

Oiseaux et réchauffement climatique

Quels sont les impacts du réchauffement climatique sur les oiseaux ?

Par Léa Perego
BGVN 3

Travail de recherche présenté à

Mr GIRARD Thomas - Chargé de cours "Méthodologie de Travaux de Recherche"



EGPN - Toulouse
le 13 Mars 2024

Table des matières

Introduction.....	1
I. Impact sur la phénologie.....	2
II. Impact sur les populations.....	5
A. Distribution.....	5
B. Taille des populations.....	6
III. Impact sur la reproduction.....	7
IV. Impact sur l'écologie.....	8
Conclusion.....	9
Résumé en anglais.....	9
Annexes.....	10
Bibliographie.....	11

Introduction

Le réchauffement climatique est l'un des défis les plus urgents auxquels l'humanité est confrontée au XXI^e siècle. Ses effets se font sentir dans les écosystèmes du monde entier, affectant de manière significative la biodiversité et les interactions entre les espèces. Les oiseaux font partie des groupes d'organismes les plus sensibles aux changements environnementaux. En raison de leur vaste répartition géographique, de leur dépendance à l'égard d'habitats spécifiques et de leur sensibilité aux changements de température, les oiseaux sont considérés comme d'excellents indicateurs de l'impact du changement climatique sur les écosystèmes.

Ce travail de recherche vise à analyser en détail les différents impacts du réchauffement climatique sur les populations aviaires, en mettant l'accent sur les changements observés dans leur répartition géographique, leurs comportements migratoires, leurs cycles de reproduction et leur survie. Grâce à une analyse approfondie des études et des données existantes nous cherchons à comprendre ces impacts pour préserver les populations aviaires, mais aussi pour évaluer les répercussions plus larges sur les écosystèmes dont ils font partie intégrante.

Ce travail de recherche vise à répondre à la problématique suivante: **“Quels sont les impacts du réchauffement climatique sur les oiseaux ?”**. Pour répondre à cette question, nous avons divisé ce travail en quatre parties. Nous expliquerons d'abord en quoi le réchauffement climatique impacte la phénologie des oiseaux (phénologie de migration et de reproduction). Ensuite, nous discuterons des principaux impacts connus du réchauffement climatique sur les populations d'oiseaux, et en particulier sur la distribution et la taille des populations. Puis nous nous pencherons sur les impacts sur la reproduction. Enfin, nous identifierons les impacts que cela provoque sur l'écologie des espèces et particulièrement sur les relations interspécifiques comme la compétition, par exemple.

I. Impact sur la phénologie

Pour introduire cette partie, rappelons ce qu'est la phénologie. En effet, cela est l'ensemble des variations des phénomènes périodiques de la vie des espèces (ici des oiseaux) au cours d'une année. La phénologie englobe donc le retour de migration, la nidification et le départ en migration, par exemple.

Dans un premier temps nous nous pencherons sur la phénologie de migration. Chaque année, nos hivers sont de plus en plus chauds et on observe de plus en plus durant cette saison des oiseaux, qui passent généralement la mauvaise saison en Afrique, sous nos latitudes. Cela a été le cas notamment durant l'hiver 2000-2001, hiver relativement doux, où l'on a pu observer en plein mois de décembre des espèces comme l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*) ou au niveau des rapaces le milan noir (*Milvus migrans*) et l'aigle botté (*Hieraaetus pennatus*), tous des espèces migratrices. Aujourd'hui encore il n'est pas rare d'observer des espèces migratrices en hiver car ces derniers deviennent de plus en plus doux. D'autres espèces comme les grues cendrées (*Grus grus*) modifient leurs aires d'hivernage. En effet, une grande partie de la population Scandinave hiverne généralement en Espagne mais aujourd'hui les températures clémentes leur permettent d'hiverner en France. On a pu donc observer durant le même hiver près de 60 000 oiseaux. Ces hivers doux ont aussi un impact sur les oiseaux nordiques venant passer l'hiver sous nos latitudes. C'est le cas par exemple du harlequin boréal (*Clangula hyemalis*), canard scandinave venant passer la mauvaise saison en France, qui n'a pas été aperçu durant ce même hiver. Aujourd'hui aussi de moins en moins d'oiseaux "nordiques" viennent passer leurs hivers au sud car dans les pays du Nord les hivers deviennent moins froids. [1]

Par ailleurs, le réchauffement climatique a aussi un fort impact sur le printemps, saison où les migrateurs reviennent. A cause de cela, le printemps arrive de plus en plus tôt et cela impacte donc le retour des migrations. Une étude menée par la LPO de Vienne en 2016 a étudié les tendances à long terme de la migration pré-nuptiale en relation avec le changement climatique.

