with the ring-necked parakeet (Czekanowski index = 0.38,  $p = 0.02$ ; Fig. 2).

#### Territorial interference competition event

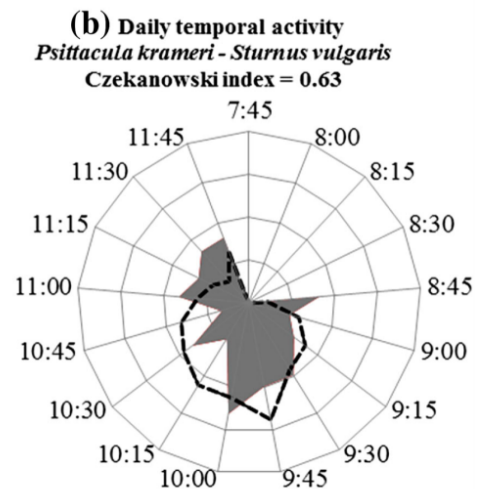
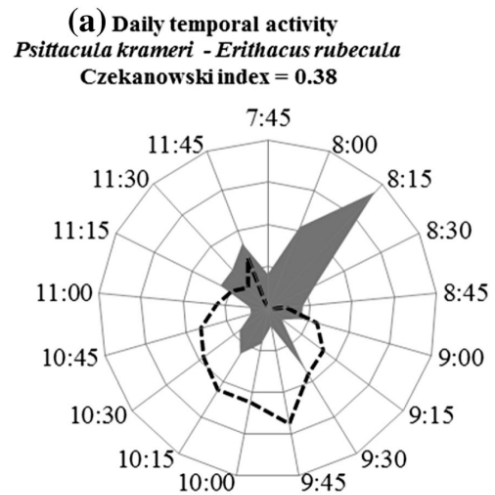
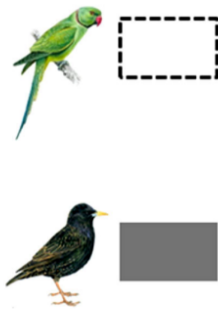
Sixty-five TICE were recorded involving six species (the eight most abundant species with the exception of the European robin and the common chaffinch). The species most frequently involved in a TICE was the ring-necked parakeet with 33 TICE, representing more than half of all the events (50.8 %,  $n = 65$ , binomial test,  $p < 0.01$ ). This species was the initiator in 60.6 % of the TICE in which it was involved and was the winner in 78.8 % of the cases. The starling was the species most frequently involved in the TICE with the ring-necked parakeet (39.4 % of all the parakeet's TICE,  $n = 33$ , binomial test,  $p < 0.05$ ) and the parakeet interacted significantly more with the starling than with the other bird species (binomial test,  $p < 0.05$ ).

Considering all the TICE between the ring-necked parakeet and another species, the parakeet initiated and won the interactions in more than 60 % of all cases, with the exception of the great tit which initiated the TICE in more than half of all cases (57.1 %,  $n = 7$ ).

There is no significant difference in the TICE with the ring-necked parakeet between the different guilds of size.



**Fig. 2** Example of daily temporal feeding activity comparisons between *Psittacula krameri* and two other species: **a** no temporal overlap with European robin, **b** temporal overlap with starling. Data were collected between 07:45 a.m. and 12:00 p.m. Each circle inside the radar charts represents 5 % of the feeding bird presence in the full set of video sequences ( $n = 533$ )



TICE with the parakeet involved large species (*Streptopelia decaocto*, 27.3 %,  $n = 33$ , binomial test,  $p > 0.05$ ), medium species (*S. vulgaris*, 39.4 %,  $n = 33$ , binomial test,  $p > 0.05$ ) and small species (*Parus major*, *Cyanistes caeruleus* and *Passer domesticus*, 33.3 %,  $n = 33$ , binomial test,  $p > 0.05$ ). We found no significant effect of the parakeet number on the probability that a TICE occurs with the ring-necked parakeet (GLM,  $\chi^2 = 6.70$ ,  $n = 33$ ,  $p > 0.05$ ).

**Preemptive interference competition event**

Two hundred and thirty-three PICE, with a duration of at least 1 s, were recorded, caused by seven species (all eight abundant species with the exception of the European robin). The species that caused the most PICE was the ring-

necked parakeet (40.8 %,  $n = 233$ , binomial test,  $p < 0.01$ ) and the average duration of the PICE caused by the ring-necked parakeet was significantly longer than the PICE caused by other species (Mann–Whitney rank sum test,  $p < 0.001$ ). The PICE caused by the parakeet involved common starlings (34.7 %,  $n = 95$ ), Eurasian collared doves (20.4 %,  $n = 95$ ), great tits (18.4 %,  $n = 95$ ), blue tits (12.2 %,  $n = 95$ ), common chaffinches (10.2 %,  $n = 95$ ) and European robins (4.1 %,  $n = 95$ ). We found no significant effect of the number of parakeets present on the feeder at the moment of the event on the number of PICE caused by this species (GLM,  $\chi^2 = 3.48$ ,  $n = 95$ ,  $p > 0.05$ ). By analyzing the number of PICE caused by the ring-necked parakeet on the different body mass guilds (Table 1), we found that the probability that a species was involved in a PICE caused by the ring-necked parakeet



increased with a decrease in body mass (GLM,  $\chi^2 = 2.54$ ,  $p < 0.05$ ).

## Discussion

Behavioral traits play a key role in the post-establishment phase (Chapple et al. 2012). The ring-necked parakeet has successfully established viable populations in many countries, and several authors have reported its interspecific agonistic behavior. Our study shows the territorial and preemptive interference competition for supplementary food resources between the ring-necked parakeet and native bird species. This competition is induced by the agonistic behavior of this invasive parakeet (territorial interference) and also by its passive monopolization of the food resources (preemptive interference) at the feeders.

Our results showed that the ring-necked parakeet was the most aggressive species at the feeders. This species initiated and won the aggressive interactions in most of the cases. These results are congruent with the findings of Peck et al. (2014) and support the hypothesis that the ring-necked parakeet may outcompete native bird species by having an effect on their foraging behavior. Its agonistic behavior may induce competitive advantages such as access to greater amounts of food and may indirectly cause a lower fitness and individual physical condition for the native species. In our study, the frequency of interference competition was not parakeet group-size dependent. But the lighter the species, the more “bullying” the ring-necked parakeet was. The effect of body size in interspecific interference competition has been well documented, and the superior competitiveness of one species towards another leads to asymmetrical competition (Schoener 1983). According to theory, the smaller species should develop behaviors that lead to the avoidance of conflict and the reduction of aggressions by larger species. In this study, the avoidance behavior of the small native species (tits, chaffinch, sparrow and robin), staying next to the feeders while parakeets were feeding (what we referred to as PICE) may reduce the energetic cost of agonistic interactions but may have consequences for individuals. Changes in daily feeding routines may, for example, decrease the energetic gain of food for species with digestive constraints and force individuals to forage during less favorable times of the day (Bednekoff and Houston 1994). The indirect effects of the “wait-and-see” strategy on individuals (e.g., physiological condition) need to be investigated.

In the gardens we studied, the species most highly impacted by interference competition with the ring-necked parakeet was the starling *S. vulgaris*. The starling showed the highest temporal niche overlap (Fig. 2) and involvement in the TICE and PICE with the parakeet. Our results

suggest strong competition between these two species in winter for supplementary food resources. A superior competitiveness of the ring-necked parakeet over the starling has already been suggested for the selection of nest cavities in the Mediterranean area (Dodaro and Battisti 2014). The starling can exploit a wide range of food items (Feare 1984) but during the winter, especially during long periods of frost when the availability of seeds and invertebrates is lower, the dependence of the starling on anthropogenic food resources is greater (Crick et al. 2002). Supplementary food at the breeding stage can increase hatching success, chick weight and the number of young fledged per starling pair (Crossner 1977). Considering that the populations of starlings have declined in Europe over the last three decades (Robinson et al. 2005), competition for supplementary food, especially in winter, could be a conservation issue for this species. The European robin was the earliest species at the bird feeders. This species showed the lowest temporal niche overlap (Fig. 2) and involvement in interference competition with the parakeet. These results support the hypothesis that differences in timing of foraging activity induce lower interspecific competition (Pianka 1973).

Most of the bird species present at the feeders in this study were “urban exploiters”, species adapted to anthropogenic habitats depending almost entirely on human-provided resources (Blair 2001; McKinney 2002), i.e., house sparrows and starlings; and “urban adapters”—great tits, blue tits, common chaffinch, Eurasian collared doves and European robins. Among all the species recorded in the video sequences, the ring-necked parakeet was the most abundant at the feeders. This was expected because the use of bird feeders represented half of its feeding time (Clergeau et al. 2009). A recent paper showed that supplementary food could favor invasive bird species in New Zealand and lead to an increase in their populations (Galbraith et al. 2015). Bird feeding is a very common activity and its effects on avian communities are controversial (for a review see Chace and Walsh 2006). In the UK, 7.4 million households provide supplementary food in bird feeders (Davies et al. 2009). These food sources may have positive effects on birds by increasing their clutch size (Brommer et al. 2004) and reducing their foraging time during the breeding season (Bollinger et al. 1990), which may lead to a higher recruitment. Negative effects of bird feeders have also been suggested, such as the increase of disease transmission or the failure of supplementary food to fully provide all the necessary nutrients for a bird (Robb et al. 2008). The impact of the ring-necked parakeet’s presence at supplementary food sources on the integrity of the native species populations needs to be investigated. The number of ring-necked parakeets in our study area has increased exponentially over the last 20 years (Clergeau et al. 2015).



Despite the fact that the number of parakeets has no effect on the frequency of PICE and TICE, the amount of food per individual may decrease with an increase in these visitors. The ring-necked parakeet being a gregarious and philopatric species, we might expect stronger competition between this species and the native species over the next few years. Aggressive behavior towards native species has already been reported for another invasive parakeet, the monk parakeet *Myiopsitta monachus* (Freeland 1973) and for other invasive birds such as the red-whiskered bulbul *Pycnonotus jocosus* and the red-vented bulbul *Pycnonotus cafer* (Jones 1996; Thibault et al. 2002). The roles of personality traits in invasion success need to be taken more fully into account for the impact assessment of invasive birds.

**Acknowledgments** We are grateful to the participants of this study, who kindly allowed access to their gardens. We thank Michael Paul, who helped improve an earlier version of this manuscript. We were financially supported by the Essonne local authority (Conseil Général). The authors would like to thank ParrotNet COST Action for constructive discussions.

## References

- Bednekoff PA, Houston AI (1994) Avian daily foraging patterns: effects of digestive constraints and variability. *Evol Ecol* 8:36–52
- Blackburn TM, Cassey P, Lockwood JL (2009) The role of species traits in the establishment success of exotic birds. *Glob Change Biol* 15:2852–2860
- Blair RB (2001) Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the US. In: Lockwood JL, McKinney ML (eds) *Biotic homogenization*. Springer, New York, pp 33–56
- Bollinger PB, Bollinger EK, Malecki RA (1990) Tests of three hypotheses of hatching asynchrony in the common tern. *Auk* 107:696–706
- Brommer JE, Karell P, Pietiäinen H (2004) Supplementary fed Ural owls increase their reproductive output with a one year time lag. *Oecologia* 139:354–358
- Butler CJ (2003) Population biology of the introduced rose-ringed parakeet *Psittacula krameri* in the UK. Thesis, University of Oxford
- Camargo JA (1993) Must dominance increase with the number of subordinate species in competitive interactions? *J Theor Biol* 161:537–542
- Case TJ, Bolger D, Petren K (1994) Invasions and competitive displacement among house geckos in the tropical Pacific. *Ecology* 75(2):464–477
- Cassey P, Blackburn TM, Sol D, Duncan RP, Lockwood JL (2004) Global pattern of introduction effort and establishment success in birds. *Biol Lett* 271(Suppl 6):S405–S408
- Castro-Arellano I, Lacher TE Jr, Willig MR, Rangel TF (2010) Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods Ecol Evol* 1:311–318
- Chace JF, Walsh JJ (2006) Urban effects on native avifauna: a review. *Landsc Urban Plan* 74(1):46–69
- Chapple DG, Simmonds SM, Wong BBM (2012) Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends Ecol Evol* 27(1):57–64
- Clergeau P, Vergnes A (2011) Bird feeders may sustain feral rose-ringed parakeet *Psittacula krameri* in temperate Europe. *Wildl Biol* 17:248–252
- Clergeau P, Vergnes A, Delanoue R (2009) La perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en Ile-de-France: distribution et régime alimentaire. *Alauda* 77:121–132
- Clergeau P, Leroy O, Lenancker P (2015) Dynamique de population de la perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en Ile-de-France. *Alauda* 83(3):165–174
- Crick HQP, Robinson RA, Appleton GF, Clark NA, Rickard AD (2002) Investigation into the causes of the decline of starlings and house sparrows in Great Britain. BTO research report no. 290. DEFRA, Bristol
- Crossner KA (1977) Natural selection and clutch size in the European starling. *Ecology* 58:885–892
- Davies ZG, Fuller RA, Loram A, Irvine KN, Sims V, Gaston K (2009) A national scale inventory of resource provision for biodiversity within domestic gardens. *Biol Conserv* 142:761–771
- Dodaro G, Battisti C (2014) Rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) and starling (*Sturnus vulgaris*) syntopics in a Mediterranean urban park: evidence for competition in nest-site selection? *Belg J Zool* 144(1):5–14
- Dunning JB (2007) *CRC Handbook of avian body masses*, 2nd edn. CRC, Boca Raton
- Fear CJ (1984) *The starling*. Oxford University Press, New York
- Feinsinger P, Spears EE, Poole RW (1981) A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62:27–32
- Freeland DB (1973) Some food preferences and aggressive behavior by monk parakeets. *Wilson Bull* 85(3):332–334
- Galbraith JA, Beggs JR, Jones DN, Stanley MC (2015) Supplementary feeding restructures urban bird communities. *PNAS* 112(20):E2648–E2657
- Grangier J, Lester PJ (2011) A novel interference behavior: invasive wasps remove ants from resources and drop them from a height. *Biol Lett* 7(5):664–667
- Hernández-Brito D, Carrete M, Popa-Lisseanu AG, Ibáñez C, Tella JL (2014a) Crowding in the city: losing and winning competitors of an invasive bird. *PLoS One* 9(6):e100593
- Hernández-Brito D, Luna A, Carrete M, Tella J (2014b) Alien rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) attack black rats (*Rattus rattus*) sometimes resulting in death. *Hystrix* 25(2):121–123
- Huenneke LF, Thomson JK (2003) Potential interference between a threatened endemic thistle and an invasive nonnative plant. *Conserv Biol* 9(2):416–425
- Human KG, Gordon DM (1996) Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* 105:405–412
- Johnson RN (1972) *Aggression in man and animal*. Saunders, Philadelphia
- Jones CG (1996) Bird introductions to Mauritius: status and relationship with native birds. In: Holmes JS, Simons JR (eds) *The introduction and naturalisation of birds*. Stationery Office Publication Centre, London, pp 113–123
- Lach L (2005) Interference and exploitation competition of three nectar-thieving invasive ant species. *Insect Soc* 52:257–262
- Maurer BA (1984) Interference and exploitation in bird communities. *Wilson Bull* 96(3):380–395
- McKinney ML (2002) Urbanization, biodiversity and conservation. *Bioscience* 52(10):883–890
- McNamara JM, Houston AI, Lima SL (1994) Foraging routines of small birds in winter: a theoretical investigation. *J Avian Biol* 25:287–302
- Menchetti M, Scalera R, Mori E (2014) First record of a possibly overlooked impact by alien parrot on a bat (*Nyctalus leisleri*). *Hystrix* 25(1):61–62





- Peck HL, Pringle HE, Marshall HH, Owens IPF, Lord AM (2014) Experimental evidence of impacts of an invasive parakeet on foraging behavior of native birds. *Behav Ecol* 25(3):582–590
- Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. *Annu Rev Ecol Evol S* 4:53–74
- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Version 3.1.3. <http://www.R-project.org/>. Accessed 15 Jan 2015
- Roback PJ, Askins RA (2005) Judicious use of multiple hypothesis tests. *Conserv Biol* 19:261–267
- Robb GN, MacDonald RA, Chamberlain DE, Bearhop S (2008) Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Front Ecol Environ* 6(9):476–484
- Robinson RA, Siriwardena GM, Crick HQP (2005) Status and population trends of starling *Sturnus vulgaris* in Great Britain. *Bird Study* 52:252–260
- Schoener TW (1983) Field experiments on interspecific competition. *Am Nat* 122(2):240–285
- Siegel S (1956) *Nonparametric statistics for behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York
- Sol D, Timmermans S, Lefebvre L (2002) Behavioral flexibility and invasion success in birds. *Anim Behav* 63:495–502
- Sol D, Maspons J, Vall-Ilosera M, Bartomeus I, García-Peña GE, Piñol J, Freckleton RP (2012) Unraveling the life history of successful invaders. *Science* 337:580–583
- Strubbe D, Matthysen E (2009) Experimental evidence for nest-site competition between invasive ring-necked parakeets (*Psittacula krameri*) and native nuthatches (*Sitta europaea*). *Biol Conserv* 142(8):1588–1594
- Strubbe D, Matthysen E, Graham CH (2010) Assessing the potential impact of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* on native nuthatches *Sitta europaea* in Belgium. *J Appl Ecol* 47:549–557
- Thibault JC, Martin JL, Penloup A, Meyer JY (2002) Understanding the decline and extinction of monarchs (Aves) in Polynesian Islands. *Biol Conserv* 108:161–174
- Wilson E (1975) *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge



### 5.3 Conclusion

Par la mise en place d'un protocole expérimental d'observation et d'une terminologie spécifique, nos résultats mettent en évidence la compétitivité supérieure de la Perruche à collier, indépendamment du nombre d'individus impliqués. Par un comportement d'agressivité mais également par une monopolisation passive des ressources, cette perruche limite l'accès des espèces natives aux ressources alimentaires. La stratégie *wait-and-see* des espèces les plus petites, montrée dans cette étude, pourrait réduire le coût énergétique d'un 'combat' avec la perruche. Cependant, plusieurs études ont montré l'effet positif du nourrissage urbain, notamment en période hivernale, sur le succès reproducteur et l'intégrité physiologique des passereaux (e.g. Robb et al. 2008a, Wilcoxon et al. 2015). La présence de la Perruche à collier sur les mangeoires pourrait donc, de manière indirecte et à long terme, avoir un impact sur les populations natives dépendantes de ces ressources. Dans le cadre de cette étude, la ressource alimentaire était illimitée, les mangeoires étant régulièrement remplies de graines. Cependant, en dehors de ces conditions expérimentales, les mangeoires peuvent être laissées vides durant de longues périodes (Davies et al. 2009). En milieu naturel, la ressource alimentaire peut également être limitée et varier selon la saison ou les conditions météorologiques (e.g. Martin 1987). Face à ces fluctuations des ressources naturelles, on peut alors se poser la question d'une augmentation croissante de l'agressivité de la perruche à mesure que les ressources diminuent et que la densité d'individus augmente. Nos résultats montrent que la plupart des espèces natives ne présentent pas de chevauchement de niche temporelle avec la Perruche à collier. Afin de déterminer si la présence de la perruche pourrait affecter les périodes d'activités des espèces, il serait intéressant de reconduire cette étude dans des zones exemptes de perruches.

L'activité de nourrissage reste controversée et les résultats des études montrent des effets positifs comme négatifs sur la faune (pour une synthèse voir Robb et al. 2008b). Cette pratique modifie la composition des communautés faunistiques, les espèces capables d'exploiter ces ressources anthropiques en ville étant favorisées au détriment des autres espèces. C'est le cas notamment du pigeon biset *Columba livia* qui, en ville, se reproduit toute l'année. Une étude récente a montré que la diminution, voire l'arrêt total, du nourrissage des pigeons réduit considérablement leur nombre dans les villes, les contraignant à allouer leur énergie à la prospection de nouvelles sources alimentaires et leur permettant de retrouver un cycle annuel de reproduction plus naturel (Stock and Haag-Wackernagel 2016). Dans le cas de la Perruche à collier, Clergeau et Vergnes (2011) suggèrent que les mangeoires (et autres types de nourrissage passif) permettraient aux populations de survivre, notamment durant les hivers les plus rudes. En effet, le suivi par radio-tracking de plusieurs individus a permis de quantifier l'utilisation de cette ressource, l'espèce consacrant presque la moitié de son activité journalière à se nourrir sur les mangeoires. Restreindre l'accessibilité des mangeoires aux espèces envahissantes pourrait, à très court terme, restaurer la structure des communautés d'oiseaux natifs (Galbraith et al. 2015), et ainsi les patrons temporels et



comportementaux de ces espèces. Cependant, cela pourrait conduire à des prospections alimentaires plus importantes des espèces envahissantes sur les ressources naturelles, limitant ainsi la disponibilité, pour les espèces natives, de ressources de qualité énergétique supérieure. Des études en conditions naturelles sont ainsi nécessaires afin d'évaluer l'effet du comportement de la Perruche à collier sur la prise alimentaire des espèces natives.

En milieux urbains, la densité de prédateurs est plus élevée qu'en milieux naturels (e.g. rats, chats féraux) mais, paradoxalement, la pression de prédation diminue (Fischer et al. 2012). Le comportement agonistique de la Perruche à collier a été évoqué, majoritairement de manière anecdotique, à de nombreuses reprises (voir dans l'Article 5 pour l'ensemble des sources). En effet, cette espèce non-territoriale (Forshaw 2010) montre une grande agressivité et sort victorieuse des 'combats' qu'elle initie contre les prédateurs potentiels autour de ces nids. Ce phénomène a été suggéré comme expliquant la concentration d'espèces natives nichant à proximité des couples de perruches à collier (Hernández-Brito et al. 2014). Contrairement aux impacts négatifs, rares sont les études dont l'objectif est de déterminer les impacts potentiellement positifs de la Perruche à collier (et des EEE de manière générale). En diminuant la pression de prédation, l'espèce pourrait cependant contribuer à un succès reproducteur plus élevé des populations urbaines de passereaux. Il apparaît ainsi nécessaire de prendre en compte l'ensemble des implications de ce comportement agonistique par une approche holistique et objective.



# Synthèse générale et Perspectives

---





## 6 Synthèse générale et perspectives

---

L'urbanisation représente un des changements d'origine anthropique les plus irréversibles sur les écosystèmes (McKinney 2002). Conçue pour satisfaire les besoins d'une seule espèce, la mise en place des villes entraîne la transformation des habitats initialement présents en des surfaces imperméables, et un profond changement de la structure et de la composition de la végétation (Clergeau 2007). De plus, l'omniprésence humaine induit des perturbations telles que les nuisances sonores ou encore lumineuses, qui peuvent directement influencer la capacité des espèces animales à survivre et à se reproduire au sein de ces néo-systèmes (Luck and Smallbone 2010). Les villes sont également des lieux privilégiés d'introduction d'espèces (McKinney 2006, Klotz and Kühn 2010). Les vecteurs y sont nombreux, des jardins botaniques aux zoos en passant par les relâchés intentionnels par des particuliers. Tandis que certaines diminuent en densité ou disparaissent, un nombre restreint d'espèces parvient à coloniser ces milieux, à s'y maintenir et parfois même à y proliférer (Crocchi et al. 2008). Quelles soient natives ou exotiques, arrivées par un processus naturel ou par la main de l'homme, une des questions centrales de la biologie des invasions concerne la nature des facteurs, intrinsèques et extrinsèques, qui permettent à ces espèces de réussir là où d'autres ont échoué.

L'histoire des introductions biologiques en Europe, centre historique du commerce international, débute il y a plusieurs siècles, et leur intensité a particulièrement augmenté depuis la Seconde Guerre Mondiale (Keller et al. 2011, Haury and Clergeau 2014). En cinq siècles, 175 espèces d'oiseaux y ont été introduites, moins de la moitié y est désormais établie (Chiron et al. 2009). Les Psittacidés, du fait de leur popularité en tant qu'oiseau de 'cage', représentent presque un quart de ces espèces exotiques établies à travers l'Europe (DAISIE 2009). Avec une population estimée à 85000 individus (**Chapitre 1**), la Perruche à collier représente, à l'heure actuelle, le membre de ce groupe qui a réussi avec le plus de succès à s'établir en dehors de son aire géographique d'origine. Considérée comme l'espèce la plus dévastatrice de zones agricoles dans son aire d'origine, elle fait partie des 100 espèces les plus néfastes à l'échelle européenne (Khan and Ahmad 1983, DAISIE 2009). De nombreuses interrogations ont émergé de la part de la communauté scientifique mais également des collectivités locales et des agences gouvernementales concernant les impacts écologiques, économiques et sanitaires potentiels de cette espèce. En 2014, a ainsi été créé un groupement international de chercheurs, le COST ParrotNet, avec pour ambition un partage et une acquisition des connaissances sur les populations introduites. A une échelle plus locale, un projet a été lancé en région parisienne afin de répondre aux questions des gestionnaires d'espaces sur le futur de l'espèce. C'est dans ce contexte qu'ont été menés les travaux de cette thèse, visant à améliorer les connaissances sur les facteurs susceptibles de prédire l'aptitude de la Perruche à collier à devenir envahissante.



Par une approche écologique et éthologique, les objectifs étaient de comprendre dans quelle mesure la composante humaine participe au déterminisme des patrons de distribution spatio-temporels des populations de perruches à collier. En étudiant la sélection de l'habitat, il s'agissait de déterminer quelles composantes spécifiques des milieux urbains pouvaient influencer la distribution locale et la croissance de ces populations. Face à l'arrivée de cette nouvelle espèce, il s'agissait également d'évaluer la réponse des oiseaux natifs et de mettre en lumière certains traits de la Perruche à collier susceptible de lui conférer un avantage compétitif.

A l'instar des autres populations européennes, la Perruche à collier présente une croissance démographique exponentielle sur la ville de Marseille (**Chapitre 2**, Figure 24a). En sept ans, la population est passée de quelques individus à presque 2000, présentant une croissance annuelle de presque 30%. L'exemple le plus frappant étant vraisemblablement l'espèce humaine, cette croissance exponentielle durant la phase d'expansion est le fait de nombreuses autres espèces envahissantes (Shigesada 1997). Dans le cas de la Perruche à collier, plusieurs processus pourraient expliquer ce succès.

## Du choix des sites les plus lumineux

---

### Anticiper le risque de prédation...

Une des hypothèses les plus souvent évoquées dans le succès des EEE est l'*enemy release hypothesis* (Keane and Crawley 2002, Colautti et al. 2004). Cette hypothèse prédit qu'en dehors de leur aire géographique d'origine, la pression de prédation exercée sur les espèces serait diminuée voire supprimée pour deux raisons. Tout d'abord, les espèces sont, de manière générale, introduites sans leurs prédateurs (et parasites) naturels. De plus, les ennemis présents dans l'écosystème d'introduction peuvent ne pas avoir eu le temps de s'adapter à ces nouvelles proies potentielles (Meijer et al. 2016). Délestés de cette pression de prédation, les individus allouent ainsi plus d'énergie que les espèces natives à leur reproduction et à leur survie. La pertinence de cette hypothèse est cependant débattue (Heger and Jeschke 2014). Elle a par exemple été réfutée pour la Grenouille-taureau *Lithobates catesbeianus* au Canada (Dare and Forbes 2013) ou encore pour plusieurs espèces de Gobiidés introduits en Pologne (Kvach et al. 2014). Plus fréquemment étudiée sur les espèces végétales, cette hypothèse a cependant été validée pour la Coccinelle asiatique au Royaume Uni (Comont et al. 2014) mais également pour la Perruche à collier. Tandis que la pression de prédation est le facteur principal limitant les populations de perruches à collier dans leur aire native (en Inde précisément), elle est significativement plus faible dans l'aire d'introduction (au Royaume-Uni et en Israël), suggérant ainsi une relation de causalité entre ce phénomène et le succès reproducteur plus élevé de l'espèce à l'échelle régionale (Shwartz et al. 2009). A une échelle plus locale, nos résultats suggèrent un processus additionnel. L'étude de la sélection de l'habitat a en effet montré que les couples nicheurs tendent à sélectionner les



sites les plus lumineux (**Chapitre 3**). Nous avons alors émis l'hypothèse que ce processus résultait d'un comportement anti-prédation.

Les mécanismes anti-prédations sont exprimés sous la forme de traits comportementaux ou phénotypiques qui réduisent la probabilité des espèces d'être détectées, attaquées ou tuées par un prédateur (Caro 2005). Sont ainsi incluses des adaptations pour échapper aux prédateurs, les détecter et/ou échanger l'information entre congénères. Pour leur échapper, l'évolution a doté certains organismes de structures de défenses. C'est le cas par exemple des espèces de hérissons (Erinaceinés) et de porcs épics (Vincent and Owers 1986). L'information acquise par un individu sur le risque de prédation peut être communiquée aux congénères (et parfois bénéficier aux autres espèces) par des signaux acoustiques d'alarmes (Smith and Harper 2004). Enfin, l'anticipation du risque de prédation peut s'exprimer par un choix des sites où la visibilité est la meilleure. L'étude de Blumstein et al. (2006) illustre l'importance de ce choix pour les populations de marmottes à ventre jaune *Marmota flaviventris* dans l'Ouest américain. A des niveaux de ressources alimentaires équivalents, les colonies de marmottes dont les terriers offrent une visibilité continue de l'environnement extérieur survivent, tandis que les colonies installées dans des environnements plus cloisonnés s'éteignent. Les résultats de ces auteurs mettent ainsi en lumière l'importance de la sélection de l'habitat dans la persistance des populations. Dans le cas de la Perruche à collier, en sélectionnant les sites les plus éclairés, les individus pourraient ainsi détecter plus précocement les prédateurs nocturnes. De plus, une bonne visibilité permettrait aux individus de s'échapper rapidement en cas de perturbations (Clergeau and Quenot 2007). Délestée de ses prédateurs naturels et plus apte à anticiper le risque de prédation par de nouvelles espèces, son succès reproducteur pourrait ainsi être plus élevé que dans son aire native.

### **...ou prolonger l'activité journalière**

Les lumières artificielles sont inhérentes aux écosystèmes anthropiques. A l'échelle du globe, la pollution lumineuse touche 20% des terres émergées (Cinzano et al. 2001) et cette part augmente chaque année (Hölker et al. 2010). Le cycle de la lumière naturelle représente un des facteurs les plus influents sur la synchronisation du rythme circadien et saisonnier chez les espèces animales. La présence d'éclairage artificiel peut ainsi avoir des conséquences directes sur le comportement et la phénologie des individus qui y sont exposés (Spoelstra et al. 2015). Les espèces animales qui ne s'adaptent pas à la présence de ces lumières peuvent avoir une survie et un succès reproducteur plus faibles et, dans les cas les plus extrêmes, peuvent être menacées d'extinction (Stockwell et al. 2003). Par exemple, les lumières artificielles ont un effet négatif sur le comportement migratoire des oiseaux, les déviant de leurs routes en interférant avec leur compas magnétique (Poot et al. 2008). D'autres espèces peuvent être piégées par l'éclairage urbain qui les désoriente et peut conduire dans certains cas à leur mort (Gauthreaux and Belser 2006, Montevecchi 2006). La





présence de lumières artificielles entraîne également des réactions en chaîne. Par exemple, la concentration d'insectes attirés par cet artefact lumineux va à son tour attirer les chauves-souris, qui sont ainsi plus exposées aux prédateurs (Rydell et al. 1996).

Malgré les aspects négatifs attestés de l'éclairage artificiel, certaines espèces d'oiseaux sont particulièrement actives à leurs abords. Dans la ville de Bergen en Norvège, des chercheurs ont montré que plusieurs espèces de passereaux diurnes cherchaient leur nourriture la nuit. Indépendamment de leur régime alimentaire, ces espèces profitent des lumières artificielles pour étendre de plus de quatre heures leur durée d'activité journalière (Byrkjedal et al. 2012). Des observations similaires ont été faites sur la Paruline flamboyante *Setophaga ruticilla* dans le Michigan, USA (Bakken and Bakken 1977), et sur plusieurs dizaines d'espèces de passereaux à New York (Lebbin et al. 2007). Les résultats d'une étude expérimentale menée aux Pays Bas montrent qu'en milieu urbain, le nombre d'oiseaux nicheurs est positivement corrélé à l'intensité de la lumière artificielle, certaines variations ayant toutefois été observées selon le spectre lumineux exprimé (Spoelstra et al. 2015). Ainsi, la présence de lumières aux abords des nids pourrait permettre à la Perruche à collier d'étendre son activité journalière, notamment durant les périodes hivernales où la durée du jour y est plus courte. En plus d'une relation statistique entre lumière artificielle et sélection du site de nidification, les campagnes de suivi de terrain menées durant cette thèse suggèrent également l'importance de cette variable dans le choix des dortoirs.

Le comportement d'agrégation nocturne est commun à de nombreuses espèces d'oiseaux (e.g. Meanley 1965, Clergeau and Quenot 2007) ou encore de chauves-souris (e.g. Brigham 1991, Lausen and Barclay 2002). Son rôle est encore méconnu mais deux phénomènes sont couramment évoqués. Tout d'abord, le regroupement d'individus permettrait des échanges sociaux (Ward and Zahavi 1973, Clergeau 1993), notamment la formation de couples (l'équivalent des leks pour les espèces territoriales) et la synchronisation des cycles de reproduction. Ensuite, la formation de dortoirs réduirait la pression de prédation. Cette hypothèse peut paraître paradoxale, la présence de 2000 oiseaux verts sur un arbre ayant, aux premiers abords, un effet plutôt attractif sur les prédateurs. Cependant, la théorie formulée par Lima (1995) et nommée '*many eyes hypothesis*' (Lima 1995, 1996), corroborée par la suite par l'*individual risk hypothesis* (Roberts 1996) et par la *safer together hypothesis* (e.g. Goodenough et al. 2017), se base sur l'hypothèse que la vigilance est un processus coûteux en énergie, et prédit que la probabilité d'être prédaté sera plus faible et la détection des prédateurs plus efficace à mesure que la taille du groupe d'individus augmente. Cette détection peut également être augmentée par le degré d'illumination des dortoirs, comme suggéré par Daoud-Opit et Jones (2017) pour expliquer le choix des dortoirs les plus éclairés par le Lorique arc-en-ciel. Cette caractéristique ne semble cependant pas commune à tous les dortoirs au sein des espèces d'oiseaux. Les travaux de Clergeau et Quenot (2007) sur l'Étourneau sansonnet en France ont notamment montré que l'éclairage ne constitue pas la première variable déterminant la localisation de ses dortoirs. Mieux



documentées au niveau de leur impact physiologique sur les individus, les conséquences de la présence de lumières artificielles sur le rythme circadien, la phénologie ou encore la sélection de l'habitat sont encore peu connues. Une meilleure visibilité des prédateurs, un allongement de la période d'activité ou même un début de reproduction plus tôt dans l'année (voir par exemple Dominoni et al. 2013) sont autant d'hypothèses qu'il conviendrait de tester pour expliquer cette attraction des lumières sur la Perruche à collier, mais également sur les autres espèces animales urbaines. L'omniprésence des lumières en milieux anthropisés est rarement prise en compte dans l'étude des facteurs pouvant influencer le succès des espèces exotiques en ville. En mettant en lumière leur importance dans la sélection de l'habitat de la Perruche à collier, les résultats et hypothèses formulés ici ouvrent la voie à de futures recherches en écologie urbaine des invasions.

## De l'importance de la prise en compte du comportement agonistique

---

### Dans le processus d'invasion

Dans le cas de la Perruche à collier, l'exposition aux prédateurs due à sa sélection des sites les plus éclairés pourraient être compensée par un trait comportemental étudié dans cette thèse : l'agressivité. En plus de lui permettre un accès privilégié aux ressources, phénomène discuté plus loin, nos résultats ont permis de montrer le comportement agonistique de cette espèce (**Chapitre 5**). Plusieurs auteurs ont relaté de manière anecdotique la tendance de cette perruche à exprimer un comportement agressif aux abords de ces sites de nidification (voir **Article 5** pour plus de détails). Nos résultats montrent qu'indépendamment du nombre d'individus impliqués, la Perruche à collier tend à initier les 'combats' et sort 'victorieuse' dans leur majorité. Des observations similaires ont été faites en Espagne dans le cadre d'une étude menée par Hernández-Brito et al. (2014), à l'exception toutefois d'une initiation des combats par la perruche plus faible à mesure que la taille de l'adversaire augmente. Le comportement agonistique, et son impact sur les espèces natives, a été étudié chez d'autres espèces animales. C'est le cas notamment du Martin triste *Acridotheres tristis*, largement introduit dans de nombreuses régions du globe. Au Canada, en Australie ou encore sur l'île de Tahiti, cette espèce montre un comportement d'agressivité envers les prédateurs potentiels mais également envers les compétiteurs natifs (Blanvillain et al. 2003, Fitzsimons 2006, Haythorpe et al. 2012). Les oiseaux ne sont pas les seuls organismes à exprimer ce comportement. Des espèces aquatiques aux arthropodes terrestres, le comportement d'agressivité (ou tout du moins 'querelleur') est aujourd'hui suggéré comme déterminant dans l'aptitude des espèces à devenir envahissante (e.g. Holway and Suarez 1999, Weis 2010, Drescher et al. 2011, Almeida et al. 2014).



## Dans l'évaluation des impacts sur les espèces natives

Les résultats de l'étude éthologique menée pourraient cependant n'être qu'une sous-estimation du réel impact exercé sur la communauté native par la Perruche à collier (**Chapitre 5**). Le protocole mis en place dans le cadre de cette étude impliquait en effet une ressource alimentaire illimitée et anthropogénique. En dehors de ces conditions expérimentales, cette situation est peu probable. Par sa compétitivité supérieure, exprimée par un comportement agressif mais également par une monopolisation passive des ressources, la Perruche à collier pourrait impacter la survie à long terme des populations natives. Ce que nous avons appelé la stratégie *wait-and-see* des espèces les plus petites pourrait, sans trop d'anthropomorphisme, être appelée de la peur (forme d'évitement définie ici comme une connaissance du risque d'être affecté physiquement). Cette peur peut influencer les mouvements des organismes, leur patrons d'activité spatio-temporels et de ce fait la structure des communautés (Amarasekare 2002).

Si les effets du nourrissage restent controversés, d'autres ressources exogènes spécifiques aux milieux anthropisés peuvent avoir un impact positif sur les espèces natives, en particulier la végétation exotique. En effet, la structure et la composition de la végétation représente un des facteurs les plus importants pour les communautés urbaines d'oiseaux (e.g. Orłowski et al. 2008). Les milieux urbains se caractérisent par une richesse végétale plus élevée en comparaison des milieux adjacents mais aussi par une plus grande abondance des espèces exotiques de plantes (Luck and Smallbone 2010). Tandis que des études ont montré la corrélation positive entre végétation native et oiseaux natifs (e.g. Daniels and Kirkpatrick 2006), d'autres suggèrent un impact positif de l'augmentation de la richesse végétale, indépendamment de leur statut, sur la communauté native et en particulier sur les insectivores (Husté and Boulinier 2007). Les espèces végétales exotiques attirent, en général, une richesse spécifique en insectes moins élevée que les espèces végétales natives (e.g. Rosenberg et al. 1987). En revanche, leur abondance y serait équivalente à la végétation native (Smith et al. 2006, Perre et al. 2011). Les plantes exotiques en milieux urbains pourraient ainsi constituer un support de ressources alimentaires important pour les oiseaux insectivores. Nous avons vu que la présence de végétation exotique est également déterminante dans la sélection de l'habitat de la Perruche à collier (dans un rayon de 1 km, **Chapitre 4**). Cette perruche n'est pas la seule EEE à exploiter ces ressources spécifiques aux milieux anthropisés. C'est le cas notamment du Bulbul Orphée *Pycnonotus jocosus* introduit sur l'île de la Réunion et pour lequel les plantes exotiques (envahissantes) semblent fournir une ressource alimentaire abondante au fil des saisons (Mandon-Dalger et al. 2004). Nous avons émis l'hypothèse que les espèces végétales exotiques représentaient une opportunité de ressource pour la Perruche à collier, les espèces natives n'ayant pas eu le temps ou les adaptations nécessaires pour exploiter ces végétaux. Si cela peut être vrai pour les éléments fruitiers ou même pour les graines (un chevauchement éventuel de niche trophique restant toutefois à étudier), les invertébrés supportés par ces plantes pourraient cependant



constituer une ressource importante pour les insectivores natifs. C'est le cas par exemple des mésanges *Parus* sp. dont l'intégrité physiologique des poussins et le succès à l'envol dépendent de cette ressource (e.g. Naef-Daenzer and Keller 1999). Ainsi, les résultats des modèles de distribution, en relation avec les résultats de l'étude éthologique, pourraient impliquer un phénomène de compétition entre espèces natives et la Perruche à collier. Par sa compétitivité supérieure, l'espèce pourrait limiter l'accès des espèces natives aux plantes exotiques et, de manière indirecte, avoir un impact sur la survie des populations. De ce fait, des études sont nécessaires afin de prendre en compte l'effet du comportement de cette espèce sur le comportement de prise alimentaire des oiseaux natifs en conditions naturelles, sur d'autres ressources que les mangeoires.

## Une flexibilité écologique échelle-dépendante

---

### Une espèce opportuniste à l'échelle du micro-habitat...

Si l'agressivité de l'espèce semble lui conférer une protection contre les prédateurs et un avantage compétitif sur les espèces natives, sa flexibilité comportementale pourrait lui permettre de pallier à la rareté des cavités en milieux urbains. Nos résultats montrent en effet que l'espèce possède une large amplitude de niche à l'échelle du micro-habitat (**Chapitre 3**). Malgré l'apparente préférence des couples nicheurs pour certaines essences d'arbres, en particulier les platanes, l'analyse menée sur Marseille suggère que la Perruche à collier agit de manière opportuniste. En effet, aucune différence significative n'a été trouvée entre les cavités occupées et les cavités aléatoires. A l'échelle de la cavité, l'espèce n'exprime pas de préférences (e.g. hauteur, orientation, etc), comme cela peut être le cas chez d'autres espèces cavernicoles (e.g. Lumsden 1986, Hooge et al. 1999). Si le caractère opportuniste de l'espèce est ici suggéré, un autre processus est toutefois à envisager, l'influence de l'environnement natal. L'imprégnation environnementale (*habitat imprinting*) est définie comme l'influence de certaines composantes de l'environnement natal sur les préférences futures d'un individu (Davis and Stamps 2004). En milieu urbain, ce mécanisme a par exemple été suggéré pour expliquer les préférences des faucons pèlerins pour les structures bâties (Faccio et al. 2013). Ce phénomène, pour lequel les connaissances restent toutefois limitées, pourrait expliquer la tendance des perruches à collier à sélectionner préférentiellement une essence d'arbre au sein de chacune de ces populations. La disponibilité des cavités en milieux urbains est généralement acceptée comme un des principaux facteurs limitant les populations de cavernicoles (Newton 1994, 1998). Cette disponibilité conditionne également les populations de Psittacidés (Baptista et al. 1997), dont les membres sont souvent des cavernicoles secondaires par nécessité (Forshaw 2010). Le déclin local de nombreuses populations de Psittacidés au sein d'habitats *a priori* favorables a directement été corrélé à la perte de cette ressource (Beissinger and Snyder 1992). La flexibilité comportementale de la Perruche à collier quant aux cavités pourrait donc permettre à ses populations de croître sans limitations



de cette ressource vitale. Dans le cas de la population établie sur Marseille, un facteur pourrait toutefois augmenter la compétition pour les cavités.

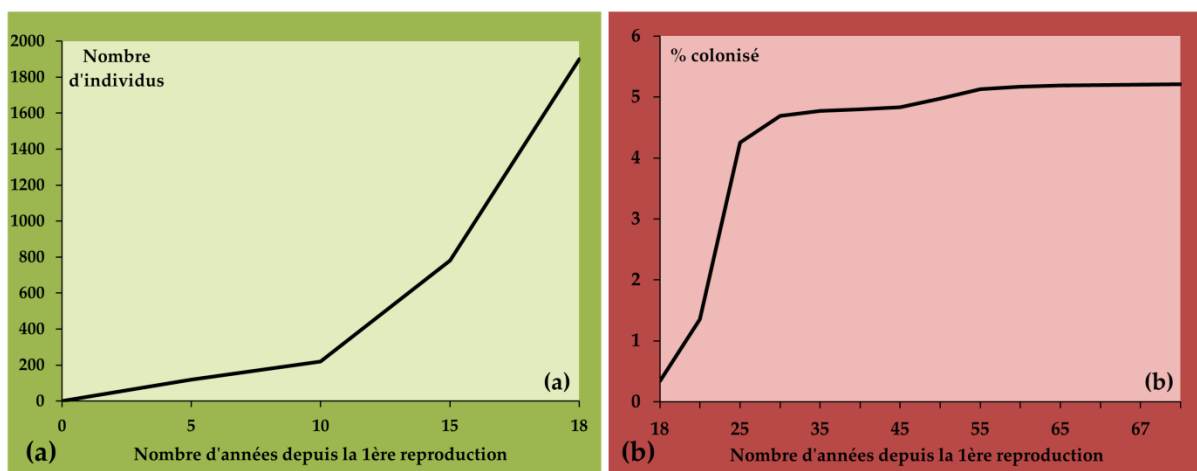
En effet, la présence et la propagation du champignon *Ceratocystis platani*, responsable de la maladie du chancre doré du platane, a entraîné le lancement d'une campagne d'abattage des arbres touchés à l'échelle de la ville. Les platanes sont remplacés par des arbres plus jeunes d'essences différentes telles que le Micocoulier de Provence, qui est désormais largement représenté sur la ville, en particulier sur les alignements de rue. Dans un milieu sous l'influence du climat méditerranéen, où la végétation est dominée par les conifères et les buissons de garrigues, le remplacement de vieux platanes et la suppression des cavités qu'ils abritent pourraient avoir des conséquences sur la communauté de cavernicoles. La limitation de cette ressource pourrait, dans les années à venir, augmenter l'intensité de la compétition entre les espèces natives (e.g. choucas, étourneaux, etc) et la Perruche à collier. De plus, une étude préliminaire menée sur la ville suggère une concentration spatiale de la ressource en cavités (Le Louarn, données non publiées). Les différences spatiales constatées au sein de la guilda des cavernicoles à l'échelle de la ville pourrait être expliquée par la *resource-matching rule* (Parker 1978), hypothèse qui prédit une augmentation de la densité d'individus proportionnellement à la disponibilité des ressources. Cependant, d'autres facteurs sont à considérer, comme par exemple l'attraction de la Perruche sur les espèces natives évoquées précédemment. La poursuite de cette étude pourrait permettre de quantifier l'impact de la Perruche à collier sur les oiseaux cavernicoles natifs.

### ...mais une espèce spécialiste à l'échelle du macro-habitat

Si l'espèce présente une flexibilité à l'échelle du micro-habitat, nos résultats montrent en revanche une spécialisation à l'échelle du macro-habitat (**Chapitres 3 et 4**). En comparant la sélection et la disponibilité des différents types d'habitats urbains, les analyses conduites ont permis de déterminer les préférences écologiques de l'espèce. De plus, l'utilisation d'une nomenclature des habitats commune a permis de comparer la sélection de l'habitat de deux populations d'âges différents dans des contextes géographiques différents (**Chapitre 3**). Il en ressort ainsi une nette spécialisation de la Perruche à collier pour les espaces verts urbains (e.g. parcs urbains) situés en zone suburbaine, indépendamment du contexte géographique et de l'âge de la population. Des études menées en Belgique ont montré une préférence de la Perruche à collier pour les zones de forêts urbaines, les auteurs suggérant une disponibilité plus élevée des cavités dans ces milieux (Strubbe and Matthysen 2007, 2009a). Nos résultats montrent que, dans un contexte climatique similaire, les zones forestières sont évitées au profit des parcs urbains. Cependant, l'absence d'une nomenclature et d'une résolution spatiale commune entre ces études ne permet pas d'évaluer d'éventuelles différences dans la structure de la végétation entre ces deux contextes urbains. Les populations étudiées dans cette thèse présentent toutefois des similarités avec les autres populations européennes. De



manière générale, la Perruche à collier tend à éviter les zones agricoles et les milieux plus naturels dans son aire d'introduction, contrairement aux populations dans l'aire d'origine (Khan et al. 2004, Strubbe and Matthysen 2007, Waseem et al. 2015). La densité relativement faible des populations (comparée aux zones natives) et l'exploitation de ressources abondantes (i.e. mangeoires, espèces végétales exotiques) pourraient expliquer la restriction spatiale de l'espèce en zone urbaine. Toutefois, la croissance des populations pourrait entraîner, dans les années à venir, une propagation des individus dans des zones plus périphériques afin d'exploiter les ressources agricoles. En effet, sur la ville de Marseille, les modèles dynamiques de distribution montrent que l'ensemble des habitats favorables seront colonisés dans moins d'une décennie (**Chapitre 4**, Figure 24b).