“ Parmi les 61 espèces étudiées, 38 (62 %) arrivent significativement plus tôt au printemps dans le département de la Vienne. [...] Dans la Vienne, le devancement moyen de la date d'arrivée des espèces traitées est de 0,51 jour/année soit 5,1 jours par décennie. Cette valeur est légèrement plus élevée que celle obtenue au niveau européen en 2004 mais reste sensiblement de même grandeur. ” [2]

Cette étude montre que les oiseaux ont une certaine plasticité dans leur comportement migratoire afin d'ajuster le rythme de l'avancée du printemps avec leur phénologie de reproduction. Pourtant certaines espèces n'ont pas adapté leurs dates de retour de migration comme le chevalier gambette (*Tringa totanus*) mais malheureusement certaines études montrent que ce sont ces espèces qui sont le plus en

déclin. “Les espèces qui ont moins de capacité à ajuster les dates de retour de migration, telles que le Chevalier gambette, sont également celles qui connaissent le plus de déclin.” [3]

Le départ en migration est aussi affecté par le changement climatique. En effet, Filippi-Codaccioni a montré en 2013 que certaines espèces de rapaces migrateurs courtes-distances retardent leur départ en migration suivant les températures automnales.

“ Il a été démontré que les rapaces migrateurs de courte distance européens ont la capacité de rester sur les sites de reproduction pendant les automnes chauds, ce qui suggère l'existence d'une plasticité phénotypique permettant de déclencher un départ en migration quand les conditions environnementales l'exigent.” [4]

Le réchauffement climatique affecte les oiseaux non seulement en modifiant leurs migrations, mais aussi leur phénologie de reproduction notamment en altérant le moment de la ponte. En effet, les sources de nourriture pour les oiseaux ne sont pas affectées de la même manière. Cela crée donc un décalage entre la demande alimentaire des oiseaux et la disponibilité des sources de nourriture, appelé "mismatch". Ce décalage peut entraîner une diminution des sources de nourriture disponibles et affecter les paramètres démographiques des populations d'oiseaux, tels que la survie des jeunes ou la productivité, pouvant entraîner un déclin des populations. Jusqu'à présent, on a démontré un lien entre la mismatch phénologique (les différences de synchronisation des événements biologiques) et le déclin des populations que pour deux espèces : le gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) au Pays-Bas et le tétras lyre (*Lyrurus tetrix*) en Finlande. [5]

“Ainsi, un début de reproduction plus précoce favorise les espèces capables de réaliser plusieurs nichées au cours de la période de nidification, tandis que les espèces qui ne réalisent qu'une seule nichée par saison de reproduction sont plus dépendantes de l'abondance des ressources alimentaires et, dès lors, plus sensibles aux variations de celles-ci. Cela induit que les tendances de populations des premières nommées soient plutôt stables ou en légère augmentation, tandis que les secondes montrent une tendance au déclin.” [6]

Malgré le fait que certaines espèces soient capables d'adapter leur phénologie de reproduction, ce n'est pas le cas pour toutes. Une étude faite en France sur 20 espèces de passereaux a démontré que les espèces migratrices longues distance et les espèces spécialisées écologiquement seront les plus sensibles au réchauffement climatique.