**Figure 24** : Etat des populations de perruches à collier *Psittacula krameri* sur la ville de Marseille et prédiction de la colonisation future (a) Evolution de l'effectif depuis la date de première reproduction connue (1998), (b) Prédiction de la colonisation exprimée en pourcentage de cellules de 50 m de résolution colonisées.

## Prédire la distribution future

Depuis les deux dernières décennies, les modèles de distribution d'espèces ont largement contribué à la compréhension des relations entre les organismes et leur environnement, et ont permis d'appréhender la distribution potentielle future des espèces face aux changements globaux (Guisan and Zimmermann 2000, Franklin 2010). Leur utilisation dans le cas de l'étude des **espèces envahissantes** présente cependant une limite majeure. Par définition, ces modèles assument l'équilibre entre les espèces et leur environnement, sous-tendant que l'ensemble des habitats favorables a été colonisé. De ce fait, la capacité de dispersion des individus ne constitue pas un facteur limitant (Jeschke and Strayer 2008). Dans le cas des espèces envahissantes, ce postulat n'est généralement pas respecté. En effet, les individus peuvent être absents de certains sites, non pas en raison de leur faible qualité, mais du fait de contraintes temporelles et de contraintes liées à la capacité



de dispersion des organismes (Higgins et al. 1999, Araújo and Pearson 2005, Václavík and Meentemeyer 2012). Une approche dynamique de la relation espèces/environnement apparaît ainsi nécessaire. La prise en compte de la capacité de dispersion des organismes permet de modéliser non plus les habitats favorables, mais les habitats potentiellement colonisables, rendant ainsi plus réaliste les prédictions (**Chapitre 4, Article 4**).

### De l'importance des variables prédictives

Une des principales limites aux études écologiques concerne la disponibilité des données. Dans le cas des populations animales, l'acquisition des données écologiques (variable réponse) peut s'avérer particulièrement chronophage. L'acquisition des données spatiales (variables prédictives) se confronte aux organismes éditeurs et à l'objectif pour lequel les bases ont été créées. De manière générale, la disponibilité, la pertinence et les sources des données environnementales ont reçu une bien moindre attention que d'autres aspects de l'utilisation des modèles de distribution d'espèces (Franklin 2010). A l'échelle locale notamment, les données existantes peuvent s'avérer obsolètes ou non pertinentes pour l'objectif de l'étude et l'espèce cible. Une approche interdisciplinaire apparaît ainsi favorable (et parfois nécessaire) dans l'écologie spatiale. Les nouveaux outils de traitement de l'information spatiale, comme les méthodes de télédétection, permettent un gain de temps et d'information. Très tôt, Lees et Ritman (1991) ont suggéré l'importance de la télédétection dans les prédictions de la distribution spatiale des espèces. Une étude a montré que, comparées à des données acquises sur le terrain longtemps considéré comme plus fiables, les variables environnementales dérivées de la télédétection ne diminuaient pas (voire augmentaient légèrement) la précision des modèles de distribution (Newton-Cross et al. 2007). Combinées à des bases de données existantes, l'utilisation des variables 'télédétectées' a par exemple permis une grande précision dans la cartographie des assemblages de plantes il y a plus de 30 ans (Hoffer 1975, Strahler 1981) Précautionneusement utilisées, ces variables peuvent également constituer des proxies pour les variables les plus difficiles à quantifier, comme ce fut le cas ici pour les cavités de nidification et les ressources anthropogéniques (**Chapitre 4, Article 4**). Lorsque l'information satellitaire est traitée de manière multi-temporelle, elle peut permettre de visualiser les changements structurels des systèmes étudiés et améliorer la compréhension des patrons spatio-temporels des espèces. Par exemple, une série temporelle d'indices de végétation a été utilisée pour générer une carte d'habitat 'temporellement favorable' à l'Outarde canepetière *Tetrax tetrax* en Espagne (Osborne and Suárez-Seoane 2007).

Dans le cadre de cette thèse, le traitement de l'information satellitaire multi-temporelle a permis d'extraire exhaustivement les arbres préférentiellement utilisés par la Perruche à collier pour nicher à l'échelle d'une métropole (**Chapitre 4, Article 3**). La méthodologie adoptée a également permis d'extraire d'autres variables comme les bâtiments ou encore les milieux herbacés qui, combinées à des données issues d'organismes éditeurs,



ont permis une modélisation dynamique de la distribution des espèces étudiées. Les processus à l'échelle locale étant ici susceptibles de dépendre d'éléments ponctuels comme la présence de vieux arbres, il est nécessaire de poursuivre le traitement des images satellites afin d'en tirer une information plus détaillée. Dans le cas de la ville de Marseille, où la structure et la distribution de la végétation est soumise à de nombreux changements, une cartographie annuelle pourrait en effet permettre d'appréhender la réponse spatiale de la Perruche à collier à la diminution des cavités. De plus, l'extraction des vieux arbres, en tant que proxy de la ressource en cavités, permettrait une prise en compte plus détaillée de cette variable dans les modèles de distribution.

### Quand on arrive en ville

Les espèces exotiques ne sont pas les seules à proliférer en milieux urbains. Certaines espèces natives colonisent les villes par un processus naturel et semblent y trouver de quoi subsister et proliférer. Parmi les exemples les plus étudiés, on peut citer la Pie bavarde, le Merle noir *Turdus merula* ou encore le Renard roux *Vulpes vulpes* (Luniak 2004). Dans le cadre de cette thèse, le Choucas des tours a été choisi pour plusieurs raisons. Tout d'abord, l'espèce présente de nombreuses similarités avec la Perruche à collier. Ces espèces sont toutes deux cavernicoles, sédentaires et les deux sexes sont monochromatiques. Ces traits ont été suggérés comme déterminants dans le succès des espèces envahissantes (McLain et al. 1995, Veltman et al. 1996, Miller et al. 2003), et en particulier en milieu urbain (Sol et al. 2017). Sur la ville de Marseille, les populations de perruches et de choucas présentent une histoire similaire, la Perruche à collier ayant été introduite dans les années 1990, décennie durant laquelle les premiers choucas des tours semblent avoir colonisé la partie urbanisée de la ville (Barthélemy 2015b). Ces similarités représentaient donc un avantage dans l'étude de ces deux populations **en voie d'expansion** sur la ville de Marseille (**Chapitre 4, Article 4**). Sur la base de leur statut d'origine (exotique et native), nous avons alors émis l'hypothèse que la distribution du Choucas des tours serait fortement influencée, dans le temps et dans l'espace, par des variables relatives à son habitat rural d'origine et la distribution de la Perruche à collier par des composantes spécifiques aux milieux urbains. Si cette hypothèse a été validée pour la perruche, les modèles montrent cependant une réponse différente du choucas au gradient urbain. En nichant dans les zones densément bâties, les populations urbaines de choucas présentent des exigences écologiques très différentes des populations rurales. Si les cavités dans les bâtiments peuvent présenter des analogies avec les crevasses des grandes falaises, les ressources alimentaires environnantes y sont toutefois distinctes. Comme suggéré par Meyrier et al. (2017), la grande disponibilité des cavités dans les bâtiments pourraient attirer les espèces cavernicoles dans les zones les plus urbanisées. De plus, l'abondance de ressources alimentaires (e.g. déchets, mangeoires) pourrait induire le maintien des populations dans ces zones, et en particulier les espèces qui, à l'image du choucas, présente un régime omnivore et opportuniste (Beissinger and Osborne 1982, Jokimäki and Suhonen 1998). Cependant, la faible qualité nutritionnelle de ces ressources





peut à long terme affecter la condition physiologique des individus et leur succès reproducteur, la ville agissant ainsi comme un piège écologique (Sumasgutner et al. 2014, mais voir Stracey and Robinson 2012). Ce concept de piège écologique décrit le processus par lequel les individus vont préférentiellement choisir un habitat de moindre qualité malgré la disponibilité d'habitats de meilleure qualité (Donovan and Thompson 2001). Dans le cas de la population de choucas présente sur Marseille, le piège urbain agirait comme un puits tandis que les massifs alentours, milieu d'origine de l'espèce, agirait comme une source. La théorie des métapopulations pourraient, dans ce cas, apporter le cadre théorique nécessaire à l'évaluation des effets d'un apport d'individus extérieurs sur la survie à long terme des populations urbaines.

Dans le cas de la Perruche à collier, ce cas de figure est peu probable, les populations étant strictement urbaines sur la ville de Marseille (comme dans la majorité des zones d'introduction de l'espèce). Cependant, la capacité des milieux pourrait rapidement entraîner une diffusion de l'espèce à la périphérie de la ville. En effet, les simulations de colonisation réalisées montrent une saturation rapide de l'ensemble des habitats favorables (Figure 24b). Dans la décennie à venir, la Perruche à collier pourrait avoir colonisé l'ensemble des zones satisfaisant ces exigences écologiques actuelles. Suite à une période de forte croissance, on peut donc s'attendre à une stabilisation des effectifs. En écologie des invasions, cette période de décélération suivie d'une stabilisation a largement été montrée pour de nombreuses espèces envahissantes et trouve généralement ses causes dans l'atteinte de la capacité maximale du milieu d'introduction. Conforme à cette hypothèse, nos résultats mettent ici en évidence la nécessité de prendre en compte le stade d'invasion des espèces dans les modèles de distribution. Aujourd'hui restreinte aux zones suburbaines, on peut se poser la question si, dans les années à venir, la Perruche à collier pourrait coloniser de nouvelles zones. Observés chez d'autres EEE (Able and Belthoff 1998, Stockwell et al. 2003), ces changements évolutifs rapides pourraient permettre à l'espèce de coloniser de nouveaux milieux comme les zones agricoles ou les centres des villes. Dans les années à venir, si aucune mesure de gestion n'est entreprise, un impact économique de la Perruche à collier est ainsi attendu. De plus, à l'instar de l'Espagne, qui a interdit commerces et détentions de l'espèce, des mesures d'interdictions se doivent d'être entreprises dans les pays européens d'occurrence de l'espèce. En effet, les introductions ponctuelles d'individus augmentent la diversité génétique des populations et induisent une probabilité plus élevée d'adaptation à de nouveaux habitats et de nouvelles conditions environnementales (Gilchrist and Lee 2007, Facon et al. 2008).

## Conclusion

---

A l'issue de ce travail de thèse, de nombreuses questions et perspectives de recherche émergent. Trop rares sont encore les études menées sur les impacts de cette espèce si



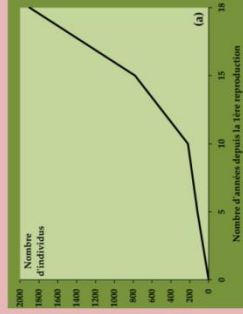
particulière qu'est la Perruche à collier. L'intelligence et d'autres traits biologiques de cette espèce, urbaine par essence, sont susceptibles d'avoir une influence sur son succès. L'intensité sonore de son cri, par exemple, pourrait constituer un avantage dans des environnements aussi bruyants que les villes. Qui a entendu le cri de la Perruche à collier peut se poser la question, tout comme son impact sur les espèces natives. Cependant, l'acoustique est une science relativement jeune tout comme l'étude de la fonction sociale des vocalises des Psittacidés (Snowdon and Hausberger 2005, Bolhuis et al. 2013). L'écologie sociale pourrait également mettre en lumière les relations d'apprentissage et d'imprégnation au milieu urbain des générations post-introduction, l'intelligence élevée des Psittacidés étant, tout comme celle des Corvidés, susceptible de jouer un rôle dans leur distribution future. L'éthologie ouvre la voie à l'intégration des traits comportementaux dans l'écologie des invasions, aux avantages compétitifs qu'ils peuvent conférer aux espèces exotiques mais également aux impacts positifs qu'ils peuvent avoir sur la communauté native (e.g. Sol and Lefebvre 2000). Véritable enjeu sociétal et écologique, l'étude des espèces exotiques envahissantes et des raisons de leur succès se doivent d'être interdisciplinaire et objective, prenant en compte les processus inhérents et les caractéristiques spécifiques à chaque population étudiée.



**Quels facteurs sont susceptibles de prédire l'aptitude d'une espèce à devenir envahissante ?  
Le cas de la Perruche à collier *Psittacula krameri* en milieu urbain**

**Processus**

- Croissance exponentielle des populations
- Flexibilité dans le choix du micro-habitat
- Spécialiste des espaces verts urbains



- Généraliste à l'échelle du micro-habitat
- Spécialiste à l'échelle du macro-habitat

**Perspectives de recherche**

Doit-on s'attendre à une stabilisation des effectifs dans les années à venir ?  
La saturation des milieux favorables induira-t-elle une augmentation de la compétition pour les ressources ?

- Sites les plus lumineux
- Sites proches des espèces végétales exotiques



Adaptation - Exploitation des ressources anthropogéniques en milieu urbain

Le choix des sites les plus éclairés représente-t-il un mécanisme anti-prédateur ? Ou permet-il un prolongement de la durée d'activité journalière ?  
Les espèces végétales exotiques sont-elles vraiment une ressource vacante en milieux urbains ?

- La plus abondante sur les ressources
- Comportement agonistique
- Monopolisation passive des ressources (indépendamment du nombre d'individus)



- Adaptation - Exploitation des ressources anthropogéniques en milieu urbain
- Compétitivité supérieure
- Impacts négatifs sur le comportement des espèces natives

Quel est l'impact du comportement agonistique de la Perruche à collier sur la disponibilité des ressources naturelles pour les espèces natives ?

Chapitres 2 et 3

Chapitres 3 et 4

Chapitre 5



## Bibliographie

---

- Aarts, G. et al. 2008. Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. - *Ecography* 31: 140–160.
- Able, K. P. and Belthoff, J. R. 1998. Rapid “evolution” of migratory behaviour in the introduced house finch of eastern North America. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 265: 2063–2071.
- Alberti, M. et al. 2001. Quantifying the urban gradient: Linking urban planning and ecology. - In: Marzluff, J. M. et al. (eds), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer, Boston, MA, pp. 89–115.
- Alcaraz, C. et al. 2005. Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. - *Divers. Distrib.* 11: 289–298.
- Ali, S. and Ripley, S. D. 1982. *Handbook of the Birds of India and Pakistan: Together with Those of Bangladesh, Nepal, Bhutan and Sri Lanka*. - Oxford University Press.
- Allen, T. F. H. and Starr, T. B. 1982. *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. - University of Chicago Press.
- Almeida, D. et al. 2014. Interspecific Aggressive Behaviour of Invasive Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Iberian Fresh Waters. - *PLOS ONE* 9: e88038.
- Amarasekare, P. 2002. Interference competition and species coexistence. - *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269: 2541–2550.
- Amiel, J. J. et al. 2011. Smart Moves: Effects of Relative Brain Size on Establishment Success of Invasive Amphibians and Reptiles. - *PLOS ONE* 6: e18277.
- Anderson, A. 2009. The rat and the octopus: initial human colonization and the prehistoric introduction of domestic animals to Remote Oceania. - *Biol. Invasions* 11: 1503–1519.
- Angel, S. et al. 2011. The dimensions of global urban expansion: Estimates and projections for all countries, 2000–2050. - *Prog. Plan.* 75: 53–107.
- Araújo, M. B. and Pearson, R. G. 2005. Equilibrium of species’ distributions with climate. - *Ecography* 28: 693–695.
- Armstrong, R. A. and McGehee, R. 1980. Competitive Exclusion. - *Am. Nat.* 115: 151–170.
- Arnfield, A. J. 2003. Two decades of urban climate research: a review of turbulence, exchanges of energy and water, and the urban heat island. - *Int. J. Climatol.* 23: 1–26.
- Aronson, M. F. J. et al. 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281: 20133330.



- Arora, K. S. et al. 2012. Effect of LPC Based Synthesis on the Vocal Calls of Indian Ringneck and African Grey Species of Parrots. - Int. J. Adv. Res. Electr. Electron. Instrum. Energy 1: 237–244.
- ARPE 2012. Provence-Alpes-Côte d'Azur : Le baromètre de la nature 2012. - Terre Sauvage: 1–16.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. - Ecol. Model. 157: 101–118.
- Bakken, L. E. and Bakken, G. S. 1977. American Redstart feeding by artificial light. - The Auk: 373–374.
- Baptista, L. F. et al. 1997. Family Psittacidae (Parrots). - In: Hoyo, J. del et al. (eds), Handbook of the Birds of the World. Volume 4: Sandgrouse to Cuckoos. Lynx Edicions, pp. 280–477.
- Barea, L. P. 2012. Habitat influences on nest-site selection by the Painted Honeyeater (*Grantiella picta*): do food resources matter? - Emu 112: 39–45.
- Barker, J. S. F. 2009. Defining Fitness in Natural and Domesticated Populations. - In: van der Werf, J. et al. (eds), Adaptation and Fitness in Animal Populations. Springer, Dordrecht, pp. 3–14.
- Barthélemy, E. 2015a. Perruche à collier. - In: Barthélemy, E. (ed), Atlas des oiseaux nicheurs de Marseille. Delachaux et Niestlé, pp. 82–83.
- Barthélemy, E. 2015b. Atlas des oiseaux nicheurs de Marseille. - Delachaux et Niestlé.
- Beissinger, S. R. and Osborne, D. R. 1982. Effects of Urbanization on Avian Community Organization. - The Condor 84: 75–83.
- Beissinger, S. R. and Snyder, N. F. R. 1992. New World Parrots in Crisis: Solutions from Conservation Biology. - Smithsonian.
- Bellehumeur, C. and Legendre, P. 1998. Multiscale sources of variation in ecological variables: modeling spatial dispersion, elaborating sampling designs. - Landsc. Ecol. 13: 15–25.
- Bendjoudi, D. et al. 2013. Bird species diversity the Mitidja plain (northern Algeria) with emphasis on the dynamics of invasive and expanding species. - Acrocephalus: 13–26.
- Bergier, P. and Franchimont, J. 2015. Les oiseaux rares au Maroc. - Go-South Bull: 1–23.
- Bergin, T. M. 1992. Habitat Selection by the Western Kingbird in Western Nebraska: A Hierarchical Analysis. - The Condor 94: 903–911.



- Berthier, A. et al. 2017. De la belle exotique à la belle invasive : perceptions et appréciations de la Perruche à collier (*Psittacula krameri*) dans la métropole parisienne. - Ann. Géographie: 408–434.
- Bichet, C. et al. 2013. Urbanization, Trace Metal Pollution, and Malaria Prevalence in the House Sparrow. - PLOS ONE 8: e53866.
- BirdLife International 2017a. Bird species distribution maps of the world.
- BirdLife International 2017b. Species factsheet: *Psittacula krameri*.
- Blackburn, T. M. and Duncan, R. P. 2001a. Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. - J. Biogeogr. 28: 927–939.
- Blackburn, T. M. and Duncan, R. P. 2001b. Determinants of establishment success in introduced birds. - Nature 414: 195–197.
- Blackburn, T. M. et al. 2004. The influence of spatial resolution on macroecological patterns of range size variation: a case study using parrots (Aves: Psittaciformes) of the world. - J. Biogeogr. 31: 285–293.
- Blackburn, T. M. et al. 2009. Avian Invasions: The Ecology and Evolution of Exotic Birds. - Oxford University Press.
- Blackburn, T. M. et al. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. - Trends Ecol. Evol. 26: 333–339.
- Blair, R. B. 1996. Land Use and Avian Species Diversity Along an Urban Gradient. - Ecol. Appl. 6: 506–519.
- Blanvillain, C. et al. 2003. Impact of introduced birds on the recovery of the Tahiti Flycatcher (*Pomarea nigra*), a critically endangered forest bird of Tahiti. - Biol. Conserv. 109: 197–205.
- Block, W. M. and Brennan, L. A. 1993. The Habitat Concept in Ornithology. - In: Power, D. M. (ed), Current Ornithology. Springer US, pp. 35–91.
- Blondel, J. 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. - Dunod.
- Blossey, B. and Notzold, R. 1995. Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. - J. Ecol. 83: 887–889.
- Blumstein, D. T. et al. 2006. Effect of predation risk on the presence and persistence of yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) colonies. - J. Zool. 270: 132–138.
- Bolhuis, J. J. et al. 2013. Birdsong, Speech, and Language: Exploring the Evolution of Mind and Brain. - MIT Press.



- Bonier, F. et al. 2007. Urban birds have broader environmental tolerance. - Biol. Lett. 3: 670–673.
- Bossard, M. et al. 2000. CORINE land cover technical guide – Addendum 2000.
- Bourgeois, K. et al. 2004. Extreme invasional meltdown: multi-trophic interactions catalyse Mediterranean island invasions. - Proceeding 10th MEDECOS Conf.
- Braun, M. P. 2009. Die Bestandssituation des Halsbandsittichs *Psittacula krameri* in der Rhein-Neckar-Region (Baden-Württemberg, Rheinland-Pfalz, Hessen), 1962–2008, im Kontext der gesamteuropäischen Verbreitung. - Vogelwelt 130: 77–89.
- Brazil, M. 2009. Birds of East Asia. - Christopher Helm Publishers Ltd.
- Brigham, R. M. 1991. Flexibility in foraging and roosting behaviour by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). - Can. J. Zool. 69: 117–121.
- Brouwer, K. et al. 2000. Longevity records for Psittaciformes in captivity. - Int. Zoo Yearb. 37: 299–316.
- Brown, J. H. and Kodric-Brown, A. 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. - Ecology 58: 445–449.
- Brown, J. H. and Sax, D. F. 2004. An Essay on Some Topics Concerning Invasive Species. - Austral Ecol. 29: 530–536.
- Brown, J. H. and Sax, D. F. 2005. Biological invasions and scientific objectivity: Reply to Cassey et al. (2005). - Austral Ecol. 30: 481–483.
- Brumm, H. and Zollinger, S. A. 2011. The evolution of the Lombard effect: 100 years of psychoacoustic research. - Behaviour 148: 1173–1198.
- Butler, C. J. 2003. Population biology of the introduced Rose-ringed Parakeet *Psittacula krameri* in the UK. - PhD thesis - University of Oxford.
- Butler, C. J. et al. 2013. The breeding biology of Rose-ringed Parakeets *Psittacula krameri* in England during a period of rapid population expansion. - Bird Study 60: 527–532.
- Büttner, G. et al. 2004. The CORINE land cover 2000 project. - EARSel EProceedings 3: 331–346.
- Byrkjedal, I. et al. 2012. Do passerine birds utilise artificial light to prolong their diurnal activity during winter at northern latitudes? - Ornis Nor. 35: 37–42.
- Cabe, P. R. 1993. European Starling (*Sturnus vulgaris*). - In: Poole, A. and Gill, F. (eds), Birds of North America. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. in press.



- Cabezas, S. et al. 2013. Differences in acute stress responses between wild-caught and captive-bred birds: a physiological mechanism contributing to current avian invasions? - *Biol. Invasions* 15: 521–527.
- Cadenasso, M. L. et al. 2007. Spatial Heterogeneity in Urban Ecosystems: Reconceptualizing Land Cover and a Framework for Classification. - *Front. Ecol. Environ.* 5: 80–88.
- Caltagirone, L. E. and Doult, R. L. 1989. The History of the *Vedalia* Beetle Importation to California and its Impact on the Development of Biological Control. - *Annu. Rev. Entomol.* 34: 1–16.
- Carlton, J. T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. - *Biol. Conserv.* 78: 97–106.
- Caro, T. 2005. *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*. - University of Chicago Press.
- Carrete, M. and Tella, J. 2008. Wild-bird trade and exotic invasions: a new link of conservation concern? - *Front. Ecol. Environ.* 6: 207–211.
- Casagrande, D. G. and Beissinger, S. R. 1997. Evaluation of Four Methods for Estimating Parrot Population Size. - *The Condor* 99: 445–457.
- Case, T. J. 1996. Global patterns in the establishment and distribution of exotic birds. - *Biol. Conserv.* 78: 69–96.
- Case, T. J. and Gilpin, M. E. 1974. Interference Competition and Niche Theory. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 71: 3073–3077.
- Case, T. J. et al. 1994. Invasions and Competitive Displacement among House Geckos in the Tropical Pacific. - *Ecology* 75: 464–477.
- Cassey, P. 2002. Life history and ecology influences establishment success of introduced land birds. - *Biol. J. Linn. Soc.* 76: 465–480.
- Cassey, P. et al. 2004a. Mistakes in the analysis of exotic species establishment: source pool designation and correlates of introduction success among parrots (Aves: Psittaciformes) of the world. - *J. Biogeogr.* 31: 277–284.
- Cassey, P. et al. 2004b. Influences on the transport and establishment of exotic bird species: an analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. - *Glob. Change Biol.* 10: 417–426.
- Cassey, P. et al. 2004c. Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. - *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271: S405–S408.
- CEN PACA 2013. Bilan du programme STOC-EPS en région PACA : tendances, statuts des espèces et les indicateurs de biodiversité pour la période 2001-2012.





- Chace, J. F. and Walsh, J. J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. - *Landsc. Urban Plan.* 74: 46–69.
- Chapple, D. G. et al. 2012. Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? - *Trends Ecol. Evol.* 27: 57–64.
- Chapuis, J.-L. 2005. Répartition en France d'un animal de compagnie naturalisé, le *Tamias* de Sibérie (*Tamias sibiricus*). - *Rev. Ecol. Terre Vie* 60: 239–253.
- Chiron, F. et al. 2009. Human-related processes drive the richness of exotic birds in Europe. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276: 47–53.
- Cinzano, P. et al. 2001. The first world atlas of the artificial night sky brightness. - *Mon. Not. R. Astron. Soc.* 328: 689–707.
- Clergeau, P. 1993. Functions of communal roosting in birds: classical hypothesis and interest of the starling example [Fonctions des dortoirs d'oiseaux: hypothèses historiques et apport du modèle étourneau]. - *Oiseau Rev. Française Ornithol.* 63: 87–105.
- Clergeau, P. 2007. Une écologie du paysage urbain. - Editions Apogée.
- Clergeau, P. 2015. Manifeste pour la ville biodiversitaire. - APOGEE.
- Clergeau, P. and Quenot, F. 2007. Roost selection flexibility of European starlings aids invasion of urban landscape. - *Landsc. Urban Plan.* 80: 56–62.
- Clergeau, P. and Vergnes, A. 2011. Bird feeders may sustain feral Rose-ringed parakeets *Psittacula krameri* in temperate Europe. - *Wildl. Biol.* 17: 248–252.
- Clergeau, P. et al. 1998. Bird Abundance and Diversity along an Urban-Rural Gradient: A Comparative Study between Two Cities on Different Continents. - *The Condor* 100: 413–425.
- Clergeau, P. et al. 2001. Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? - *J. Appl. Ecol.* 38: 1122–1134.
- Clergeau, P. et al. 2004. The precautionary principle and biological invasion: the case of the House Sparrow on the Lesser Antilles. - *Int. J. Pest Manag.* 50: 83–89.
- Clergeau, P. et al. 2009. La perruche à collier *Psittacula krameri* introduite en Ile-de-France : Distribution et régime alimentaire. - *Alauda* 7: 121–132.
- Clergeau, P. et al. 2010. Le profil alimentaire de l'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* introduit en France métropolitaine: espèce généraliste ou spécialiste? - *Rev. Ecol. Terre Vie* 65: 331–342.
- Clergeau, P. et al. 2015. Dynamique de population de la Perruche à collier *Psittacula krameri* en Ile-de-France. - *Alauda* 83: 165–174.



- Cody, M. L. 1985. Habitat selection in birds. - Orlando : Academic Press.
- Cohen, B. 2004. Urban Growth in Developing Countries: A Review of Current Trends and a Caution Regarding Existing Forecasts. - *World Dev.* 32: 23–51.
- Colautti, R. I. et al. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? - *Ecol. Lett.* 7: 721–733.
- Collinge, S. K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. - *Landsc. Urban Plan.* 36: 59–77.
- Comont, R. F. et al. 2014. Escape from parasitism by the invasive alien ladybird, *Harmonia axyridis*. - *Insect Conserv. Divers.* 7: 334–342.
- Conover, M. R. 1992. Ecological approach to managing problems caused by urban Canada geese. - *Proc. - Vertebr. Pest Conf. USA*
- Coreau, A. and Martin, J.-L. 2007. Multi-scale study of bird species distribution and of their response to vegetation change: a Mediterranean example. *Landscape Ecol.* 22: 747-764.
- Cottaz, C. 2016. Stratégie de lutte contre les espèces exotiques envahissantes continentales : Cas de l'avifaune et la mammofaune en région Provence-Alpes-Côte d'Azur.
- Cougill, S. and Marsden, S. J. 2004. Variability in roost size in an Amazona parrot: implications for roost monitoring. - *J. Field Ornithol.* 75: 67–73.
- Cramp, S. and Simmons, K. E. L. 1985. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. - Oxford University Press.
- Cresswell, W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. - *Ibis* 150: 3–17.
- Croci, S. et al. 2007. Geographical range as predictor of spatial expansion of invading birds. - *Biodivers. Conserv.* 16: 511–524.
- Croci, S. et al. 2008. Does Urbanization Filter Birds on the Basis of Their Biological Traits. - *The Condor* 110: 223–240.
- Crooks, J. A. and Soulé, M. E. 1999. Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. - *Invasive Species Biodivers. Manag. Based Pap. Present. Norway United Nations UN Conf. Alien Species 2nd Trondheim Conf. Biodivers. Trondheim Nor.* 1-5 July 1996: 103–125.
- Czajka, C. et al. 2011. Resource Use by Non-Native Ring-Necked Parakeets (*Psittacula krameri*) and Native Starlings (*Sturnus vulgaris*) in Central Europe. - *Open Ornithol. J.* 4: 17–22.
- DAFWA 2007. Animal Pest Alert: Indian Ringneck Parakeet.
- DAISIE 2009. Handbook of Alien Species in Europe. - Springer.



- Daniels, G. D. and Kirkpatrick, J. B. 2006. Does variation in garden characteristics influence the conservation of birds in suburbia? - *Biol. Conserv.* 133: 326–335.
- Daoud-Opit, S. and Jones, D. N. 2017. Guided by the light: Roost choice and behaviour of urban Rainbow Lorikeets (*Trichoglossus haematodus*). - *Eur. J. Ecol.* 2: 72–80.
- Dare, O. K. and Forbes, M. R. 2013. Do invasive bullfrogs in Victoria, British Columbia, Canada, show evidence of parasite release? - *J. Helminthol.* 87: 195–202.
- Davies, N. B. 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): The resident always wins. - *Anim. Behav.* 26, Part 1: 138–147.
- Davies, Z. G. et al. 2009. A national scale inventory of resource provision for biodiversity within domestic gardens. - *Biol. Conserv.* 142: 761–771.
- Davis, J. M. and Stamps, J. A. 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. - *Trends Ecol. Evol.* 19: 411–416.
- De Kroon, G. H. J. 2004. A Comparison of Two European Breeding Habitats of the Water Rail *Rallus aquaticus*. - *Acta Ornithol.* 39: 21–27.
- Detlev, F. and Krause, T. 2003. Biologie und Verbreitung des Halsbandsittichs in Deutschland : Teil 1. - *Papageien*: 163–167.
- Dhindsa, M. S. and Saini, H. K. 1994. Agricultural ornithology: an Indian perspective. - *J. Biosci.* 19: 391.
- Dominoni, D. et al. 2013. Artificial light at night advances avian reproductive physiology. - *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 280: 20123017.
- Donovan, T. M. and Thompson, F. R. 2001. Modeling the ecological trap hypothesis: a habitat and demographic analysis for migrant songbirds. - *Ecol. Appl.* 11: 871–882.
- Drake, J. M. and Lodge, D. M. 2006. Allee Effects, Propagule Pressure and the Probability of Establishment: Risk Analysis for Biological Invasions. - *Biol. Invasions* 8: 365–375.
- Drescher, J. et al. 2011. Interspecific Aggression and Resource Monopolization of the Invasive Ant *Anoplolepis gracilipes* in Malaysian Borneo. - *Biotropica* 43: 93–99.
- Dubois, P. J. and Cugnasse, J. M. 2015. Les populations d'oiseaux allochtones en France en 2014 (3e enquête nationale). - *Ornithos* 22: 78.
- Duchesne, S. 2004. Carnet de Clinique sur les Psittacidés.
- Duncan, R. P. et al. 2003. The Ecology of Bird Introductions. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 71–98.
- Dungan, J. L. et al. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. - *Ecography* 25: 626–640.



- Duvigneaud 1974. La synthèse écologique : populations, communautés, écosystèmes, biosphere, noosphere. - Doin.
- Dyer, E. E. et al. 2017. The Global Distribution and Drivers of Alien Bird Species Richness. - PLOS Biol. 15: e2000942.
- Eason, P. et al. 2009. Status of the exotic Ring-necked Parakeet, *Psittacula krameri*, in Oman. - Zool. Middle East 47: 29–38.
- eBird 2017. eBird Basic Dataset.
- EEA 2006. Urban sprawl in Europe: the ignored challenge (European Environment Agency, Ed.). - European Environment Agency.
- EEA 2014. Mapping guide for a European Urban Atlas.
- Eguchi, K. and Amano, H. E. 2004. Invasive birds in Japan. - Glob. Environ. Res. 8: 29–40.
- Ehrlich, P. 1989. Attributes of invaders and the invading process: vertebrates. - In: Drake, J. A. et al. (eds), Biological invasions, a global perspective. Wiley, Chichester, pp. 315–328.
- Elith, J. and Leathwick, J. R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40: 677–697.
- Elton, C. S. 1958. The Ecology of Invasions by Animals & Plants. - University of Chicago Press.
- Engebretson, M. 2006. The welfare and suitability of parrots as companion animals: a review. - Anim. Welf. 15: 263–276.
- EU 2016. Urban Europe: statistics on cities, towns and suburbs (European Union, Ed.). - Publications Office of the European Union.
- Evans, K. L. 2010. Individual species and urbanisation. - In: Gaston, K. J. (ed), Urban Ecology. Ecological Reviews. Cambridge University Press, pp. 53–87.
- Evans, K. L. et al. 2009. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. - Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 276: 2403–2410.
- Evans, K. L. et al. 2011. What makes an urban bird? - Glob. Change Biol. 17: 32–44.
- Evans, M. R. et al. 2013. Predictive systems ecology. - Proc R Soc B 280: 20131452.
- Faccio, S. D. et al. 2013. Movement Patterns, Natal Dispersal, and Survival of Peregrine Falcons Banded in New England. - J. Raptor Res. 47: 246–261.
- Facon, B. et al. 2008. High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. - Curr. Biol. CB 18: 363–367.



- Faeth, S. H. et al. 2011. Urban biodiversity: patterns and mechanisms. - *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1223: 69–81.
- Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- Feare, C. J. 1996. Rose-ringed parakeet *Psittacula krameri*: a love-hate relationship in the making? - In: Holmes, J. S. and Simons, J. R. (eds), *The Introduction and Naturalisation of Birds*. London, HMSO. pp. 107–112.
- Felemban, H. M. 1993. On exotic birds imported into Jeddah, Saudi Arabia. - *Zool. Middle East* 8: 15–16.
- Fellous, A. et al. 2005. Introduction et nidification de la Perruche à collier (*Psittacula krameri*) en Algérie. - *Aves* 42: 272–277.
- FFWCC 2003. Florida's breeding bird atlas: A collaborative study of Florida's birdlife.
- Firouz, E. 2005. *The Complete Fauna of Iran*. - I.B.Tauris.
- Fischer, J. D. et al. 2012. Urbanization and the Predation Paradox: The Role of Trophic Dynamics in Structuring Vertebrate Communities. - *BioScience* 62: 809–818.
- Fitzsimons, J. A. 2006. Anti-predator Aggression in the Common Myna *Acridotheres Tristis*. - *Aust. Field Ornithol.* 23: 202.
- Fletcher, M. and Askew, N. 2007. Review of the status , ecology and likely future spread of parakeets in England.
- Forshaw, J. M. 2010. *Parrots of the World*. - Princeton University Press.
- Fox, D. 2007. Ecology. Back to the no-analog future? - *Science* 316: 823–5.
- Francis, C. D. et al. 2009. Noise pollution changes avian communities and species interactions. - *Curr. Biol.* CB 19: 1415–1419.
- Franklin, J. 2010. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*. - Cambridge University Press.
- Frenot, Y. et al. 2005. Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. - *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 80: 45–72.
- Fuller, R. J. 2012. The bird and its habitat: an overview of concepts. - In: Fuller, R. J. (ed), *Birds and Habitat: Relationships in Changing Landscapes*. Cambridge University Press, in press.
- Fuller, R. A. and Gaston, K. J. 2009. The scaling of green space coverage in European cities. - *Biol. Lett.* 5: 352–355.



- Galbraith, J. A. et al. 2015. Supplementary feeding restructures urban bird communities. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 112: E2648–E2657.
- Gallagher, M. D. and Rogers, T. D. 1978. On the Breeding Birds of Bahrain. - Bonn Zool. Bull. 29: 5–17.
- Gaston, K. J. et al. 2003. Rates of species introduction to a remote oceanic island. - Proc. Biol. Sci. 270: 1091–1098.
- Gauthreaux, S. and Belser, C. G. 2006. Effects of artificial night lighting on migrating birds. - In: Rich, C. and Longcore, T. (eds), Ecological Consequences of Artificial Night Lighting. Island Press, pp. 67–93.
- GDEWP 2006. Bahrain First National Report to the Convention on Biological Diversity.
- Gertzen, E. L. et al. 2011. Propagule pressure, Allee effects and the probability of establishment of an invasive species (*Bythotrephes longimanus*). - Ecosphere 2: 1–17.
- Gilardi, J. D. 2006. Captured for conservation: will cages save wild birds? A response to Cooney & Jepson. - Oryx 40: 24–26.
- Gilchrist, G. W. and Lee, C. E. 2007. All stressed out and nowhere to go: does evolvability limit adaptation in invasive species? An introduction to the symposium at the SSE/ASN/SSB meeting, June 2004. - Genetica 129: 127–132.
- Gollasch, S. et al. 2006. Bridging Divides: Maritime Canals as Invasion Corridors. - Springer Science & Business Media.
- Goodenough, A. E. et al. 2017. Birds of a feather flock together: Insights into starling murmuration behaviour revealed using citizen science. - PLoS ONE in press.
- Gordon, R. D. 1985. The Coccinellidae of America north of Mexico. - J. N. Y. Entomol. Soc.: 1–912.
- Gorissen, L. et al. 2005. Heavy metal pollution affects dawn singing behaviour in a small passerine bird. - Oecologia 145: 504–509.
- Green, R. J. 1984. Native and Exotic Birds in a Suburban Habitat. - Wildl. Res. 11: 181–190.
- Guisan, A. and Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. - Ecol. Model. 135: 147–186.
- Guisan, A. and Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. - Ecol. Lett. 8: 993–1009.
- Gurevitch, J. and Padilla, D. K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? - Trends Ecol. Evol. 19: 470–474.



- Gurevitch, J. et al. 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. - *Ecol. Lett.* 14: 407–418.
- Hahs, A. K. and McDonnell, M. J. 2006. Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban–rural gradient. - *Landsc. Urban Plan.* 78: 435–448.
- Hall, L. S. et al. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. - *Wildl. Soc. Bull.*: 173–182.
- Hancock, R. and Martin, J. 2015. Predation of Rose-ringed Parakeets by raptors and owls in Inner London. - *Br. Birds* 108: 349–353.
- Hansen, M. J. and Clevenger, A. P. 2005. The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. - *Biol. Conserv.* 125: 249–259.
- Hatzofe, O. and Yom-Tov, Y. 2002. Global warming and recent changes in Israel's avifauna note. - *Isr. J. Zool.* 48: 351–357.
- Haury, J. and Clergeau, P. 2014. Espèces invasives en Bretagne. Plantes et vertébrés continentaux. - *Biotope*.
- Hayes, K. R. and Barry, S. C. 2008. Are there any consistent predictors of invasion success? - *Biol. Invasions* 10: 483–506.
- Haythorpe, K. et al. 2012. Relative levels of food aggression displayed by Common Mynas when foraging with other bird species in suburbia. - *Emu* 112: 129–136.
- Heger, T. and Trepl, L. 2003. Predicting Biological Invasions. - *Biol. Invasions* 5: 313–321.
- Heger, T. and Jeschke, J. M. 2014. The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. - *Oikos* 123: 741–750.
- Hernández-Brito, D. et al. 2014. Crowding in the City: Losing and Winning Competitors of an Invasive Bird. - *PLOS ONE* 9: e100593.
- Higgins, S. I. et al. 1999. Predicting the Landscape-Scale Distribution of Alien Plants and Their Threat to Plant Diversity. - *Conserv. Biol.* 13: 303–313.
- Hobbs, R. J. et al. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15: 1–7.
- Hobson, E. A. et al. 2014. The socioecology of Monk Parakeets: Insights into parrot social complexity. - *The Auk* 131: 756–775.
- Hoffer, R. M. E. A. 1975. Natural resource mapping in mountainous terrain by computer analysis of ERTS-1 satellite data (W Lafayette, Ed.). - Purdue University.



- Holden, J. 2008. An Introduction to Physical Geography and the Environment. - Pearson Education.
- Hölker, F. et al. 2010. The Dark Side of Light: A Transdisciplinary Research Agenda for Light Pollution Policy. - Ecol. Soc. 15: 13.
- Holway, D. . and Suarez, A. V. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. - Trends Ecol. Evol. 14: 328–330.
- Hooge, P. N. et al. 1999. Nest-site selection in the acorn woodpecker. - The Auk 116: 4554.
- Hossain, M. T. et al. 1993. Some aspects of the breeding biology of the rose-ringed parakeet, *Psittacula krameri borealis* (Neumann). - Bangladesh J. Zool. 21: 77–85.
- Hulme, P. E. 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. - J. Appl. Ecol. 46: 10–18.
- Hulme, P. E. et al. 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. - J. Appl. Ecol. 45: 403–414.
- Husté, A. and Boulinier, T. 2007. Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. - Ecol. Appl. Publ. Ecol. Soc. Am. 17: 168–180.
- Hutto, R. L. 1987. Habitat selection by Nonbreeding, Migratory Land Birds. - In: Cody, M. L. (ed), Habitat Selection in Birds. New edition. Academic Press, pp. 455–476.
- Jenkins, M. 2003. Prospects for biodiversity. - Science 302: 1175–1177.
- Jeschke, J. M. and Strayer, D. L. 2006. Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. - Glob. Change Biol. 12: 1608–1619.
- Jeschke, J. M. and Strayer, D. L. 2008. Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. - Ann. N. Y. Acad. Sci. 1134: 1–24.
- Jiguet, F. 2016. Les résultats nationaux du programme STOC de 1989 à 2015.
- Joffre, R. et al. 2007. Functional Attributes in Mediterranean-Type Ecosystems. - In: Functional Plant Ecology, Second Edition. Books in Soils, Plants, and the Environment. CRC Press, pp. 285–312.
- Johnson, L. E. and Padilla, D. K. 1996. Geographic spread of exotic species: Ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. - Biol. Conserv. 78: 23–33.
- Jokimäki, J. and Suhonen, J. 1998. Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. - Landsc. Urban Plan. 39: 253–263.
- Jones, C. G. 1980. Parrot on the Way to Extinction. - Oryx 15: 350–354.





- Juniper, T. and Parr, M. 1998. Parrots: A Guide to Parrots of the World. - Yale University Press.
- Karl, T. R. et al. 1988. Urbanization: Its Detection and Effect in the United States Climate Record. - J. Clim. 1: 1099–1123.
- Kaye, J. P. et al. 2006. A distinct urban biogeochemistry? - Trends Ecol. Evol. 21: 192–199.
- Kayser, Y. et al. 2005. L'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* sur le littoral méditerranéen français: impact sur l'avifaune. - Ornithos 12: 84–86.
- Keane, R. M. and Crawley, M. J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. - Trends Ecol. Evol. 17: 164–170.
- Keller, R. P. et al. 2011. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. - Environ. Sci. Eur. 23: 23.
- Kempnaers, B. et al. 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. - Curr. Biol. 20: 1735–1739.
- Khan, A. and Ahmad, S. 1983. Parakeet damage to sunflower in Pakistan (WB Jackson and B Jackson Dodd, Eds.). - Proc. Ninth Bird Control Semin.
- Khan, H. A. et al. 2004. Breeding habitats of the Rose-Ringed Parakeet (*Psittacula krameri*) in the cultivations of Central Punjab. - Pak. J. Zool. 36: 133–138.
- Khoury, F. et al. 2012. Some introduced vertebrate species to the Hashemite Kingdom of Jordan. - Vertebr. Zool. 62: 435–451.
- Kinzelbach, R. 1986. New records of Alexander's Parrot, *Psittacula krameri*, from Egypt and the Levant countries. - Zool. Middle East 1: 69–72.
- Kissling, W. D. et al. 2012. Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. - J. Biogeogr. 39: 2163–2178.
- Klotz, S. and Kühn, I. 2010. Urbanisation and alien invasion. - In: Gaston, K. J. (ed), Urban Ecology. First Edition. Cambridge University Press, pp. 120–133.
- Koch, R. L. 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. - J. Insect Sci. 3: 3–32.
- Kolar, C. S. and Lodge, D. M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. - Trends Ecol. Evol. 16: 199–204.
- Kotliar, N. B. and Wiens, J. A. 1990. Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure: A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. - Oikos 59: 253–260.
- Krausman, P. R. 1999. Some basic principles of habitat use. - Grazing Behav. Livest. Wildl. 70: 85–90.



- Kvach, Y. et al. 2014. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. - *Parasitol. Res.* 113: 1605–1624.
- Latif, Q. S. et al. 2012. How avian nest site selection responds to predation risk: testing an “adaptive peak hypothesis.” - *J. Anim. Ecol.* 81: 127–138.
- Lausen, C. L. and Barclay, R. M. . 2002. Roosting behaviour and roost selection of female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) roosting in rock crevices in southeastern Alberta. - *Can. J. Zool.* 80: 1069–1076.
- Le Gros, A. 2014. Changements phénotypiques chez les espèces invasives: rôles de l’adaptation rapide et des facteurs historiques. - Université Paris Diderot (Paris 7).
- Lebbin, D. J. et al. 2007. Nocturnal Migrants Foraging at Night by Artificial Light. - *Wilson J. Ornithol.* 119: 506–508.
- Lees, B. G. and Ritman, K. 1991. Decision-tree and rule-induction approach to integration of remotely sensed and GIS data in mapping vegetation in disturbed or hilly environments. - *Environ. Manage.* 15: 823–831.
- Leven, M. R. and Corlett, R. T. 2004. Invasive birds in Hong Kong, China. - *Ornithol. Sci.* 3: 43–55.
- Lever, C. 2005. *Naturalised Birds of the World.* - T & A.D. Poyser.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. - *Ecology* 73: 1943–1967.
- Lima, S. L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. - *Anim. Behav.* 49: 11–20.
- Lima, S. L. 1996. The Influence of Models in the Interpretation of Vigilance. - In: Allen, C. and Jamison, D. (eds), *Readings in Animal Cognition.* MIT Press, pp. 201–216.
- Lindenmayer, D. B. et al. 2012. Interacting Factors Driving a Major Loss of Large Trees with Cavities in a Forest Ecosystem. - *PLoS ONE* 7: e41864.
- Lizée, M.-H. 2011. Diversité, organisation spatiale et fonctionnelle des communautés de Papillons (Lépidoptères, Rhopalocères) en milieu urbain et périurbain. - PhD thesis - Aix-Marseille Université.
- Lockwood, J. L. et al. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. - *Trends Ecol. Evol.* 20: 223–228.
- Lockwood, J. L. et al. 2013. *Invasion Ecology.* - Wiley-Blackwell.
- Long, J. L. 1981. *Introduced Birds of the World: Worldwide History, Distribution and Influence of Birds Introduced to New Environments.* - Universe Books.