“ Nos résultats identifient donc les migrateurs à longue distance et les spécialistes écologiques comme les espèces qui pourraient le plus souffrir du futur changement climatique prévu et suggèrent que l'ajustement phénologique est un mécanisme possible qui sous-tend le remplacement des espèces spécialistes par des espèces plus généralistes, ce que l'on appelle l'homogénéisation biotique fonctionnelle.” [7]

Pour conclure cette partie, le réchauffement climatique impacte de manière générale la phénologie d'un bon nombre d'oiseaux mais cela n'est pas forcément négatif car beaucoup d'espèces réussissent à s'adapter.

II. Impact sur les populations

Le réchauffement climatique influence aussi les populations d'oiseaux, notamment leur distribution et leur taille.

A. Distribution

En réponse au réchauffement climatique, la distribution de certaines espèces a changé. On observe chez de nombreux oiseaux, une aire de répartition plus vers le nord, soit une remontée latitudinale. Thomas et Lennon ont été les premiers à s'apercevoir de ceci en Grande-Bretagne. En effet, ils ont analysé les distributions d'oiseaux britanniques pendant 20 ans et se sont aperçus au fur et à mesure des aires de répartition se sont déplacés de 18.9 km au nord. "Ce mouvement général vers le nord a été observé pendant une période de réchauffement climatique, ce qui pourrait en être la raison. [8] Dans d'autres pays, certaines études similaires ont été menées et ont montré la même chose. Comme le montre l'**Annexe 1** avec la modélisation prédite de l'aire de répartition du Pipit farlouse en Europe. [9] Comme dit précédemment les aires d'hivernages aussi sont remontées au nord notamment celles des oiseaux limicoles. MacLean en 2008 a fait une étude sur 7 espèces de limicoles et montré que leurs aires d'hivernage étaient toutes remontées vers le nord.

" A l'échelle de l'Europe du nord-ouest, ce même déplacement des aires d'hivernages des limicoles a été bien mis en lumière pour sept espèces et a même atteint en 20 ans 1.5 km par an pour le Chevalier gambette (*Tringa totanus*) et 1.9 km pour l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), 3.75 à 4.45 km pour le Bécasseau variable (*Calidris alpina*), le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) et la Barge à queue rousse (*Limosa lapponica*) et plus de 5.5 km pour le Pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*) ou encore le Courlis cendré (*Numenius arquata*). " [10]

Le réchauffement climatique a aussi engendré des remontées altitudinales. En effet, plusieurs études démontrent que certaines espèces d'oiseaux sont remontées en altitude. Notamment une aux États-Unis a montré que 40 espèces de passereaux nord-américains sont remontés de 3,6 m par an entre 1996 et 2011. [11] Une remontée altitudinale de l'aire de distribution des oiseaux s'accompagne presque obligatoirement de son rétrécissement puisque la surface en montagne disponible va en diminuant avec l'altitude. [12]

De manière générale on peut distinguer plusieurs types de changement de distribution en lien avec le changement climatique comme le glissement c'est à dire que la taille de l'aire de distribution est conservée mais se déplace en latitude ou en altitude , la contraction c'est à dire que l'aire de distribution va remonter en latitude ou en altitude mais va être réduite, la disparition c'est le cas extrême de la contraction car l'aire de répartition ne peut pas remonter et donc l'espèce ou la population va disparaître et enfin l'étirement c'est à dire que l'aire de répartition va s'étendre vers les hautes latitudes ou haute altitude tout en gardant la même limite de basse latitude ou altitude. [12]

B. Taille des populations

Il est certain que beaucoup de conséquences du réchauffement climatique au niveau des populations d'oiseaux passent inaperçues parce qu'elles sont masquées par d'autres facteurs anthropogéniques, tels que la modification et la fragmentation de l'habitat. En effet, aujourd'hui, il existe peu d'espèces ou de populations pour lesquelles un mécanisme de changement climatique peut expliquer le déclin des populations car peu d'espèces ont été étudiées en détail à ce niveau là. [5]

Récemment, un indice multi-espèces a montré l'impact du changement climatique sur les tendances démographiques des oiseaux communs européens. Cet indicateur montre que les tendances moyennes récentes des populations d'oiseaux sont cohérentes avec les modèles prédictifs développés par Huntley et al en 2007. Ces modèles prévoient un déclin des populations des espèces susceptibles d'être affectées négativement par le changement climatique, c'est-à-dire celles dont l'aire de répartition est réduite, et une augmentation des populations des espèces susceptibles d'être favorisées par le changement climatique, c'est-à-dire celles dont l'aire de répartition est augmentée.[5]

Pour conclure cette partie, l'impact du réchauffement climatique est démontré sur la distribution de certaines populations d'oiseaux mais des études doivent encore être faites pour voir si cela a, réellement, un impact sur la taille des populations.