- Luck, G. W. and Smallbone, L. T. 2010. Species diversity and urbanisation: patterns, drivers and implications. - In: Gaston, K. J. (ed), *Urban Ecology*. Cambridge University Press, pp. 88–119.
- Lumsden, H. G. 1986. Choice of nest boxes by tree swallows, *Tachycineta bicolor*, house wrens, *Troglodytes aedon*, eastern bluebirds, *Sialia sialis*, and European starlings, *Sturnus vulgaris*. - *Can. Field-Nat.* 100: 343–349.
- Luna, Á. et al. 2016. Status of the rose-ringed parakeet *Psittacula krameri* in Lisbon, Portugal. - *Biologia (Bratisl.)* 71: 717–720.
- Luniak, M. 2004. Synurbization-adaptation of animal wildlife to urban development. - *Proc. 4th Int. Symp. Urban Wildl. Conserv.*: 50–55.
- Mabb, K. T. 1997. Roosting behavior of naturalized parrots in the San Gabriel Valley, California. - *West. Birds* 28: 202–208.
- MacArthur, R. and Levins, R. 1964. Competition, Habitat selection, and Character displacement in a patchy environment. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 51: 1207–1210.
- Mack, R. N. et al. 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. - *Ecol. Appl.* 10: 689–710.
- MacLeod, C. J. et al. 2009. Enhanced niche opportunities: can they explain the success of New Zealand's introduced bird species? - *Divers. Distrib.* 15: 41–49.
- Madan, A. et al. 2011. Isolation of *Chlamydophila psittaci* from pet birds in Iran. - *Iran. J. Vet. Med.* 5: 95–98.
- Magle, S. B. et al. 2012. Urban wildlife research: Past, present, and future. - *Biol. Conserv.* 155: 23–32.
- Maklakov, A. A. et al. 2011. Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments. - *Biol. Lett.* 7: 730–732.
- Mandon-Dalger, I. et al. 2004. Relationships between alien plants and an alien bird species on Reunion Island. - *J. Trop. Ecol.* 20: 635–642.
- Marchant, J. 2016. Ring-necked parakeet *Psittacula krameri*. - Department of Environment Food and Rural Affairs.
- Marchetti, M. 1976. Recherches sur l'écologie des oiseaux nicheurs de la zone urbaine de Marseille. - Aix-Marseille Université 3.
- Martin, T. E. 1987. Food as a Limit on Breeding Birds: A Life-History Perspective. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453–487.
- Martin, L. J. et al. 2010. Ecology: Not in our backyards. - 95th ESA Annual Meeting (Ecological Society of America).



- Martin, L. J. et al. 2012. Mapping where ecologists work: biases in the global distribution of terrestrial ecological observations. - *Front. Ecol. Environ.* 10: 195–201.
- Martín-Torrijos, L. et al. 2016. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) threaten Andean amphibians. - *Neotropical Biodivers.* 2: 26–36.
- Marzluff, J. M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. - In: Marzluff, J. M. et al. (eds), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer, Boston, pp. 19–47.
- Marzluff, J. M. and Ewing, K. 2001. Restoration of Fragmented Landscapes for the Conservation of Birds: A General Framework and Specific Recommendations for Urbanizing Landscapes. - *Restor. Ecol.* 9: 280–292.
- Mase, M. et al. 2001. Imported Parakeets Harbor H9N2 Influenza A Viruses That Are Genetically Closely Related to Those Transmitted to Humans in Hong Kong. - *J. Virol.* 75: 3490–3494.
- Mason, G. et al. 2013. Plastic animals in cages: behavioural flexibility and responses to captivity. - *Anim. Behav.* 85: 1113–1126.
- McDonald Kinkaid, H. Y. 2015. Species-level determinants of stereotypic behaviour, reproductive success, and lifespan in captive parrots (Psittaciformes). - PhD thesis - University of Guelph, Ontario, Canada.
- McDonnell, M. J. 1997. A Paradigm Shift. - *Urban Ecosyst.* 1: 85–86.
- McGill, B. J. et al. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. - *Trends Ecol. Evol.* 21: 178–185.
- McIntyre, N. E. 2000. Ecology of Urban Arthropods: A Review and a Call to Action. - *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93: 825–835.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. - *BioScience* 52: 883–890.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. - *Biol. Conserv.* 127: 247–260.
- McLain, D. K. et al. 1995. Sexual Selection and the Risk of Extinction of Introduced Birds on Oceanic Islands. - *Oikos* 74: 27–34.
- Meanley, B. 1965. The Roosting Behavior of the Red-Winged Black-Bird in the Southern United States. - *Wilson Bull.* 77: 217–228.
- Meijer, K. et al. 2016. A review and meta-analysis of the enemy release hypothesis in plant–herbivorous insect systems. - *PeerJ* 4: 4:e2778.
- Meinertzhagen, R. 1930. *Nicoll's Birds of Egypt*. - London: Hugh Rees.



- Menchetti, M. and Mori, E. 2014. Worldwide impact of alien parrots (Aves Psittaciformes) on native biodiversity and environment: a review. - *Ethol. Ecol. Evol.* 26: 172–194.
- Menchetti, M. et al. 2016. Effects of the Recent World Invasion by Ring-Necked Parakeets *Psittacula krameri*. - In: Angelici, F. M. (ed), *Problematic Wildlife*. Springer International Publishing, pp. 253–266.
- Meyers, J. M. 1994. In My Experience: Improved Capture Techniques for Psittacines. - *Wildl. Soc. Bull.* 1973-2006 22: 511–516.
- Meyrier, E. et al. 2017. Happy to breed in the city? Urban food resources limit reproductive output in Western Jackdaws. - *Ecol. Evol.* 7: 1363–1374.
- Miller, J. R. et al. 2003. Effects of Human Settlement on Bird Communities in Lowland Riparian Areas of Colorado (USA). - *Ecol. Appl.* 13: 1041–1059.
- Ministère de l’Agriculture, de l’Agroalimentaire et de la Forêt 2015. Utilisation du territoire : l’artificialisation des terres de 2006 à 2014 : pour deux tiers sur des espaces agricoles. - *Agreste Primeur*: 1–6.
- Mockford, E. J. and Marshall, R. C. 2009. Effects of urban noise on song and response behaviour in great tits. - *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 276: 2979–2985.
- Møller, A. P. 2009. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. - *Oecologia* 159: 849–858.
- Møller, A. P. et al. 2012. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. - *Oecologia* 170: 867–875.
- Montevecchi, W. 2006. Influences of artificial light on marine birds. - In: Rich, C. and Longcore, T. (eds), *Island Press*, pp. 94–113.
- Montgomery, M. R. 2008. The Urban Transformation of the Developing World. - *Science* 319: 761–764.
- Morgan, U. M. et al. 2000. *Cryptosporidium meleagridis* in an Indian ring-necked parrot (*Psittacula krameri*). - *Aust. Vet. J.* 78: 182–183.
- Morris, D. W. 1987. Ecological Scale and Habitat Use. - *Ecology* 68: 362–369.
- Morton, R. D. et al. 1996. On Models for Assembling Ecological Communities. - *Oikos* 75: 493–499.
- Moulton, M. P. et al. 2011. A reassessment of the role of propagule pressure in influencing fates of passerine introductions to New Zealand. - *Biodivers. Conserv.* 20: 607–623.
- Moulton, M. et al. 2012. Historical Records Of Passerine Introductions To New Zealand Fail To Support The Propagule Pressure Hypothesis. - *USDA Natl. Wildl. Res. Cent.* - Staff Publ. in press.



- Mukherjee, A. et al. 2000. Damage of rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) to safflower (*Carthamus tinctorius* L.). - Indian J. Ornithol. 38: 15–18.
- Mumme, R. L. et al. 2000. Life and Death in the Fast Lane: Demographic Consequences of Road Mortality in the Florida Scrub-Jay. - Conserv. Biol. 14: 501–512.
- Naef-Daenzer, B. and Keller, L. 1999. The foraging performance of Great and Blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. - J. Anim. Ecol. 68: 708–718.
- Nam, D.-H. and Lee, D.-P. 2006. Reproductive effects of heavy metal accumulation on breeding feral pigeons (*Columba livia*). - Sci. Total Environ. 366: 682–687.
- Neil, K. and Wu, J. 2006. Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. - Urban Ecosyst. 9: 243–257.
- Newman, K. 2011. Newman's Birds of Southern Africa: 10th Edition (V Newman, Ed.). - Penguin Random House South Africa.
- Newson, S. E. et al. 2011. Evaluating the population-level impact of an invasive species, Ring-necked Parakeet *Psittacula krameri*, on native avifauna. - Ibis 153: 509–516.
- Newton, I. 1994. Experiments on the limitation of bird breeding densities: a review. - Present. "Bird Conserv. Action" Conf.
- Newton, I. 1998. Population Limitation in Birds. - Academic Press.
- Newton-Cross, G. et al. 2007. Modelling the distribution of badgers *Meles meles*: comparing predictions from field-based and remotely derived habitat data. - Mammal Rev. 37: 54–70.
- Nilsson, M.-C. 1994. Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. - Oecologia 98: 1–7.
- Nock, C. A. et al. 2001. Functional Traits. - John Wiley & Sons, Ltd.
- Nordt, A. and Klenke, R. 2013. Sleepless in Town – Drivers of the Temporal Shift in Dawn Song in Urban European Blackbirds. - PLOS ONE 8: e71476.
- Oke, T. R. 1987. Boundary Layer Climates. - Routledge.
- Orchan, Y. et al. 2012. The complex interaction network among multiple invasive bird species in a cavity-nesting community. - Biol. Invasions 15: 429–445.
- Orłowski, G. et al. 2008. Avian responses to undergrowth removal in a suburban wood. - Pol. J. Ecol. Vol. 56: 487–495.



- Osborne, P. E. and Suárez-Seoane, S. 2007. Identifying Core Areas in a Species' Range Using Temporal Suitability Analysis: an Example Using Little Bustards *Tetrax Tetrax* L. in Spain. - *Biodivers. Conserv.* 16: 3505–3518.
- Oueslati, W. et al. 2015. Determinants of urban sprawl in European cities. - *Urban Stud.* 52: 1594–1614.
- Owen-Smith, N. et al. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. - *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365: 2267–2278.
- Pârâu, L. G. et al. 2016. Rose-ringed Parakeet Populations and Numbers in Europe: A Complete Overview. - *Open Ornithol. J.* 9: 1–13.
- Parker, G. A. 1978. Searching for mates. - In: Krebs, J. R. and Davies, N. B. (eds), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. First Edition. Wiley-Blackwell, pp. 214–244.
- Pearson, R. G. and Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 361–371.
- Peck, H. L. 2013. Investigating ecological impacts of the non-native population of Rose-ringed parakeets (*Psittacula krameri*) in the UK. - PhD thesis - Imperial College London, UK.
- Peña, E. de la et al. 2010. Plant-soil feedback as a mechanism of invasion by *Carpobrotus edulis*. - *Biol. Invasions* 12: 3637–3648.
- Perre, P. et al. 2011. Insects on urban plants: Contrasting the flower head feeding assemblages on native and exotic hosts. - *Urban Ecosyst.* 14: 711–722.
- Pickett, S. T. A. et al. 1997. A conceptual framework for the study of human ecosystems in urban areas. - *Urban Ecosyst.* 1: 185–199.
- Piersma, T. 2012. What is habitat quality?: Dissecting a research portfolio on shorebirds. - In: Fuller, R. J. (ed), *Birds and Habitat: Relationships in Changing Landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 383–407.
- Pithon, J. A. 1998. The Status and Ecology of the ring-necked parakeet *Psittacula krameri* in Great Britain. - Department of Biology. University of York.
- Pithon, J. A. and Dytham, C. 1999. Census of the British Ring-necked Parakeet *Psittacula krameri* population by simultaneous counts of roosts. - *Bird Study* 46: 112–115.
- Pithon, J. A. and Dytham, C. 2002. Distribution and population development of introduced Ring-necked Parakeets *Psittacula krameri* in Britain between 1983 and 1998. - *Bird Study* 49: 110–117.
- Poesel, A. et al. 2006. Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. - *Anim. Behav.* 72: 531–538.



- Poot, H. et al. 2008. Green Light for Nocturnally Migrating Birds. - *Ecol. Soc.* 13: 47.
- Postigo, J.-L. 2016. New records of invasive Parakeet hybrids in Spain. A great opportunity to apply the rapid response mechanism. - *Eur. J. Ecol.* 2: 19–22.
- Potere, D. and Schneider, A. 2007. A critical look at representations of urban areas in global maps. - *GeoJournal* 69: 55–80.
- Pruett-Jones, S. and Tarvin, K. 1998. Monk Parakeets In The United States: Population Growth And Regional Patterns Of Distribution. - *Proceedings of the Eighteenth Vertebrate Pest Conference.*
- Puth, L. M. and Post, D. M. 2005. Studying invasion: have we missed the boat? - *Ecol. Lett.* 8: 715–721.
- Pyle, R. L. and Pyle, P. 2017. *The Birds of the Hawaiian Islands: Occurrence, History, Distribution, and Status.* - B.P. Bishop Museum, Honolulu, HI, U.S.A.
- Pyšek, P. 1998. Is There a Taxonomic Pattern to Plant Invasions? - *Oikos* 82: 282–294.
- Ramadan-Jaradi, G. and Ramadan-Jaradi, M. 2012. Introduced, captive, caged and escaped exotic and native bird species in the littoral area of Lebanon. - *Leban. Sci. J.* 13: 27–36.
- Rebele, F. 1994. Urban Ecology and Special Features of Urban Ecosystems. - *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 4: 173–187.
- Rees, W. E. 1997. Urban ecosystems: the human dimension. - *Urban Ecosyst.* 1: 63–75.
- Richardson, P. J. et al. 2010. Natural analogues of degraded ecosystems enhance conservation and reconstruction in extreme environments. - *Ecol. Appl. Publ. Ecol. Soc. Am.* 20: 728–740.
- Robb, G. N. et al. 2008a. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. - *Biol. Lett.* 4: 220–223.
- Robb, G. N. et al. 2008b. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. - *Front. Ecol. Environ.* 6: 476–484.
- Roberts, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. - *Anim. Behav.* 51: 1077–1086.
- Robson, C. 2015. *Birds of South-East Asia: Concise Edition.* - Christopher Helm.
- Romagosa, C. M. 2015. Contribution of the live animal trade as vector for invasions. - In: Canning-Clode, J. (ed), *Biological Invasions in Changing Ecosystems: Vectors, Ecological Impacts, Management and Predictions.* De Gruyter Open, pp. 116–134.
- Rosenberg, K. V. et al. 1987. Value of suburban habitats to desert riparian birds. - *Wilson Bull.* 642–654.





- Rouget, M. et al. 2003. Inferring Process from Pattern in Plant Invasions: A Semimechanistic Model Incorporating Propagule Pressure and Environmental Factors. - *Am. Nat.* 162: 713–724.
- Rydell, J. et al. 1996. Timing of Foraging Flights of Three Species of Bats in Relation to Insect Activity and Predation Risk. - *Oikos* 76: 243–252.
- Ryti, R. T. and Case, T. J. 1988. Field Experiments on Desert Ants: Testing for Competition Between Colonies. - *Ecology* 69: 1993–2003.
- Safford, R. and Hawkins, F. 2013. Rose-Ringed Parakeet *Psittacula krameri*. - In: *The Birds of Africa: Volume VIII: The Malagasy Region: Madagascar, Seychelles, Comoros, Mascarenes*. A&C Black, pp. 85.
- Sainteny, G. 2008. L'étalement urbain, Urban sprawl, Die Verstädterung, La expansión urbana. - *Ann. Mines - Responsab. Environ.*: 7–15.
- Saunders, D. A. et al. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. - *Conserv. Biol.* 5: 18–32.
- Savard, J.-P. L. et al. 2000. Biodiversity concepts and urban ecosystems. - *Landscape Urban Plan.* 48: 131–142.
- Sax, D. F. and Brown, J. H. 2000. The paradox of invasion. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9: 363–371.
- Scalera, R. 2001. Il parrocchetto dal collare *Psittacula krameri*. - In: Scalera, R. (ed), *Le introduzioni di vertebrati in Italia: un problema tra conservazione e globalizzazione*. Corpo Forestale dello Stato e Ministero delle Politiche Agricole e Forestali, pp. 195–199.
- Schoener, T. W. 1983. Field Experiments on Interspecific Competition. - *Am. Nat.* 122: 240–285.
- Schooley, R. L. 1994. Annual Variation in Habitat Selection: Patterns Concealed by Pooled Data. - *J. Wildl. Manag.* 58: 367–374.
- Schwarz, K. and Herrmann, D. L. 2016. The subtle, yet radical, shift to ecology for cities. - *Front. Ecol. Environ.* 14: 296–297.
- Scott, J. M. et al. 2002. *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. - Island Press.
- Sengupta, A. et al. 2002. Induction of blindness by formoguanamine hydrochloride in adult male roseringed parakeets (*Psittacula krameri*). - *J. Biosci.* 27: 687–693.
- Seto, K. C. et al. 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109: 16083–16088.



- Shahmohamadi, P. et al. 2011. The Impact of Anthropogenic Heat on Formation of Urban Heat Island and Energy Consumption Balance. - *Urban Stud. Res.*
- Shepherd, J. M. 2005. A Review of Current Investigations of Urban-Induced Rainfall and Recommendations for the Future. - *Earth Interact.* 9: 1–27.
- Shi, L. et al. 2009. Urban three-dimensional expansion and its driving forces —A case study of Shanghai, China. - *Chin. Geogr. Sci.* 19: 291–298.
- Shigesada, N. 1997. *Biological Invasions: Theory and Practice.* - Oxford University Press.
- Shivanarynan, N. 1980. Role of Birds in Agriculture. - International Meeting on Wildlife Resources in Rural Development.
- Shochat, E. et al. 2006. Future directions in urban ecology. - *Trends Ecol. Evol.* 21: 661–662.
- Shochat, E. et al. 2010. Invasion, Competition, and Biodiversity Loss in Urban Ecosystems. - *BioScience* 60: 199–208.
- Shwartz, A. et al. 2009. The effect of enemy-release and climate conditions on invasive birds: a regional test using the rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) as a case study. - *Divers. Distrib.* 15: 310–318.
- SIF 2014. Eradication of the introduced Ring-necked Parakeet *Psittacula krameri* from Mahé : Final project report. - Seychelles Islands Foundation.
- Silva, T. et al. 2002. A model for range expansion of an introduced species: the common waxbill *Estrilda astrild* in Portugal. - *Divers. Distrib.* 8: 319–326.
- Simberloff, D. 1995. Why Do Introduced Species Appear to Devastate Islands More Than Mainland Areas? - *Pac. Sci.* 49: 87–97.
- Simberloff, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? - *Ecol. Lett.* 9: 912–919.
- Simberloff, D. and Holle, B. V. 1999. Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? - *Biol. Invasions* 1: 21–32.
- Simberloff, D. et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. - *Trends Ecol. Evol.* 28: 58–66.
- Slabbekoorn, H. and den Boer-Visser, A. 2006. Cities Change the Songs of Birds. - *Curr. Biol.* 16: 2326–2331.
- Smith, J. M. and Harper, D. 2004. *Animal Signals.* - Oxford University Press.
- Smith, R. M. et al. 2006. Urban domestic gardens (VI): environmental correlates of invertebrate species richness. - *Biodivers. Conserv.* 15: 2415–2438.



- Snowdon, C. T. and Hausberger, M. 2005. Social Influences on Vocal Development. - Cambridge University Press.
- Sol, D. 2008. Artificial selection, naturalization, and fitness: Darwin's pigeons revisited. - Biol. J. Linn. Soc. 93: 657–665.
- Sol, D. and Lefebvre, L. 2000. Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. - Oikos 90: 599–605.
- Sol, D. et al. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. - Anim. Behav. 63: 495–502.
- Sol, D. et al. 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 102: 5460–5465.
- Sol, D. et al. 2012a. The paradox of invasion in birds: competitive superiority or ecological opportunism? - Oecologia 169: 553–564.
- Sol, D. et al. 2012b. Unraveling the Life History of Successful Invaders. - Science 337: 580–583.
- Sol, D. et al. 2014. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. - Ecol. Lett. 17: 942–950.
- Sol, D. et al. 2017. Why Are Exotic Birds So Successful in Urbanized Environments? - In: Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments. Springer, Cham, pp. 75–89.
- Soorae, P. S. et al. 2008. A Survey of the Trade in Wildlife as Pets in the United Arab Emirates. - Traffic Bull. 22: 41–46.
- Spoelstra, K. et al. 2015. Experimental illumination of natural habitat—an experimental set-up to assess the direct and indirect ecological consequences of artificial light of different spectral composition. - Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 370: 20140129.
- Spreyer, M. F. and Bucher, E. H. 2016. Monk Parakeet *Myiopsitta monachus*. - In: Poole, A. (ed), The Birds of North America Online. pp. Online.
- Stephens, P. A. et al. 1999. What Is the Allee Effect? - Oikos 87: 185–190.
- Stock, B. and Haag-Wackernagel, D. 2016. Food shortage affects reproduction of Feral Pigeons *Columba livia* at rearing of nestlings. - Ibis 158: 776–783.
- Stockwell, C. A. et al. 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. - Trends Ecol. Evol. 18: 94–101.
- Stracey, C. M. and Robinson, S. K. 2012. Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats. - J. Avian Biol. 43: 50–60.



- Strahler, A. H. 1981. Stratification of natural vegetation for forest and rangeland inventory using Landsat digital imagery and collateral data. - *Int. J. Remote Sens.* 2: 15–41.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2007. Invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in Belgium: habitat selection and impact on native birds. - *Ecography* 30: 578–588.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2009a. Predicting the potential distribution of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* in northern Belgium using an ecological niche modelling approach. - *Biol. Invasions* 11: 497–513.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2009b. Experimental evidence for nest-site competition between invasive ring-necked parakeets (*Psittacula krameri*) and native nuthatches (*Sitta europaea*). - *Biol. Conserv.* 142: 1588–1594.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2009c. Establishment success of invasive ring-necked and monk parakeets in Europe. - *J. Biogeogr.* 36: 2264–2278.
- Strubbe, D. and Matthysen, E. 2011. A radiotelemetry study of habitat use by the exotic Ring-necked Parakeet *Psittacula krameri* in Belgium. - *Ibis* 153: 180–184.
- Strubbe, D. et al. 2010. Assessing the potential impact of invasive ring-necked parakeets *Psittacula krameri* on native nuthatches *Sitta europaea* in Belgium. - *J. Appl. Ecol.* 47: 549–557.
- Suarez, A. V. et al. 2005. The role of opportunity in the unintentional introduction of nonnative ants. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102: 17032–17035.
- Sumasgutner, P. et al. 2014. Hard times in the city? Attractive nest sites but insufficient food supply lead to low reproduction rates in a bird of prey. - *Front. Zool.* 11: 48.
- Taylor, M. et al. 2000. *The Birds of Norfolk*. - Pica Press.
- Tella, J. L. et al. 2015. Parrots as overlooked seed dispersers. - *Front. Ecol. Environ.* 13: 338–339.
- Thabethe, V. et al. 2015. Ingestion by an invasive parakeet species reduces germination success of invasive alien plants relative to ingestion by indigenous turaco species in South Africa. - *Biol. Invasions* 17: 3029–3039.
- Thévenot, J. 2013. Synthèse et réflexions sur des définitions relatives aux invasions biologiques. - *Serv. Patrim. Nat. Muséum Natl. Hist. Nat. Paris*: 31.
- Tilman, D. 1977. Resource competition between planktonic algae - experimental and theoretical approach. - *Ecology* 58: 338–348.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. - *Monogr. Popul. Biol.* 17: 1–296.



- Tomiałoć, L. 2017. Human Initiation of Synurbic Populations of Waterfowl, Raptors, Pigeons and Cage Birds. - In: Murgui, E. and Hedblom, M. (eds), Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments. Springer, Cham, pp. 271–286.
- Turbé, A. et al. 2017. Assessing the assessments: evaluation of four impact assessment protocols for invasive alien species. - Divers. Distrib. 23: 297–307.
- Turner, M. G. and Gardner, R. H. 1991. Quantitative methods in landscape ecology: the analysis and interpretation of landscape heterogeneity. - Springer-Verlag.
- United Nations 2014. World urbanization prospects: the 2014 revision, highlights.
- United Nations 2017. World Population Prospects: The 2017 Revision.
- Utterback, W. W. and Schwartz, J. H. 1973. Epizootiology of velogenic viscerotropic Newcastle disease in southern California, 1971-1973. - J. Am. Vet. Med. Assoc. 163: 1080–1088.
- Václavík, T. and Meentemeyer, R. K. 2012. Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion. - Divers. Distrib. 18: 73–83.
- van Kleunen, A. et al. 2010. De Halsbandparkiet, Monniksparkiet en Grote Alexanderparkiet in Nederland: risicoanalyse en beheer.
- Vanreusel, W. et al. 2007. Transferability of species distribution models: a functional habitat approach for two regionally threatened butterflies. - Conserv. Biol. J. Soc. Conserv. Biol. 21: 201–212.
- Veltman, C. J. et al. 1996. Correlates of Introduction Success in Exotic New Zealand Birds. - Am. Nat. 147: 542–557.
- Vincent, J. F. V. and Owers, P. 1986. Mechanical design of hedgehog spines and porcupine quills. - J. Zool. 210: 55–75.
- Volterra, V. 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. - ICES J. Mar. Sci. 3: 3–51.
- Wandeler, P. et al. 2003. The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. - Mol. Ecol. 12: 647–656.
- Ward, P. and Zahavi, A. 1973. The Importance of Certain Assemblages of Birds as “Information-Centres” for Food-Finding. - Ibis 115: 517–534.
- Waseem, M. et al. 2015. Nesting behavior of rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) in southern Punjab, Pakistan. - Sci. Int. Lahore: 4255–4261.