III. Impact sur la reproduction

En général, les températures plus élevées ont un effet positif sur la reproduction des oiseaux vivant dans les zones tempérées ce qui entraîne une augmentation du taux de survie et du succès de la reproduction. Toutefois, cette tendance semble moins évidente pour les passereaux. Il est également important de souligner que les populations situées dans le nord sont plus réceptives à l'augmentation des températures. [13]

Néanmoins, les variations de température impactent tout de même la reproduction. En effet, le timing de la reproduction chez les oiseaux est influencé par plusieurs facteurs, notamment la photopériode, la disponibilité alimentaire et la température. Une étude faite sur les 30 espèces d'oiseaux qui sont le plus fréquemment capturées dans les filets durant 19 ans (1989 à 2007) a montré que pour la totalité des espèces il y avait une “ tendance nette à une avancée des dates de reproduction d'environ 5 jours pour cette période de 19 ans ” [7]

“ De plus, la période où les oiseaux se reproduisent est également étroitement liée à la température moyenne de février à mai de cette année-là, les oiseaux nichant plus tôt lorsque les températures sont plus hautes.” [14]

Il est important de noter que les réponses des oiseaux aux changements environnementaux peuvent varier en fonction de la population et de la région géographique.

En ce qui concerne l'effet de l'augmentation des précipitations pendant la saison de reproduction, le tableau est plutôt mitigé pour les espèces de nos latitudes. Plusieurs mécanismes sont impliqués, notamment un effet négatif direct sur la survie des juvéniles, en particulier chez les espèces nicheuses, une demande accrue de soins parentaux au détriment de la recherche de nourriture, la réduction de la disponibilité des proies pour les insectivores et enfin l'augmentation du risque de prédation si les parents passent plus de temps à chercher de la nourriture. [5]

Certains de ces mécanismes peuvent être dominants en fonction des spécificités de chaque espèce. Il est également important de noter que les événements climatiques extrêmes, tels que les inondations, peuvent conduire à l'échec des nids, et leur impact démographique devient encore plus dramatique lorsque les populations déclinent et que ces événements sont fréquents. [5]

Pour conclure cette partie, la hausse des température a plutôt un effet positif sur les oiseaux même si cela implique quelques changements. Cependant, il est important de noter que la hausse des températures engendre aussi dans certaines régions une fréquence de précipitations plus élevée ce qui a un effet négatif sur les oiseaux. Aujourd'hui, le réchauffement climatique augmente aussi la fréquence de catastrophes naturelles et cela a un effet destructeur sur les populations d'oiseaux.

IV. Impact sur l'écologie

L'écologie des espèces est aussi impactée par le réchauffement climatique. Dans un premier temps nous verrons en quoi cela impacte les communautés. En effet, les changements dans la répartition des espèces se produisent à des rythmes différents et dans des directions différentes, ce qui entraîne des changements dans les communautés locales. En France, la composition d'une communauté d'oiseaux sur un site donné est en moyenne similaire aujourd'hui à ce qu'elle était il y a 20 ans à 37 kilomètres au sud. **[15]** L'évolution des communautés d'oiseaux en Europe est une preuve réelle de l'impact du changement climatique sur les oiseaux.

Sous nos latitudes, le réchauffement climatique engendre une augmentation de la diversité des espèces d'oiseaux par station (diversité α). Ce phénomène a été confirmé par les études sur les oiseaux communs en Grande-Bretagne. **[16]** Cependant, cela s'accompagne d'une plus grande homogénéisation des communautés, c'est-à-dire une diminution de la diversité entre les stations, appelée diversité β . **[17]** Ainsi, la composition des communautés aviaires devient de plus en plus uniforme à travers le continent. Ce processus d'homogénéisation est évident en Europe **[18]**, mais il est souvent difficile de distinguer l'impact des changements climatiques de celui d'autres modifications anthropiques des habitats.

La compétition interspécifique est la relation entre deux espèces qui ont besoin des mêmes ressources et elle peut être impactée par le réchauffement climatique. Une étude a été menée pour montrer cela entre deux espèces d'oiseaux: la mésange charbonnière (*Parus major*) et la moucherolle pie (*Fluvicola pica*). Cette étude a donc montrée que la compétition pour les nids entre la mésange charbonnière, résidente, et la moucherolle pie, migratrice, augmente lorsque les débuts de leur reproduction sont plus proches les uns des autres et lorsque les densités de mésanges et/ou de moucherolles pies sont élevées. Tous ces facteurs peuvent être affectés par le changement climatique, ce qui indique que le changement climatique a un grand potentiel pour affecter la force de la compétition interspécifique. **[19]** De plus, en restant plus longtemps sur les zones de migration et en rentrant plus tôt car le printemps arrive de plus en plus tôt en Europe, il y aura de la compétition pour la nourriture entre les espèces sédentaires et les espèces migratrices.

En se déplaçant au nord ou plus en altitude, les populations d'oiseaux se verront confrontées à des prédateurs, des parasites, des proies ou même des espèces d'oiseaux concurrents auxquels ils ne sont pas adaptés. Cela risque donc d'impacter leur survie et donc l'existence de ces populations.

Pour conclure cette partie, le réchauffement climatique impacte l'écologie des oiseaux notamment sur les compositions des communautés mais aussi cela joue un rôle important sur la force de la compétition interspécifique sur les relations de parasitisme, de cohabitation et de proies-prédateurs.

Conclusion

En résumé, le réchauffement climatique affecte la phénologie, la distribution, la reproduction et l'écologie des oiseaux (**Annexe 2**), ce qui pourrait avoir des répercussions importantes sur les populations et les écosystèmes. Ce travail souligne donc l'urgence d'agir pour atténuer les effets du réchauffement climatique sur les populations d'oiseaux. Les données recueillies démontrent clairement que les oiseaux sont déjà confrontés à des défis importants liés au changement climatique et que ces défis risquent de s'aggraver à l'avenir. Les efforts de conservation doivent être intensifiés pour protéger les habitats essentiels, faciliter la migration et promouvoir la résilience des populations d'oiseaux face au changement climatique.

Ce travail souligne l'importance de poursuivre les recherches sur ce sujet. Nos connaissances sont encore incomplètes sur beaucoup de points. Les études futures devraient chercher à combler ces lacunes afin de mieux comprendre les impacts du réchauffement climatique sur les oiseaux et d'orienter les politiques et les mesures de conservation.

Enfin, ce travail de recherche met en évidence la nécessité d'une approche globale et coordonnée pour relever le défi du changement climatique. La protection des oiseaux et de leurs habitats ne peut se faire que par une action concertée au niveau mondial, impliquant les gouvernements, les ONG, les scientifiques, les communautés locales et le grand public. En travaillant ensemble, nous pouvons espérer préserver la diversité des oiseaux et assurer un avenir durable aux générations futures.