- Wauters, L. A. and Gurnell, J. 1999. The Mechanism of Replacement of Red Squirrels by Grey Squirrels: A Test of the Interference Competition Hypothesis. - *Ethology* 105: 1053–1071.
- Weis, J. S. 2010. The role of behavior in the success of invasive crustaceans. - *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* 43: 83–98.
- Wells, D. R. 2007. *The Birds of the Thai-Malay Peninsula: v.1: Non-passerines.* - Christopher Helm Publishers Ltd.
- Westphal, M. I. et al. 2008. The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. - *Biol. Invasions* 10: 391–398.
- Whitman, A. A. et al. 1997. A comparison of two bird survey techniques used in a subtropical forest. - *The Condor* 99: 955–965.
- Wiens, J. A. 1989. *The Ecology of Bird Communities: Volume 2: Processes and Variations.* - Cambridge University Press.
- Wilcove, D. S. et al. 1998. Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States: Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, overexploitation, and disease. - *BioScience* 48: 607–615.
- Wilcoxon, T. E. et al. 2015. Effects of bird-feeding activities on the health of wild birds. - *Conserv. Physiol.* 3: cov058.
- Williamson, R. D. 1983. Identification of urban habitat components which affect eastern gray squirrel abundance. - *Urban Ecol.* 7: 345–356.
- Williamson, M. H. 1996. *Biological invasions.* - London ; New York : Chapman & Hall.
- Wilson, J. R. U. et al. 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. - *Trends Ecol. Evol.* 24: 136–144.
- Wright, T. F. et al. 2010. Behavioral flexibility and species invasions: the adaptive flexibility hypothesis. - *Ethol. Ecol. Evol.* 22: 393–404.
- Yésou, P. and Clergeau, P. 2005. Sacred Ibis: a new invasive species in Europe. - *Bird. World* 18: 517–526.
- Zawadzka, D. et al. 2016. The availability of cavity trees along an age gradient in fresh pine forests. - *Silva Fenn.* 50: 13.





## Glossaire

---

### - C -

**Cire** : Renflement charnu présent sur la partie supérieure du bec de certains oiseaux (e.g. Columbidae, Psittacidae).

**Communauté recombinaée** : Communauté composée d'espèces natives et exotiques dont l'occurrence et la structure dépendent majoritairement de l'action anthropique (Holden 2008).

### - E -

**Effet Allee** : Phénomène de dépendance positive entre la densité d'une population et toutes composantes de la fitness individuelle (Stephens et al. 1999).

**Espèce en voie d'expansion** : Espèce étendant son aire de répartition par un processus naturel, de par ses traits d'histoire de vie et/ou sous l'effet des changements environnementaux (Thévenot 2013).

**Espèce envahissante** : Espèce allochtone ou autochtone qui, sur un territoire donné, croît en nombre d'individus et étend son aire de distribution, menaçant les écosystèmes, les habitats et/ou les espèces natives, avec des conséquences économiques, et/ou écologiques, et/ou sanitaires négatives (Thévenot 2013).

**Espèce exotique envahissante** : Espèce introduite par les activités anthropiques (volontairement ou involontairement) en dehors de son aire de répartition naturelle et dont l'établissement et la propagation menacent les écosystèmes, les habitats et/ou les espèces natives, avec des conséquences économiques, et/ou écologiques, et/ou sanitaires négatives (Définition de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature).

### - F -

**Férale** : Se dit d'une espèce, d'une population ou d'un individu anciennement domestique et retourné à l'état sauvage.

**Fitness** : Capacité des organismes, des populations et plus rarement des espèces à survivre et à se reproduire dans leur environnement, et dont les conséquences mènent au legs de gènes aux générations futures. Différentes composantes peuvent être distinguées comme la fitness phénotypique ou encore génotypique (Barker 2009).

### - H -

**Habitat** : Ensemble des ressources et des conditions présentes dans une zone, et qui permettent à un organisme de survivre et de se reproduire (Block and Brennan 1993, Hall et al. 1997, Fuller 2012). L'habitat se définit notamment par sa qualité, i.e. sa capacité à fournir un ensemble de ressources nécessaires à la survie et la subsistance de l'organisme qui l'occupe.

**Habitat (utilisation)** : L'utilisation de l'habitat définit le type d'activité ou la phase phénologique durant laquelle l'organisme sera présent dans un habitat (e.g. nidification, alimentation, Krausman 1999).





**Habitat (sélection) :** La sélection de l'habitat est un processus hiérarchique, résultant des réponses comportementales innées ou acquises d'un organisme (Hutto 1987, Block and Brennan 1993, Hall et al. 1997).

- M -

**Macro-habitat :** Zone minimum dans laquelle une population satisfait l'ensemble de ses fonctions biologiques. Le macro-habitat se caractérise par différents types d'habitats correspondant à une suite de variables physiques, chimiques et biologiques (Morris 1987).

**Micro-habitat :** Zone correspond à l'arbre et au site de nidification, caractérisée par des variables physiques, chimiques et biologiques associées à l'allocation de temps et d'énergie des individus (Morris 1987).

- p -

**Pression de propagule :** Synonyme d'effort d'introduction (Blackburn and Duncan 2001a). Mesure du nombre d'individus introduit dans une région en dehors de leur aire naturelle d'occurrence (Carlton 1996). Intègre une estimation du nombre absolu d'individus impliqué dans chacun des événements d'introduction (taille de propagule), ainsi que le nombre et les patrons spatio-temporels des événements d'introduction. La pression de propagule est une caractéristique spécifique aux événements d'introduction, induisant des différences pour chaque population introduite (Duncan et al. 2003, Rouget et al. 2003).

- T -

**Trait :** Propriété définie et mesurable des organismes, habituellement mesurée à l'échelle d'un individu et utilisée pour comparer les espèces entre elles (McGill et al. 2006).

**Traits comportementaux :** Fait partie des **traits fonctionnels**. Dans le cas des espèces animales, toute caractéristique comportementale qui influence directement ou indirectement sur les performances et/ou la fitness d'une espèce, d'une population ou d'un individu (Nock et al. 2001).

**Traits fonctionnels :** Dans le cas des espèces animales, toute caractéristique morphologique, physiologique, phénologique ou comportementale qui influence directement ou indirectement sur les performances et/ou la fitness d'une espèce, d'une population ou d'un individu (Nock et al. 2001).



## Glossary

---

- ¶ -

**Alien invasive species:** Species introduced by human-induced processes (intentionally or accidentally) outside its native geographical range, and has negative impacts on ecosystems, habitats and/or native species with negative economic, and/or ecological, and/or health consequences following its establishment and spread in its introduced range (Definition of the International Union for Conservation of Nature).

**Allee Effect:** Positive relationship between any component of individual fitness and density of conspecifics (Stephens et al. 1999).

- ℬ -

**Behavioral traits:** One of the **functional traits**. For animal species, relating to any behavioral characteristic of a species, a population or an individual which has direct or indirect effects on its fitness (Nock et al. 2001).

- Ć -

**Cere:** A waxy structure which covers the base of the beak of several bird families (e.g. Psittacine species and Columbidae).

- Ĥ -

**Feral:** Relating to species, population or individuals having escaped from domestication and become wild.

**Fitness:** Ability of organisms, populations or (more rarely) species to survive and reproduce in the environment and for which the consequence is that organisms contribute genes to the next generation. Different components can be distinguished such as phenotypic fitness or genotypic fitness (Barker 2009).

**Functional traits:** For animal species, relating to any morphological, physiological phenological and/or behavioral characteristic of a species, a population or an individual which has direct or indirect effects on its fitness (Nock et al. 2001).

- Ħ -

**Habitat:** The environment of an organism, including all biotic and abiotic elements, which influence its survival and reproduction (Block and Brennan 1993, Hall et al. 1997, Fuller 2012). The habitat can be defined by its quality, i.e. its ability to provide all necessary resources for the survival and reproduction of the organism.

**Habitat (utilization):** The way that an individual or population uses habitat (e.g. nidification, alimentation, Krausman 1999).

**Habitat (selection):** The hierarchical process by which individuals recognize and choose habitat as a result of innate or acquired behavioral responses (Hutto 1987, Block and Brennan 1993, Hall et al. 1997).



- I -

**Invasive species:** Native or exotic species which is demographically growing and spatially expanding in an area, and has negative impacts on ecosystems, habitats and/or native species with negative economic, and/or ecological, and/or health consequences (Thévenot 2013).

- M -

**Macrohabitat:** Minimum area in which a population of individuals performs all of their biological functions during a typical activity cycle. Within the macrohabitat scale, different habitat types are described by suites of physical, chemical, and biological variables. Within habitat type, variation is described by similar suites of variables (Morris 1987).

**Microhabitat:** Nest tree and nest site area quantified by physical, chemical, and biological variables that are associated with the allocation of time and energy by an individual (Morris 1987).

- P -

**Propagule pressure:** Also termed *introduction effort* (Blackburn and Duncan 2001a). Measure of the number of individuals released into a region to which they are not native (Carlton 1996). It incorporates estimates of the absolute number of individuals involved in any one release event (propagule size), the number and the spatiotemporal patterns of discrete release events. Propagule pressure is an event-level characteristic, that is it can differ for each introduced population (Duncan et al. 2003, Rouget et al. 2003).

- R -

**Range-expanding species:** Species which is expanding its geographical range by natural processes, by its biological traits and/or as a result of global environmental changes (Thévenot 2013).

**Recombinant community:** Community that is a mixture of native and exotic species whose the presence and the structure are mainly due to anthropic activities (Holden 2008).

- T -

**Trait:** A well-defined, measurable property of organisms, usually measured at the individual level and used comparatively across species (McGill et al. 2006).





## Annexes

---





**Table S1.1 :** Paramètres estimés de la population de perruches à collier sur la ville de Marseille, France. Les valeurs sont calculées sur la base de la variation d'effectifs saisonniers aux dortoirs. Obs. : observé, Mort. : mortalité saisonnière estimée : juvéniles = 0.116, immatures et adultes = 0.0513), Est. : estimé, Attend. : attendu, Juv. : juvéniles, Imm. : immatures, Prop. : proportion, Diff. : différences.

2014																
	Nombre total Obs.	Mort. totale Est.	Nombre total Attend.	Nombre Juv. Attend.	Nombre Imm. Attend.	Nombre adultes Attend.	Prop. Juv. Est.	Prop. Imm. Est.	Prop. adultes Est.	Mort. Juv. Est.	Mort. Imm. Est.	Mort. adultes Est.	Nombre femelles nicheuses	Nombre individus non nicheurs	Fécondité annuelle	Diff. Total Obs. Total Attend.
Automne	600	NA	NA	NA	NA	NA	0.39	0.2	0.41	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
2015																
Hiver	453	45.92	554.08	206.86	113.84	233.38	0.37	0.21	0.42	27.14	6.16	12.62				
Printemps	320	41.81	411.19	182.86	108.00	221.41	0.06	0.26	0.54	24.00	5.84	11.97	91.19	228.81		
Été	773	38.11	281.89	161.65	102.46	210.05	0.08	0.36	0.75	21.21	5.54	11.36			1.77	
Automne	697	34.78	738.22	142.90	97.21	199.27	0.03	0.13	0.27	18.75	5.26	10.78				41.22
2016																
Hiver	350	31.79	665.21	126.32	92.22	189.05	0.02	0.14	0.28	16.58	4.99	10.22				
Printemps	80	29.08	320.92	111.67	87.49	179.35	0.05	0.27	0.56	14.65	4.73	9.70	240.92	-160.92		
Été	1900	26.64	53.36	98.71	83.00	170.15	0.24	1.56	3.19	12.95	4.49	9.20			0.41	
Automne	1783	24.44	1875.56	87.26	78.74	161.42	0.01	0.04	0.09	11.45	4.26	8.73				92.56







## Annexe S2. Informations supplémentaires au Chapitre 3

**Table S2.1.:** Habitat classes and detailed descriptions extracted from the Urban Atlas geo-dataset (EEA 2014).

Habitat classes	Description
Agricultural and semi-natural areas	Minimum 1 ha. Arable land, Permanent crops, Pasture & natural grassland, Shrubs and/or herbaceous vegetation including transitional woodland, Moors and heathland, Beaches, dunes, sand, Bare rocks, Sparsely vegetated areas, Burnt areas, Snow and ice, Inland wetlands, Coastal wetlands.
Airports	Administrative area of airports, mostly fenced. Included are all airport installations: runways, buildings and associated land.
Construction sites	Minimum 0.25 ha. Spaces under construction or development, soil or bedrock excavations for construction purposes or other earthworks visible in the image.
Continuous urban fabric	Average degree of soil sealing: > 80%. Built-up areas and their associated land, if these areas are not suitable to be mapped separately with regard to the minimum mapping unit size. Buildings, roads and sealed areas cover most of the area; non-linear areas of vegetation and bare soil are exceptional.
Dense residential areas	Minimum 0.25 ha. Average degree of soil sealing: > 50 - 80%. Residential buildings, roads and other artificially surfaced areas.
Fast transit roads	Minimum 0.25 ha. Roads defined as “motorways”, and motorway rest and service areas and parking areas, only accessible from the motorways.
Forests	Minimum 1 ha. With ground coverage of tree canopy > 30%, tree height > 5 m, including bushes and shrubs at the fringe of the forest. Included are plantations such as Populus plantations, Christmas tree plantations; Forest regeneration / re-colonization: clear cuts, new forest plantations.
Green urban areas	Minimum 0.25 ha. Public green areas for predominantly recreational use such as gardens, zoos, parks, castle parks. Suburban natural areas that have become and are managed as urban parks. Forests or green areas extending from the surroundings into urban areas are mapped as green urban areas when at least two sides are bordered by urban areas and structures, and traces of recreational use are visible.
Industrial/commercial/public areas	Minimum 0.25 ha. Land cover: Artificial structures (e.g. buildings) or artificial surfaces (e.g. concrete, asphalt, tar, macadam, tarmac or otherwise stabilized surface, e.g. compacted soil, devoid of vegetation), occupy most of the surface. Included are associated areas, such as roads, sealed areas and vegetated areas, if these areas are not suitable to be mapped separately with regard to the minimum mapping unit size. Land use: Industrial, commercial, public, military or private units.
Isolated structures	Minimum 0.25 ha, Maximum 2 ha. Isolated artificial structures with a residential component, such as (small) individual farm houses and related buildings.
Land without use	Minimum 0.25 ha. Areas in the vicinity of artificial surfaces still waiting to be used or re-used. The area is obviously in a transitional position, “waiting to be used”. Waste land, removed former industry areas, (“brown fields”) gaps in between new construction areas or leftover land in the urban context (“green fields”). No actual agricultural or recreational use. No construction is visible, without maintenance, but no undisturbed fully natural or semi-natural vegetation




	(secondary ruderal vegetation). Also areas where the street network is already finished, but actual erection of buildings is still not visible.
Low residential areas	Minimum 0.25 ha. Average degree of soil sealing: 10 - 30%. Residential buildings, roads and other artificially surfaced areas. The vegetated areas are predominant, but the land is not dedicated to forestry or agriculture.
Mineral extraction and dump sites	Minimum 0.25 ha. Open pit extraction sites (sand, quarries) including water surface, Their protecting dikes and / or vegetation belts and associated land such as service areas, storage depots; Public, industrial or mine dump sites, raw or liquid wastes, legal or illegal, their protecting dikes and /or vegetation belts and associated land such as service areas.
Medium residential areas	Minimum 0.25 ha. Average degree of soil sealing: > 30 - 50%. Residential buildings, roads and other artificially surfaced areas. The vegetated areas are predominant, but the land is not dedicated to forestry or agriculture.
Port areas	Minimum 0.25 ha. Administrative area of inland harbours and sea ports. Infrastructure of port areas, including quays, dockyards, transport and storage areas and associated areas.
Railways and associated land	Minimum 0.25 ha. Railway facilities including stations, cargo stations and service areas.
Riparian areas	Minimum 1 ha. The visible water surface area on the EO data is delineated. EO data should be considered as a primary (guiding) data source. Sea; Lakes; Fish ponds (natural, artificial); Rivers, including channelled rivers; Canals. Examples are Reservoirs; Water courses or ponds with a strongly variable surface level. All water bodies and water courses visible in the imagery are mapped as long as they exceed an extent of 1 ha. Water courses are mapped continuously also when water surface is covered by vegetation.
Sport facilities	<i>Minimum 0.25 ha.</i> All sports and leisure facilities including associated land, whether public or commercially managed. Included Golf courses; Sports fields (also outside the settlement area); Camp grounds; Leisure parks; Riding grounds; Racecourses; Amusement parks; Swimming resorts etc.; Holiday villages ("Club Med"); Allotment gardens; Glider or sports airports, aerodromes without sealed runway; Marinas.
Street trees	<i>Minimum 0.25 ha.</i> Roads, crossings, intersections and parking areas, including roundabouts and sealed areas with "road surface".
Very low residential areas	Minimum 0.25 ha. Average degree of soil sealing: <10 %. Residential buildings, roads and other artificially surfaced areas. The vegetated areas are predominant, but the land is not dedicated to forestry or agriculture.







# Assessing the assessments: evaluation of four impact assessment protocols for invasive alien species

Anne Turbé<sup>1†\*</sup> , Diederik Strubbe<sup>2,3,4†</sup>, Emiliano Mori<sup>5</sup>, Martina Carrete<sup>6,7</sup>, François Chiron<sup>8</sup>, Philippe Clergeau<sup>9</sup>, Pablo González-Moreno<sup>10</sup>, Marine Le Louarn<sup>9,11</sup>, Alvaro Luna<sup>7</sup>, Mattia Menchetti<sup>12</sup>, Wolfgang Nentwig<sup>13</sup>, Liviu G. Pârâu<sup>14</sup>, Jose-Luis Postigo<sup>15</sup>, Wolfgang Rabitsch<sup>16</sup>, Juan Carlos Senar<sup>17</sup>, Simon Tollington<sup>18,19</sup>, Sonia Vanderhoeven<sup>20</sup>, Anne Weiserbs<sup>21</sup> and Assaf Shwartz<sup>22</sup>

<sup>1</sup>Independent Researcher, Chicago Boulevard, 32000 Haifa, Israel, <sup>2</sup>Center for Macroecology Evolution and Climate (CMEC), Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark, <sup>3</sup>Evolutionary Ecology Group, University of Antwerp, Antwerp, Belgium, <sup>4</sup>Terrestrial Ecology Unit, Ghent University, Ghent, Belgium, <sup>5</sup>Dipartimento di Scienze della Vita, Università degli Studi di Siena, Siena, Italy, <sup>6</sup>Department of Physical, Chemical and Natural Systems, University Pablo de Olavide, Sevilla, Spain, <sup>7</sup>Department of Conservation Biology (CSIC), Doñana Biological Station, Seville, Spain, <sup>8</sup>Ecologie Systématique Evolution, AgroParisTech, CNRS, Univ. Paris-Sud, Université Paris-Saclay, Orsay, France, <sup>9</sup>Museum National d'Histoire Naturel, Paris, France, <sup>10</sup>CABI, Bakeham Lane, Egham, UK, <sup>11</sup>IRD, LPED UMR\_D 151, University of Aix Marseille, Marseille, France, <sup>12</sup>Department of Biology, University of Florence, Florence, Italy, <sup>13</sup>Institute of Ecology and Evolution, University of Bern, Bern, Switzerland, <sup>14</sup>Institute of Pharmacy and Molecular Biotechnology, Department Biology, Heidelberg University, Heidelberg, Germany, <sup>15</sup>Department of Animal Biology, University of Malaga, Malaga, Spain, <sup>16</sup>Department of Biodiversity and Nature Conservation, Environment Agency Austria, Vienna, Austria, <sup>17</sup>Natural History Museum of Barcelona, Parc Ciutadella, Barcelona, Spain, <sup>18</sup>Durrell Institute of Conservation and Ecology, University of Kent, Canterbury, UK, <sup>19</sup>The North of England Zoological Society, Chester Zoo, Caughall Road, CH2 1LH Chester, UK, <sup>20</sup>Belgian Biodiversity Platform, Directorate General for Agriculture, Natural Resources and Environment, Service Public de Wallonie, Belgium, <sup>21</sup>Aves-Natagora, Département Études, Namur, Belgium, <sup>22</sup>Human and Biodiversity Research Lab, Faculty of Architecture and Town Planning, Technion, Haifa, Israel

†These authors contributed equally to this work.

\*Correspondence: Anne Turbé, Independent Researcher, Chicago Boulevard, 32000 Haifa, Israel.  
E-mail: aturbe@gmail.com

## ABSTRACT

**Aim** Effective policy and management responses to the multiple threats posed by invasive alien species (IAS) rely on the ability to assess their impacts before conclusive empirical evidence is available. A plethora of different IAS risk and/or impact assessment protocols have been proposed, but it remains unclear whether, how and why the outcomes of such assessment protocols may differ.

**Location** Europe.

**Methods** Here, we present an in-depth evaluation and informed assessment of the consistency of four prominent protocols for assessing IAS impacts (EICAT, GISS, Harmonia<sup>+</sup> and NNRA), using two non-native parrots in Europe: the widespread ring-necked parakeet (*Psittacula krameri*) and the rapidly spreading monk parakeet (*Myiopsitta monachus*).

**Results** Our findings show that the procedures used to assess impacts may influence assessment outcomes. We find that robust IAS prioritization can be obtained by assessing species based on their most severe documented impacts, as all protocols yield consistent outcomes across impact categories. Additive impact scoring offers complementary, more subtle information that may be especially relevant for guiding management decisions regarding already established invasive alien species. Such management decisions will also strongly benefit from consensus approaches that reduce disagreement between experts, fostering the uptake of scientific advice into policy-making decisions.

**Main conclusions** Invasive alien species assessments should take advantage of the capacity of consensus assessments to consolidate discussion and agreement between experts. Our results suggest that decision-makers could use the assessment protocol most fit for their purpose, on the condition they apply a precautionary approach by considering the most severe impacts only. We also recommend that screening for high-impact IAS should be performed on a more robust basis than current *ad hoc* practices, at least using the easiest assessment protocols and reporting confidence scores.

## Keywords

biological invasions, confidence, consensus assessment, invasive alien species, invasive species policy, monk parakeet (*Myiopsitta monachus*), ring-necked parakeet (*Psittacula krameri*).



## INTRODUCTION

Invasive alien species (IAS) are causing significant damage to the economy, society and the environment (Sala *et al.*, 2000; Blackburn *et al.*, 2014). Robust prioritization tools are therefore key to target the limited resources available for biosecurity and mitigation of high-impact IAS. Currently, a plethora of risk assessment protocols evaluating entry, exposure and consequence exists to determine which species are likely to have the strongest impacts in a risk assessment area. Despite the fact that common standards for risk analysis have been issued by international organizations such as the Food Agricultural Organisation, the World Organisation for Animal Health and the World Health Organisation, available protocols differ widely in their purpose, scope and methods, and each has its own way of characterizing IAS impacts (Sandvik *et al.*, 2012; Roy *et al.*, 2014; McGeoch *et al.*, 2015). The demand for proper, unequivocal characterization of IAS impacts is set to amplify in face of increased introductions and global trade, as the magnitude of expected IAS impacts is a key component to decide whether management actions are required. To ensure effective IAS prioritization and smart resource allocation, it is thus essential to know whether the severity of impacts assigned to a given IAS is consistent irrespective of the protocol used (Schrader *et al.*, 2012; Verbrugge *et al.*, 2012). For example, to identify a set of 'IAS of European concern', the recent and ambitious IAS legislation in the European Union endorses the use of any risk assessment protocol, and thus of their associated characterizations of impacts, that meets certain minimum requirements (European Union, 2014; Tollington *et al.*, 2015).

Comparative analyses of IAS impact characterizations obtained from different risk and/or impact assessment protocols are still largely missing in Europe (Essl *et al.*, 2011; Verbrugge *et al.*, 2012) but also world-wide (Dahlstrom *et al.*, 2011). Yet, evaluation of IAS impacts is usually fraught with a high level of uncertainty due to a multitude of confounding factors. For example, impact assessments must deal with a lack of data on impacts in the invaded range and an often poor understanding of the underlying mechanisms promoting these impacts (Hulme *et al.*, 2013; Kumschick *et al.*, 2015). Consequently, impact protocols tend to be of a qualitative or semi-quantitative nature and rely heavily on expert opinion (Heikkilä, 2008; Dahlstrom *et al.*, 2011; Strubbe *et al.*, 2011; Leung *et al.*, 2012; Verbrugge *et al.*, 2012). Expert opinion can, however, be prone to a range of biases, yet objective methods for eliciting expert judgement and minimizing cognitive limitations and overconfidence in expert judgements are rarely used (Knol *et al.*, 2010; Morgan, 2014; Sutherland & Burgman, 2015). Assessments also differ in the way impacts are defined, their geographical or temporal scales, the endpoint categories considered, as well as the specific scoring method applied (Verbrugge *et al.*, 2010, 2012; Sandvik *et al.*, 2012). Each of these differences in assumptions may have significant downstream effects on assigned impact scores, and consequently on policy and

management actions. In fact, there are no general, transparent and repeatable assessment procedures to ensure the consistent use of existing protocols.

Here, we evaluate the consistency among the impacts estimated from four prominent, generic risk or impact assessment protocols employing both a standard (individual-based) assessment procedure and a consensus (group-based) assessment procedure, as well as two different methods commonly used for scoring impacts. We do this for two parakeet species (Aves, Psittaciformes) at contrasting invasion stages in Europe: the ring-necked parakeet (RNP, *Psittacula krameri*), which is already widespread in Europe (Páráu *et al.*, 2016) and considered one of the continent's worst avian invaders (DAISIE, 2009; Kumschick & Nentwig, 2010), and the monk parakeet (MP, *Myiopsitta monachus*), which is rapidly expanding and reportedly causing damage to infrastructure and agriculture in its native and other invaded ranges (Strubbe *et al.*, 2011; Menchetti & Mori, 2014). This is the first in-depth study of this kind, and by focusing on two prominent avian invaders only, we are able to investigate not only the impact classifications assigned to invaders, but also how elicitation procedures affect the impact assessment process and its outcomes. We apply insights from expert appraisal of the four impact assessment protocols to formulate recommendations for carrying out robust and policy-relevant IAS impact assessments.

## METHODS

### Impact assessment protocols

We compared four prominent, generic risk or impact assessment protocols that can be applied at international, national or regional level to any taxonomic group and in any environment (EICAT, GISS, Harmonia<sup>+</sup> and NNRA, Table 1). We focused on these four generic impact assessment protocols because they are the closest to meeting the EU minimum requirements (Roy *et al.*, 2014) and are thus likely to be increasingly used in the future. Harmonia<sup>+</sup> and the NNRA are in fact full risk assessment protocols, as they not only consider IAS impacts, but also evaluate likelihood of introduction and spread. As we focus on IAS impacts here, we only carried out the impact assessment module of these two protocols. EICAT and GISS are impact-only protocols, and these were carried out fully.

Impact assessment protocols typically consider one to three broad categories of impacts (such as environmental, economic and social impacts), each of which addresses a number of different impact mechanisms (e.g. predation, human health) formulated in questions. The Generic Impact Scoring System (GISS) is a generic protocol that measures the environmental and economic impacts of invasive alien species in 12 impact categories, and the protocol has already been widely used to compare IAS impacts in different regions and across taxonomic groups (Kumschick & Nentwig, 2010; Nentwig *et al.*, 2010, 2016; Kumschick *et al.*, 2011; Vaes-



Petignat & Nentwig, 2014; Laverty *et al.*, 2015; van der Veer & Nentwig, 2015). The Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT) protocol was recently derived from GISS, but modified to classify species according to the magnitude of their detrimental environmental impacts, using a broad range of impact categories that correspond to the ones used by the IUCN Global Invasive Species Database (Blackburn *et al.*, 2014; Hawkins *et al.*, 2015). It considers 13 different environmental impact mechanisms, and the five levels of impacts are aligned and consistent across mechanisms. Harmonia<sup>+</sup> is designed to cover all types of IAS impacts in a unified framework aiming to be maximally compliant with international law (D'hondt *et al.*, 2015). It presents 18 questions on impacts, including environmental impacts, plant, animal and human health impacts, as well as impacts on infrastructure. It provides ample and precise guidance with every question and is envisioned to be used in a multi-expert set-up to reach consensus scores for as many criteria as possible. The NNRA was developed for Great Britain (Baker *et al.*, 2008) but has recently been updated and modified to be applicable to the whole EU. It is based on the EPPO risk assessment framework, which is recognized in international plant health regulations and comprises 18 questions on impacts, with a focus on potential biodiversity and ecosystem impacts.

These protocols have comparable scoring scales and coverage of different impact categories (except for EICAT, which covers only environmental impacts). Yet, even though all protocols instruct experts to score impacts under the assumption that the IAS under consideration occupies all suitable habitats in the assessed area (Baker *et al.*, 2008; Kumschick & Nentwig, 2010; Blackburn *et al.*, 2014; D'hondt *et al.*, 2015), protocols differ substantially in their underlying assumptions (Table 1). For example, the NNRA protocol gives emphasis to biodiversity and ecosystem impacts (Baker *et al.*, 2008), while Harmonia<sup>+</sup> concentrates on the mechanisms through which IAS cause impacts (D'hondt *et al.*, 2015). Protocols also differ in how confidence of evaluators is measured and how total impact scores are aggregated (Roy *et al.*, 2014). NNRA, GISS and Harmonia<sup>+</sup> consider impacts as additive by default but allow defining total impact based

on a species' most severe impact (i.e. based on the maximum impact score assigned to any question). Such precautionary impact scoring is the default approach in the EICAT protocol.

### Procedure for impact assessments

A formal expert elicitation procedure was used to carry out a European-level impact assessment for both parakeets during a two-day workshop. As there are no widely accepted procedures for carrying out expert elicitations, in order to present a transparent and repeatable assessment framework, we broadly followed the seven step approach recommended by Knol *et al.* (2010). The first step in this approach is the 'characterization of uncertainties', that is clarifying which type of uncertain information is to be elicited. Here, the issue is the need to robustly classify IAS according to their (expected) impacts before conclusive empirical evidence is available. We apply the invasion of Europe by ring-necked and monk parakeets, as case studies for which substantial uncertainties regarding impacts remain (Kumschick & Nentwig, 2010; Strubbe *et al.*, 2011).

The second step is to decide on the 'scope and format of the elicitation'. Given our decision to focus on an in-depth evaluation of two avian invaders using four protocols in order to elucidate how elicitation procedures affect impact assessment outcomes, we opted for a two-day workshop to which a number of experts were invited to attend. On the first day, experts were asked to perform impact assessments independently, followed by a group (consensus) elicitation on the second day. We decided to perform the individual assessments during the workshop to standardize the conditions and information among participants and ensure a common starting point for the consensus assessment.

The third step concerns the 'selection of experts'. Here, a well-balanced panel of 16 experts was put together, consisting of generalists (ecology/conservation,  $n = 6$ ), as well as subject-matter experts (parakeet biology,  $n = 6$ ) and normative experts (IAS policy/impact assessment,  $n = 4$ ). Note that this panel selection included experts with known differing opinions regarding parakeet impacts and the way invasive

**Table 1** Characteristics of the generic impact protocols used in this study. The protocols differ in how much they have been used, their coverage of the environmental (Env.), economic (Eco.) and social (Soc.) impacts.

Impact assessment protocol	Year of publication	Scoring system		Impact categories: no. questions			Applied to: no. species
		Impact	Confidence	Env.	Eco.	Soc.	
EICAT*	2014	5 levels	3 levels	12	0	0	415
GISS <sup>†</sup>	2010	5 levels	3 levels	6	3	3	350
Harmonia <sup>+‡</sup>	2015	5 levels (or 3)	3 levels	6	9	3	5
NNRA <sup>§</sup>	2008	5 levels	4 levels	5	8	4	125

\*Evans *et al.* (2016);

<sup>†</sup>Kumschick & Nentwig (2010); Nentwig *et al.* (2010, 2016);

<sup>‡</sup>D'hondt *et al.* (2015);

<sup>§</sup>Baker *et al.* (2008).



species policy should be conducted, thus ensuring the expert panel represented a breadth of perspectives. The panel also comprised experts with varying experience with the impact assessment protocols considered, from experts that had already used all protocols, to those that had only used one, or who knew about the protocols but had never used them, as well as to those who were completely unfamiliar with any of these protocols prior to the workshop.

In the fourth step, the '*design of the elicitation protocol*' must be carefully appreciated, to ensure that the format of the elicitation is fit for its purpose. The main design decisions we took were (1) to present the four assessment protocols considered here to the participating experts in a standardized Excel sheet format, (2) to ensure a uniform knowledge base prior to the elicitation, (3) to assign assessment protocols and species to experts in such a manner as to ensure equal coverage, and (4) to ensure the anonymity of the voting.

The fifth step relates to the '*preparation of the elicitation process*'. Two weeks prior to the workshop, experts were provided with the agenda for the 2 days, the four impact assessment protocol worksheets and accompanying formal guidance. All experts were provided with the same information prior to the workshop to ensure a uniform knowledge base. This included an overview document and more than 40 relevant publications (both peer-reviewed papers and grey literature such as NGO/governmental reports) as suggested preliminary evidence base. This database was not meant to be exhaustive, and experts were encouraged to complement and share any additional evidence they were aware of. Additionally, we leveraged the ParrotNet (<http://www.ke.nt.ac.uk/parrotnet/>) network to ask a member of each EU country with established parakeet populations to survey the literature on their impacts in their national language and to send a summary of any evidence found to the workshop coordinators.

A sixth step is then the actual '*elicitation of expert judgement*'. This is the two-day workshop that took place in March 2015, and which started with a presentation of the scope and purpose of the meeting, informing the experts about what would be expected from them during the 2 days. This involved a clarification of some essential definitions (e.g. risks vs. impacts), a brief presentation of each of the four impact assessment protocols and their main assumptions, as well as highlighting the potential sources of cognitive biases in expert judgement (e.g. anchoring biases, availability biases, representativeness biases) or of other forms of biases (e.g. motivational biases). A summary of evidence of parakeet impacts published in national languages was also presented. On the first day, experts were asked to independently complete as many impact assessments as possible in a given order, so as to ensure an even coverage of the four protocols and two parakeet species. Experts had the possibility to ask questions about each of the schemes to a reference person. On the second day, two separate consensus impact assessments were carried out for the RNP with the

Harmonia<sup>+</sup> and NNRA protocols, using a modified Delphi process with a structured elicitation procedure (Burgman *et al.*, 2011). For each question, a facilitator presented the distribution of answers from the independent assessments, summarized the available evidence, stimulated discussion and highlighted guidance for scoring impacts and confidence. All experts were then asked to vote simultaneously and anonymously, using 'clickers' (i.e. small handheld devices that record and transmit expert responses). After all evaluators had voted, a live visualization of the answers was presented. Consensus was assumed to be reached when two-thirds of the participants were in agreement. If no consensus was reached the first time, up to another two voting rounds were conducted, before which the facilitator stimulated further discussion to ensure the discrepancies reflected differences in expert judgement and were not due to overlooking or misinterpretation of evidence, nor to misunderstanding of the scoring rules (Knol *et al.*, 2010).

As a seventh, last step, a '*post-elicitation questionnaire*' was carried out. Two weeks after the workshop, experts were asked to fill out an online questionnaire to appraise the different protocols following a RACER evaluation framework (i.e. Relevant, Accepted, Credible, Easy and Robust (Lutter & Giljum, 2008)). The RACER framework was developed specifically to assess the value of scientific tools for use in policy-making (Lutter & Giljum, 2008). We devised 14 questions, four for the category Relevant (i.e. closely linked to the objectives to be reached), two for the category Accepted (i.e. by scientists and policymakers), three for the category Credible (i.e. for non-experts, unambiguous), one for the category Easy (i.e. easy to interpret and use) and four questions for the category Robust (e.g. the method can remain effective when applied to a variety of conditions, such as different taxonomic groups, data quality, scopes). Narrative summaries were provided for each RACER category, and respondents allocated a numerical score on a scale of 1 (criterion not fulfilled) to 5 (criterion fully fulfilled) to each question, supporting the visual presentation of the results in an easily readable overview summary table. The full questionnaire can be accessed via a link provided at the end of the acknowledgements section.

### Statistical analyses

We rescaled data for each question between 0 and 1 to compare impact estimates across protocols. This was done by calculating  $(V - V_{\min}) / (V_{\max} - V_{\min})$ , where  $V$  represents the impact score assigned to a question in the original dataset and min and max refer to the minimum and maximum scores attainable. For each of the four protocols, impact estimates were then aggregated into impact categories (total impact; environmental, economic and social impacts) in two ways, that is by taking the arithmetic mean (~additive impacts) and the maximum impacts (~impact defined on the basis of the most severe impact only). To test whether impact estimates varied among protocols and impact



categories, we included protocol and impact category and their interaction as fixed effects in a linear mixed model, with 'rater' (i.e. expert) as random effect (R library `LME4` (Bates *et al.*, 2014)). Statistical model structure was thus as follows: `lmer('impact estimate' ~ 'protocol' + 'impact category' + 'protocol: impact category' + (1|'rater'))`. Tukey's post hoc tests for multiple comparisons (protocols and categories) were carried out using the R library `MULTCOMP` (Hothorn *et al.*, 2008). Separate analyses were carried out for arithmetic mean and for maximum impacts, and for RNP versus MP. To test whether impact estimates assigned to ring-necked parakeets differed between the individual and consensus assessment, we applied a linear model that included protocol, category, assessment method (consensus versus individual) and their two- and three-way interactions; models structure was `lm(impact ~ 'protocol' + 'assessment method' + 'category' + 'protocol:category' + 'protocol: assessment method' + 'assessment method:category' + 'protocol: category:assessment method')`. Note that as the consensus assessments were anonymous, it was not possible to include rater identity as a random factor in this analysis. Agreement between participants was assessed using Cronbach's (R library `PSYCH` (Revelle, 2014)) and Krippendorff's alpha (R library `IRR` (Gamer *et al.*, 2012)). Both statistics vary from 0 to 1 and higher values indicate stronger agreement.

RACER responses were assessed with a linear mixed model with RACER category, protocol and their interaction as fixed effects, using RACER questions nested within experts as random effect. Model structure was `lmer('RACER response' ~ 'protocol' + 'RACER category' + 'protocol: RACER category' + (1|'rater'/'RACER question'))`. As RACER categories A ('accepted') and E ('easy') cover only one and two questions, respectively, we present the results of an analysis on the R, C and R categories only below (although results are similar when including all categories, see Appendix S1 in Supporting Information, RACER). For all models described above, normality of model residuals was tested and verified (i.e. Shapiro–Wilk  $W > 0.91$ ).

## RESULTS

### Consistency of results among protocols

When considering impacts as additive, we find that across methods, MP and RNP total impact scores (summarizing environmental, economic and social impacts) vary between 0.19 and 0.45 (on a potential scale of 0–1). Comparing these scores against previously published estimates of invasive bird impacts (see Table S1 and Appendix S1) designates both parakeets as low- to mid-level impact species in Europe, in line with previously published national or regional impact assessments (Fig. 1, Table S1 and Appendix S1). For both species, total impact scores derived from individual assessments were similar between NNRA and Harmonia<sup>+</sup>, and significantly higher than those obtained with the GISS protocol (Figs 1 & 2, Appendix S1). In fact, GISS consistently assigned

species the lowest impact scores across impact categories, although not all differences were statistically significant (Fig. 2, Appendix S1). The similarity between NNRA and Harmonia<sup>+</sup> total impacts, however, masks differences among impact categories. For example, according to the NNRA protocol, both parakeet species are anticipated to have a relatively high impact on the economy, whereas Harmonia<sup>+</sup> considers environmental impacts to be more severe. Note that according to the EICAT protocol (which focuses solely on environmental impacts), both species are considered to have a rather low impact on the environment. More consistent and low scores were obtained for impacts on society across all protocols (Figs 1 & 2, Appendix S1).

These additive impact results, however, contrast with protocol outcomes based only on species' most severe documented impacts. Employing maximum impact estimates not only resulted in higher impact scores across all impact categories, but also in a much higher consistency across impact protocols (Fig. 2, Appendix S1). The only remaining significant differences among protocols are that economic impacts of both species and the social impacts of MP were estimated to be lower according to GISS than according to NNRA and Harmonia<sup>+</sup> (EICAT does not consider these impact categories, Fig. 2, Appendix S1).

Apart from the estimated magnitude of impacts, our results show that the degree of confidence evaluators assigned to their judgements varied between impact protocols, but not between impact categories (Fig. 1, Appendix S1). NNRA confidence levels were consistently lower than those obtained for GISS and Harmonia<sup>+</sup> (as well as EICAT, when assessing confidence levels for environmental impacts, Fig. 1). Expert agreement regarding estimated impacts and associated confidence levels was generally high for both species and in particular for the RNP (i.e. Cronbach's alpha frequently  $> 0.7$ , Table 2, Appendix S1). Yet, according to Krippendorff's alpha, expert estimates were not reliable enough to allow for strong conclusions (i.e. all alpha  $< 0.8$ , Table 2, Appendix S1).

### Consensus assessment vs. independent assessment

The consensus assessment did not significantly modify RNP impact scores ( $P = 0.69$ ) or experts' confidence levels ( $P = 0.23$ ) with the NNRA protocol, but it resulted in significantly higher impact scores ( $P < 0.001$ ) and a reduced degree of confidence in the estimates with Harmonia<sup>+</sup> ( $P = 0.031$ , Fig. 1, Appendix S1). The agreement among experts increased according to Cronbach's alpha (all  $\alpha > 0.73$ ) and strongly according to Krippendorff's alpha (all  $\alpha > 0.74$ ), although agreement remained low regarding confidence estimates (Table 2, Appendix S1).

### RACER evaluation

All protocols were viewed by the workshop participants as reasonably comprehensive, but they performed differently across the set of RACER criteria. Harmonia<sup>+</sup> performed best, closely followed by GISS, and both protocols were generally thought





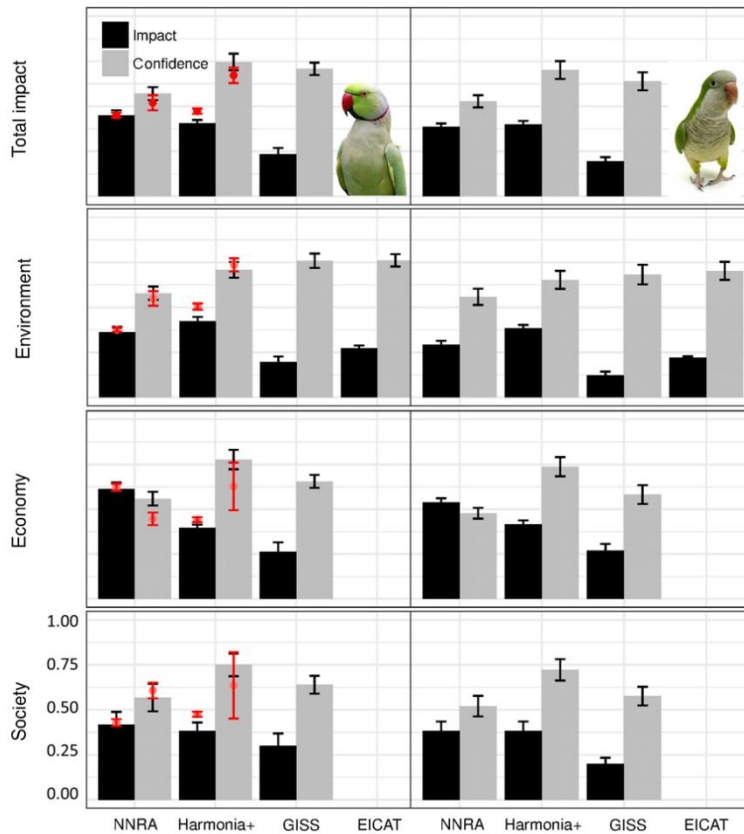


Figure 1 Plot of additive impact scores  $\pm$  SE (black) and confidence (grey) for ring-necked parakeet (*Psittacula krameri*, RNP, left) and monk parakeet (*Myiopsitta monachus*, MP, right) derived from independent assessments. The results of the consensus assessment are shown in red. [Colour figure can be viewed at [wileyonlinelibrary.com](http://wileyonlinelibrary.com)]

	Max	NNRA	Harmonia <sup>+</sup>	GISS		Max	Harmonia <sup>+</sup>	NNRA	GISS
Environmental impacts	Mean	Harmonia <sup>+</sup>	>	NNRA	>	EICAT	>	GISS	
	Max	NNRA		Harmonia <sup>+</sup>		EICAT		GISS	
Economic impacts	Mean	NNRA	>	Harmonia <sup>+</sup>		GISS			
	Max	NNRA		Harmonia <sup>+</sup>	>	GISS			
Societal impacts	Mean	NNRA		Harmonia <sup>+</sup>		GISS			
	Max	Harmonia <sup>+</sup>		NNRA		GISS			

	Max	Harmonia <sup>+</sup>	>	NNRA		GISS
Environmental impacts	Mean	Harmonia <sup>+</sup>	>	NNRA	>	EICAT
Economic impacts	Mean	NNRA	>	Harmonia <sup>+</sup>	>	GISS
Societal impacts	Mean	NNRA		Harmonia <sup>+</sup>		GISS
	Max	Harmonia <sup>+</sup>		NNRA	>	GISS

Figure 2 Ranking of the impact scores of the ring-necked parakeet (*Psittacula krameri*, RNP, left panel) and the monk parakeet (*Myiopsitta monachus*, MP, right panel) if impacts are considered additive (arithmetic mean) or if the most severe impacts are defining (maximum values). The underline indicates that no significant differences were detected between protocols, while > indicates the average estimated impacts were significantly different (see Appendix S1 for details). [Colour figure can be viewed at [wileyonlinelibrary.com](http://wileyonlinelibrary.com)]

to be more credible than the other two. NNRA earned the lowest appraisal across all categories (Table 3, Appendix S1, all Tukey's HSD  $P < 0.001$ ). Harmonia<sup>+</sup> was considered the most robust protocol, notably in terms of estimation procedures and methodology, while GISS and EICAT were considered the easiest to use (Table 3, Appendix S1).

## DISCUSSION

The choice of acting against an invasive alien species, including the choice of no action, must be made before conclusive

scientific evidence is available, as in many policy-related decisions (Morgan *et al.*, 1992). This requires unambiguous identification of likely high-impact invaders. Using four prominent assessment protocols, we find that the RNP and MP cannot be assigned unequivocally to a consistent impact level. Apparent consistency in total scores masks discrepancies due to contrasting emphasis on different impact categories, how the assessments are conducted and the scores aggregated. Only when assessing species based on their most severe documented impacts, impact protocols yield largely consistent outcomes. Our findings suggest that clear guidelines, closed-



**Table 2** Expert agreement regarding ring-necked parakeet (*Psittacula krameri*) impacts (and associated expert confidence) across assessment protocols, as measured by Cronbach's and Krippendorff's alpha, for independent assessments and when applying a consensus approach. Higher values indicate stronger agreement.

RNP	Cronbach				Krippendorff			
	Impact		Confidence		Impact		Confidence	
	Independent	Consensus	Independent	Consensus	Independent	Consensus	Independent	Consensus
EICAT*	0.58	x	0.74	x	0.27	x	0.14	x
GISS	0.82	x	0.77	x	0.31	x	0.16	x
Harmonia <sup>+</sup>	0.68	0.85	0.89	0.97	0.44	0.79	0.09	0.30
NNRA	0.91	0.93	0.74	0.97	0.42	0.84	0.04	0.27

\*Calculated for environmental impacts only; x: consensus assessment not performed for these protocols because of time constraints (see main text).

ended questions and the use of a consensus approach can considerably improve consistency among assessment outcomes.

Assessment protocols introduce several implicit biases in the evaluation of IAS impacts. First, questions related to a given impact mechanism may not be independent. For example, while GISS and EICAT ask only one question about competition with native species and impact upon agriculture, NNRA involves three closely related questions. Given that the main impacts of parakeets relate to damage to agriculture and competition with native species, this dependence leads to high-impact scores on each of these related questions,

resulting in higher arithmetic (i.e. additive) mean scores. Second, each protocol puts a higher emphasis on certain aspects of impacts. For example, while Harmonia<sup>+</sup> is similar to GISS and EICAT regarding emphasis on competition and agricultural damage, it stresses the potential consequences of parasite and pathogen transmission more strongly than GISS does, leading to a higher score on environmental impacts. Indeed, both RNP and MP are known to act as hosts for a number of potentially harmful pathogens and parasites (Strubbe *et al.*, 2011; Mori *et al.*, 2015), although actual disease transmission has yet to be observed. Finally, the wording

**Table 3** Summary results from the evaluation of the comprehensiveness of the different protocols according to RACER (Relevant, Accepted, Credible, Easy and Robust) criteria. The results show the weighted average of scores per subcategory and average summary scores per category in bold.

CRITERION	RACER criteria															Summary comprehensiveness	n				
	Relevant	Minimum standard	Coverage	Applicability at EU level	Sensitive	Accepted	Academics	Policy-Makers	Credible	Unambiguous	Repeatable	Transparent	Easy	Expertise	Robust			Clear	Robust estimation procedure	Quantification of uncertainty	Timeframes
EICAT	3.45	2.9	3.4	4.7	2.8	2.8	3.1	2.5	3.5	3.7	2.5	4.3	4.3	4.3	3.7	4.3	3.6	3.3	3.5	3.5	12
GISS	3.8	3.9	4.1	4.7	2.5	3.1	3.3	2.8	4.1	4.3	3.7	4.4	4.3	4.3	3.5	4.2	3.4	3.2	3.1	3.8	10
Harmonia <sup>+</sup>	4.08	3.9	4.6	4.8	3.0	3.6	3.9	3.3	4.4	4.5	4.0	4.6	3.6	3.6	4.2	4.2	4.6	4.6	3.5	4.0	11
NNRA	3.68	3.8	4.2	3.9	2.8	3.1	2.4	3.7	3.5	3.8	3.0	3.8	3.6	3.6	3.6	3.5	3.4	3.4	4.2	3.5	13

Legend	<span style="background-color: red; color: white; padding: 2px;">1</span> Criterion not fulfilled	<span style="background-color: green; color: white; padding: 2px;">4</span> Criterion mostly fulfilled
	<span style="background-color: orange; color: white; padding: 2px;">2</span> Criterion partly fulfilled	<span style="background-color: lightgreen; color: white; padding: 2px;">5</span> Criterion fully fulfilled
	<span style="background-color: yellow; color: black; padding: 2px;">3</span> Criterion moderately fulfilled	



of the questions may lead to different interpretations between different assessors and bias the assessments.

Our results suggest that a number of simple aspects related to the structure and the language of the impact assessment protocol can improve the consistency of outcomes (see also Verbrugge *et al.*, 2012). Harmonia+ and GISS were most appreciated by the workshop experts and were considered the most 'credible', whereas NNRA scored the lowest and consistently produced the lowest confidence scores. We argue that this is probably related to the question form and language clarity, as experts' confidence tends to be lower with broad, open-ended questions than with more targeted choice questions (Ibabe & Sporer, 2004). Experts may be more reluctant to express strong confidence to general questions regarding impacts upon 'biodiversity', such as phrased in the NNRA. In contrast, higher confidence scores may be more easily assigned when questioned on specific impact mechanisms (such as competition with native species). GISS and EICAT protocols were considered the easiest to use, probably because both protocols contained brief, self-contained guidance within each question, and the questions were based on hierarchical statements clearly specifying the context and reference situation.

Experts use various heuristics when assessing uncertain information, which may introduce bias in the outcomes (Morgan *et al.*, 1992). We found, as has been shown in other fields (Burgman *et al.*, 2011; Morgan, 2014), that experts may have placed greater confidence in their judgement than fully warranted. They generally had high confidence in the impact estimates they provided, both for the relatively data-poor MP and for the relatively better-studied RNP. Although both parakeet species have been observed in Europe since the seventies, doubts remain about the magnitude of their impacts. While some studies evidence impacts on native fauna due to competition for nesting cavities or food for RNP and, for MP, predominantly anecdotal evidence about agricultural and infrastructure damage (Menchetti & Mori, 2014; Senar *et al.*, 2016), it is unclear whether and how such locally measured impacts translate into significant damages or native species population declines at regional to biogeographical scales. Interestingly, while the magnitude of impacts and the confidence estimates assigned by the experts remained largely unchanged in the consensus assessment, significantly lower confidence estimates were obtained for Harmonia+ than in the independent assessments. This could be a moderating effect of the discussion, or more likely due to a better understanding of the protocol, because the facilitator helped minimize linguistic uncertainty.

The consensus assessment considerably reduced disagreement among experts. The expert panel represented a breadth of perspectives and when given the opportunity to listen to one another and cross-examine reasoning and data in a structured process, experts converged to similar judgements, as found in other studies (Burgman *et al.*, 2011). It is recognized that misunderstandings can occur and result in arbitrary disagreements when the language used is ambiguous or vague, or insufficient baseline reference or context is

provided (Carey & Burgman, 2008). In the consensus assessment, the facilitator helped minimize such linguistic uncertainty. Accordingly, while discussions allowed to calibrate expert responses according to the protocol guidelines, they also provided an opportunity to share any evidence that might not have been known by everyone and to discuss the quality of the evidence base. Experts were alerted to the presence of potential sources of cognitive biases, such as anchoring and availability biases that may lead assessors to rely too heavily on the first piece of information offered, or to base their judgements on immediate examples that come to mind (Knol *et al.*, 2010). Along with the anonymity of the voting process, this should have minimized such influences, and remaining differences most likely reflect valuable differences in opinions (Knol *et al.*, 2010; Morgan, 2014). Consensus assessments are thus useful to gain higher expert endorsement for uptake into policy decisions. The exact source of remaining disagreements is also important to flag for decision-makers, so that they can factor in risk elements or design alternatives to address these dissensions.

The choice of aggregation method has strong implications on the magnitude of impact assigned to IAS. Lower total impact scores are obtained when impacts are considered additive, whereas higher impact estimates result from ranking species on the basis of their most severe (maximum) impact. While the maximum impact approach may be a justifiable application of the precautionary principle, it lowers the discriminative power by causing the impact scores to be highly skewed towards the maximum score attainable (D'hondt *et al.*, 2015). Additive impact scoring on the other hand has an inherent moderating effect (Holt, 2006; D'hondt *et al.*, 2015). This suggests that both scoring approaches convey somewhat different and complementary information. Maximum impact scoring may be especially well suited to horizon scanning exercises as the cost of erroneously allowing the introduction or spread of a high-impact invader is likely to be substantial. Maximum approaches could thus be used to identify and prevent the introduction of IAS with potentially high impacts, or for the rapid management of recently established and geographically restricted IAS. Given the large costs typically associated with managing or eradicating widespread IAS, the more discerning additive scoring approaches may be most suited to guide management decisions in these cases.

## CONCLUSIONS AND RECOMMENDATIONS FOR IAS POLICY AND MANAGEMENT

We show that when IAS are evaluated based on their most severe documented impacts (as recommended by Blackburn *et al.*, 2014), the four generic protocols applied in this study yield consistent results, irrespective of the assessment method (individual vs. group consensus). This suggests that while aggregating scores on the basis of maximum impacts could err on the side of caution, such a scoring does allow policy and decision-makers to use the protocol that best fits their



means and needs. Additive scoring approaches are complementary and may be particularly relevant for deciding how to prioritize actions on already established IAS. When screening for potential high-impact IAS, published impact assessment protocols are seldom used and evaluators often rely on a limited set of *ad hoc* questions (Roy *et al.*, 2014, 2015). A more robust approach would consist in using the easiest protocols and accounting for confidence scores. Low expert confidence can, under the precautionary principle, be regarded as a reason to argue for action against the species under consideration. While our in-depth focus on two avian invaders allows us to uncover how assessment procedures can influence protocol outcomes, we should acknowledge that further testing of our conclusions on a larger number of species and taxonomic groups is needed. Many invasive species are even less studied than RNP and MP, and only a larger scale assessment can reveal how different protocols handle more severe data uncertainty. However, in any case, IAS assessments should take advantage of the capacity of consensus assessments to consolidate discussion and agreement between experts, and perform a critical appraisal of the (evidence for) mechanisms underlying invasive species impacts.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

This study is a joint effort from a workshop organized under COST European Cooperation in Science and Technology Actions ParrotNet (ES1304) and Alien Challenge (TD1209). We would also like to thank two anonymous referees for helpful comments on an earlier version of this manuscript. D.S. is currently funded by a Marie Skłodowska-Curie Action under the Horizon 2020 call (H2020-MSCA-IF-2015, grant number 706318) and acknowledges the Danish National Research Foundation for support to the Center for Macroecology, Evolution and Climate (grant number DNRF96). J.C.S. was supported by funds from the Ministry of Economy and Competitiveness, Spanish Research Council (CGL-2016-79568-C3-3-P).

#### REFERENCES

- Baker, R.H.A., Black, R., Copp, G.H. *et al.* (2008) The UK risk assessment scheme for all non-native species. *Biological Invasions – from ecology to conservation* (ed. by W. Rabitsch, F. Essl & F. Klingenstein), NEOBIO7: pp. 46–57.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2014) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Blackburn, T.M., Essl, F., Evans, T. *et al.* (2014) A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLoS Biology*, **12**, e1001850.
- Burgman, M.A., Carr, A., Godden, L., Gregory, R., McBride, M., Flander, L. & Maguire, L. (2011) Redefining expertise and improving ecological judgment. *Conservation Letters*, **4**, 81–87.
- Carey, J.M. & Burgman, M.A. (2008) Linguistic uncertainty in qualitative risk analysis and how to minimize it. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1128**, 13–17.
- Dahlstrom, A., Hewitt, C.L. & Campbell, M.L. (2011) A review of international, regional and national biosecurity risk assessment frameworks. *Marine Policy*, **35**, 208–217.
- DAISIE (2009) *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- D'hondt, B., Vanderhoeven, S., Roelandt, S., Mayer, F., Versteirt, V., Adriaens, T., Ducheyne, E., San Martin, G., Grégoire, J.-C., Stiers, I., Quoilin, S., Cigar, J., Heughebaert, A. & Branquart, E. (2015) Harmonia + and Pandora +: risk screening tools for potentially invasive plants, animals and their pathogens. *Biological Invasions*, **17**, 1869–1883.
- Essl, F., Nehring, S., Klingenstein, F., Milasowszky, N., Nowack, C. & Rabitsch, W. (2011) Review of risk assessment systems of IAS in Europe and introducing the German-Austrian Black List Information System (GABLIS). *Journal for Nature Conservation*, **19**, 339–350.
- European Union (2014) *Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species*. Brussels.
- Evans, T., Kumschick, S. & Blackburn, T.M. (2016) Application of the Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT) to a global assessment of alien bird impacts. *Diversity and Distributions*, **22**, 919–931.
- Gamer, M., Lemon, J., Fellows, I. & Singh, P. (2012) irr: Various coefficients of interrater reliability and agreement. R package version 0.84. Internet resource: <http://CRAN.R-project.org/package=irr> (Verified April 10, 2013).
- Hawkins, C.L., Bacher, S., Essl, F., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Kühn, I., Kumschick, S., Nentwig, W., Pergl, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Richardson, D.M., Vilà, M., Wilson, J.R.U., Genovesi, P. & Blackburn, T.M. (2015) Framework and guidelines for implementing the proposed IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT). *Diversity and Distributions*, **21**, 1360–1363.
- Heikkilä, J. (2008) A review of risk prioritisation schemes of pathogens, pests and weeds: principles and practices. *Agricultural and Food Science*, **20**, 15–28.
- Holt, J. (2006) Score averaging for alien species risk assessment: a probabilistic alternative. *Journal of Environmental Management*, **81**, 58–62.
- Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P. (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, **50**, 346–363.
- Hulme, P.E., Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J., Schaffner, U. & Vilà, M. (2013) Bias and error in understanding plant invasion impacts. *Trends in Ecology and Evolution*, **28**, 212–218.
- Ibabe, I. & Sporer, S.L. (2004) How you ask is what you get: on the influence of question form on accuracy and confidence. *Applied Cognitive Psychology*, **18**, 711–726.
- Knol, A.B., Slottje, P., van der Sluijs, J.P. & Lebret, E. (2010) The use of expert elicitation in environmental health



- impact assessment: a seven step procedure. *Environmental Health*, **9**, 19.
- Kumschick, S. & Nentwig, W. (2010) Some alien birds have as severe an impact as the most effectual alien mammals in Europe. *Biological Conservation*, **143**, 2757–2762.
- Kumschick, S., Alba, C., Hufbauer, R.A. & Nentwig, W. (2011) Weak or strong invaders? A comparison of impact between the native and invaded ranges of mammals and birds alien to Europe. *Diversity and Distributions*, **17**, 663–672.
- Kumschick, S., Bacher, S., Evans, T., Marková, Z., Pergl, J., Pyšek, P., Vaes-Petignat, S., van der Veer, G., Vilà, M. & Nentwig, W. (2015) Comparing impacts of alien plants and animals in Europe using a standard scoring system. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 552–561.
- Laverty, C., Nentwig, W., Dick, J.T.A. & Lucy, F.E. (2015) Alien aquatics in Europe: assessing the relative environmental and socioeconomic impacts of invasive aquatic macroinvertebrates and other taxa. *Management of Biological Invasions*, **6**, 341–350.
- Leung, B., Roura-Pascual, N., Bacher, S., Heikkilä, J., Brotons, L., Burgman, M.A., Dehnen-Schmutz, K., Essl, F., Hulme, P.E., Richardson, D.M., Sol, D. & Vilà, M. (2012) TEASIng apart alien species risk assessments: a framework for best practices. *Ecology Letters*, **15**, 1475–1493.
- Lutter, S. & Giljum, S. (2008) *Development of RACER evaluation framework*. ERA-NET SKEP Project EIPOT. <http://www.eipot.eu> [accessed September 2016].
- McGeoch, M.A., Genovesi, P., Bellingham, P.J., Costello, M.J., McGrannachan, C. & Sheppard, A. (2015) Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. *Biological Invasions*, **18**, 299–314.
- Menchetti, M. & Mori, E. (2014) Worldwide impact of alien parrots (Aves Psittaciformes) on native biodiversity and environment: a review. *Ethology, Ecology & Evolution*, **26**, 172–194.
- Morgan, M.G. (2014) Use (and abuse) of expert elicitation in support of decision making for public policy. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **111**, 7176–7184.
- Morgan, M.G., Henrion, M. & Small, M. (1992) *Uncertainty: a guide to dealing with uncertainty in quantitative risk and policy analysis*. Cambridge University Press, New-York, USA.
- Mori, E., Ancillotto, L., Groombridge, J., Howard, T., Smith, V.S. & Menchetti, M. (2015) Macroparasites of introduced parakeets in Italy: a possible role for parasite-mediated competition. *Parasitology Research*, **114**, 3277–3281.
- Nentwig, W., Kühnel, E. & Bacher, S. (2010) A generic impact-scoring system applied to alien mammals in Europe. *Conservation Biology*, **24**, 302–311.
- Nentwig, W., Bacher, S., Pyšek, P., Vilà, M. & Kumschick, S. (2016) The generic impact scoring system (GISS): a standardized tool to quantify the impacts of alien species. *Environmental Monitoring and Assessment*, **188**, 1–13.
- Pârâu, L.G., Strubbe, D., Mori, E., Menchetti, M., Ancillotto, L., van Kleunen, A., White, R.L., Luna, Á., Hernández-Brito, D., Louarn, M.L., Clergeau, P., Albayrak, T., Franz, D., Braun, M.P., Schroeder, J. & Wink, M. (2016) Rose-ringed parakeet populations and numbers in Europe: a complete overview. *The Open Ornithology Journal*, **9**, 1–13.
- Revelle, W. (2014) psych: Procedures for personality and psychological research. R package version. Northwestern University, Evanston, Illinois, USA.
- Roy, H.E., Schonrogge, K., Dean, H.J., Peyton, J.M., Branquart, E., Vanderhoeven, S., Copp, G., Stebbing, P., Kenis, M., Rabitsch, W., Essl, F., Schindler, S., Brunel, S., Kettunen, M., Mazza, L., Nieto, A., Kemp, J., Genovesi, P., Scalera, R. & Stewart, A. (2014) *Invasive alien species – framework for the identification of invasive alien species of EU concern*. ENV.B.2/ETU/2013/0026, Brussels, European Commission.
- Roy, H.E., Adriaens, T., Aldridge, D.C., Bacher, S., Bishop, J.D.D., Blackburn, T.M., Branquart, E., Brodie, J., Carbone, C., Cook, E.J. et al. (2015) *Invasive alien species – prioritising prevention efforts through horizon scanning*. ENV.B.2/ETU/2014/0016, Brussels, European Commission.
- Sala, O.E., Chapin, F.S. III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Sandvik, H., Sæther, B.-E., Holmern, T., Tufto, J., Engen, S. & Roy, H.E. (2012) Generic ecological impact assessments of alien species in Norway: a semi-quantitative set of criteria. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 37–62.
- Schrader, G., MacLeod, A., Petteer, F., Baker, R.H.A., Brunel, S., Holt, J., Leach, A.W. & Mumford, J.D. (2012) Consistency in pest risk analysis—how can it be achieved and what are the benefits? *EPPPO Bulletin*, **42**, 3–12.
- Senar, J.C., Domènech, J., Arroyo, L., Torre, I. & Gordo, O. (2016) An evaluation of monk parakeet damage to crops in the metropolitan area of Barcelona. *Animal Biodiversity and Conservation*, **39**, 141–145.
- Strubbe, D., Shwartz, A. & Chiron, F. (2011) Concerns regarding the scientific evidence informing impact risk assessment and management recommendations for invasive birds. *Biological Conservation*, **144**, 2112–2118.
- Sutherland, W.J. & Burgman, M. (2015) Policy advice: use experts wisely. *Nature*, **526**, 317–318.
- Tollington, S., Turbé, A., Rabitsch, W., Groombridge, J.J., Scalera, R., Essl, F. & Shwartz, A. (2015) Making the EU legislation on invasive species a conservation success. *Conservation Letters*, doi:10.1111/conl.12214.
- Vaes-Petignat, S. & Nentwig, W. (2014) Environmental and economic impact of alien terrestrial arthropods in Europe. *NeoBiota*, **22**, 23–42.
- van der Veer, G. & Nentwig, W. (2015) Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system. *Ecology of Freshwater Fish*, **24**, 646–656.



- Verbrugge, L.N.H., Leuven, R. & van der Velde, G. (2010) Evaluation of international risk assessment protocols for exotic species. *Reports Environmental Science*, **352**, 1–54.
- Verbrugge, L., van der Velde, G., Hendriks, J., Verreycken, H. & Leuven, R. (2012) Risk classifications of aquatic non-native species: application of contemporary European assessment protocols in different biogeographical settings. *Aquatic Invasions*, **7**, 49–58.

#### SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

**Table S1** Comparison of published national and regional impact assessments of the Ring-Necked Parakeet (RNP) and the Monk Parakeet (MP) with different impact protocols

**Appendix S1** Full statistical results of all analyses conducted (excel file)

#### BIOSKETCH

This research was conducted as part of the Parrotnet COST action <https://www.kent.ac.uk/parrotnet> and a contribution to Working Group 1 activities led by A.S., looking at parakeet impacts on society/economy/environment, and public perception.

Author contributions: A.T., D.S. and A.S. conceived the ideas; A.T., D.S., E.M. and A.S. prepared the data, organized and ran the workshop; P.G.M shared the datasheets prepared for Alien Challenge; all co-authors but P.G.M., W.N. and J.C.S., conducted impact assessments during the workshop; D.S. and A.T. analysed the data; and A.T., D.S. and A.S. led the writing.

---

Editor: Franz Essl



## Crédits photographiques

---

### Introduction générale

- Perruche à collier *Psittacula krameri* ©J.G. Keulemans
- **Encadré 2** : (a) Conure veuve ©M. Le Louarn, (b) Perruche Alexandre ©M. Dans, (c) Loriqueur arc-en-ciel ©WikimediaCommons, (d) Cacatoès à huppe jaune ©Commons Wikipédia, (e) Perruche à collier ©M. Le Louarn.

### Chapitre 1

- Perruche à collier *Psittacula krameri* ©WikimediaCommons
- **Figure 7** : (a) Mâle adulte ©WikimediaCommons, (b) Mâle et femelle adulte ©WikimediaCommons, (c) Juvénile ©C. Cottaz, (d) Mâle bleu ©R. Weimer, (e) Immature ©M. Le Louarn.
- **Figure 11** : Peinture murale de rue ©L. Masai, Londres

### Chapitre 2

- Vol de perruches à collier au dortoir ©A. Salmon

### Chapitre 3

- Perruche à collier femelle dans une cavité ©C. Cottaz
- **Figure 21** : Dortoir de perruches à collier à Bruxelles, Belgique ©M. Le Louarn
- **Figure 21** : Dortoir de perruches à collier à Heidelberg, Allemagne ©M. Le Louarn

### Chapitre 4

- Juvéniles de perruche à collier ©C. Cottaz
- **Encadré 3** : Œil d'Ara bleu *Ara ararauna* ©WikimediaCommons

### Chapitre 5

- Perruche à collier ©V. Brincat

### Synthèse générale

- Perruche à collier femelle dans une cavité ©M. Le Louarn







## Résumé

Les milieux urbanisés constituent des systèmes particuliers, sous dominance anthropique, aux caractéristiques spécifiques tant en termes de composantes biotiques qu'abiotiques. Lieu privilégié d'introduction d'espèces exotiques, l'étude des mécanismes qui régissent le succès d'établissement et d'expansion de ces espèces apparaît primordial pour l'appréhension de leurs potentiels impacts et la compréhension de ces néo-systèmes. Ce travail de thèse a pour objet d'étude la Perruche à collier *Psittacula krameri*, un Psittacidé largement introduit en Europe et dont l'expansion spatiale et démographique soulève des interrogations quant à ses impacts potentiels dans les zones d'introductions. Les objectifs de ces travaux relèvent de l'étude des facteurs qui peuvent influencer le succès d'établissement de cette espèce en milieu urbain, par l'analyse de la sélection de l'habitat à l'étude des traits comportementaux, et par l'exploration des récentes avancées technologiques et statistiques dans l'acquisition de données spatiales et temporelles. Les résultats montrent que la sélection de l'habitat est associée aux activités humaines, de par la préférence de l'espèce pour les zones urbanisées et les espaces verts urbains, dans lesquels l'espèce semble être attirée par les lumières artificielles et les espèces végétales exotiques. La comparaison de la sélection de l'habitat avec une espèce native en expansion, le Choucas des tours *Corvus monedula*, a permis d'étayer cette hypothèse, la Perruche à collier étant contrainte spatialement aux zones suburbaines dans sa distribution potentielle future tandis que le Choucas pourrait être capable de s'étendre aux zones les plus urbanisées. Une approche expérimentale et éthologique a permis de mettre en lumière le comportement agressif de la Perruche à collier et une monopolisation passive des ressources alimentaires, suggérant un avantage compétitif sur les espèces natives, accentué par un chevauchement de niche temporelle et un comportement d'évitement des espèces natives face à la Perruche à collier. L'ensemble des résultats de cette thèse laisse présager un potentiel de forte croissance démographique des populations de perruches à collier et contribue aux connaissances nécessaires pour comprendre les mécanismes qui régissent l'établissement et le succès des espèces en expansion, native et exotique, tant au travers de l'étude spatiale que comportementale.

**Mots-clés :** Ecologie des populations; Milieu urbain; Espèces Exotiques Envahissantes; Systèmes d'Information Géographique; Télédétection; Traits comportementaux; Sélection de l'habitat.

## Abstract

Urban areas are human-dominated systems, with specific characteristics, from abiotic to biotic components, and a privileged place for the introduction of exotic species. Identifying the mechanisms which may allow invasive species to establish and spread is not only a scientific question of interest but also a crucial knowledge to acquire for the management of these species. This thesis work focuses on the ring-necked parakeet, *Psittacula krameri*, a Psittacine species widely introduced throughout Europe and for which the spatial expansion and demographic growth have raised concerns about its potential impacts in the introduced range. This thesis aimed to study factors underlying the spatiotemporal distribution and which may explain the urban success of this species, from the analysis of habitat selection to behavioral traits, and by the exploration of the recent technological and statistical improvements in the acquisition and analysis of spatiotemporal data. Results showed that habitat selection is closely related to anthropic activities, the species showing a clear preference for suburban zones and green urban areas in which the species seems to be attracted by artificial lights and exotic tree species. Using the Western jackdaw, a native range-expanding and co-occurring species, distribution modelling allowed to predict the potential future distribution and showed that, while the jackdaw may spatially expand in the more urbanized part of the city, the ring-necked parakeet may be restricted to suburban areas in the future. An ethological experiment highlighted the agonistic behavior of the ring-necked parakeet and a passive monopolization of resources, suggesting a competitive advantage over native species, exacerbated by temporal niche overlap and avoidance behavior by native species. This thesis suggests that parakeets have the potential to reach high numbers in urban areas and the overall findings provide further insight into the mechanisms allowing the establishment and spread of expanding species, native and exotic, through spatial and behavioral factors.

**Key-words:** Population Ecology; Urban areas; Invasive species; Geographic Information System; Remote Sensing; Behavioral traits; Habitat selection.