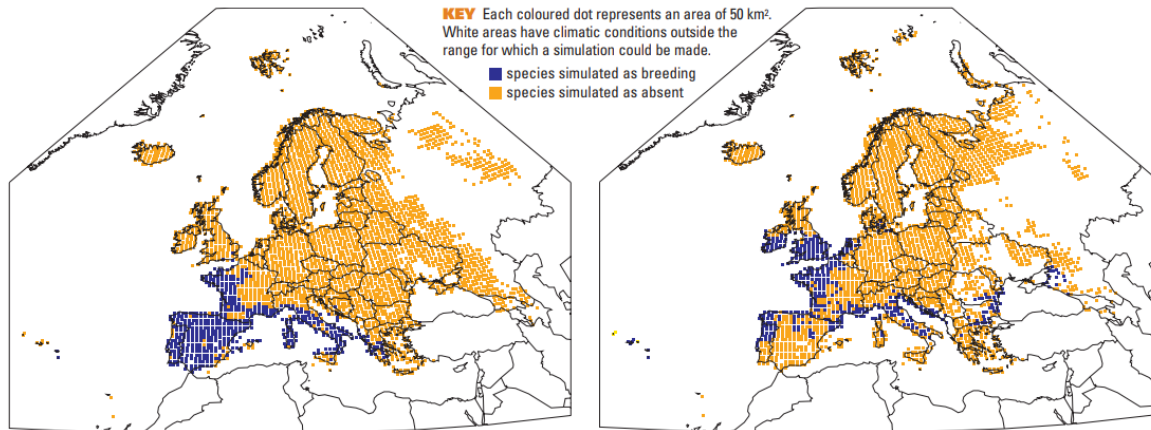
Résumé en anglais

The impact of climate change is having a significant impact on birds in different aspects of their life cycle. It disrupts their phenology, migration, reproduction, geographical distribution and the ecology of bird communities. Warmer winters lead to increased presence of migratory species, while early springs can affect the return of migratory species. Climate change will also alter bird reproduction and cause a mismatch between food availability and bird requirements, which may affect populations. Bird populations may also be affected by changes in their geographic distribution, pushing them further north or to higher altitudes, which may result in changes in bird communities. Higher temperatures generally have a positive effect on bird reproduction, but increased precipitation and extreme weather events can be challenging. Finally, climate change may increase competition between species and expose bird populations to new ecological challenges. In summary, the impacts of climate change on birds are complex and require urgent action to mitigate the impacts on these vulnerable populations.

Annexes

Annexe 1: Modélisation de la répartition du Pipit farlouse en Europe : à gauche, répartition à la fin du XXe siècle ; à droite, répartition prédite à la fin du XXIe siècle, selon **Huntley et al., 2007**

DARTFORD WARBLER: PRESENT AND POTENTIAL FUTURE DISTRIBUTION



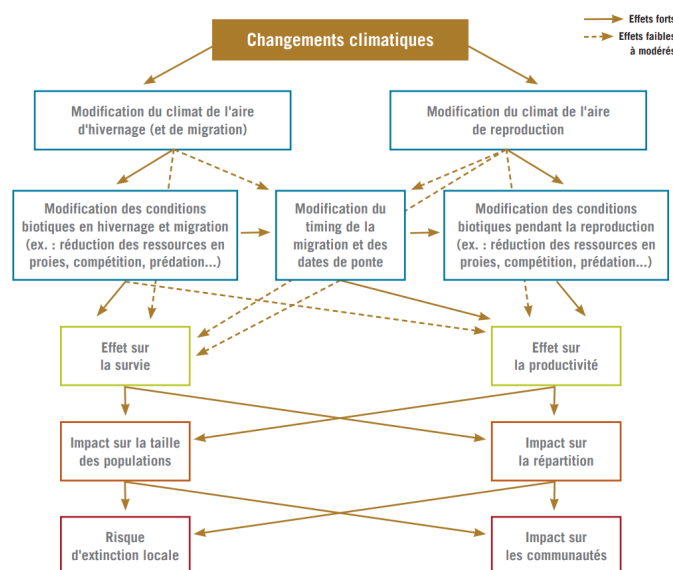
Simulated distribution in 1961–1990

The Dartford warbler currently breeds in south-west Europe, from Iberia to an eastern limit running from southern England across central France and southern Italy. Outside Europe it breeds only in a narrow strip of coastal north-west Africa, from Morocco to Tunisia. The current range is described very well by climatic conditions, with just a few incorrectly simulated occurrences.

Potential late-21st-century distribution

The potential future range of Dartford warbler is shifted northwards and eastwards. New areas with potentially suitable climate extend north to include much of the British Isles and western Europe, as well as through the eastern Mediterranean and the Balkans to southern Russia. More than 60% of its present range, however, including much of Iberia and the western Mediterranean, is simulated as no longer suitable.

Annexe 2: Effets et impacts des changements climatiques en Wallonie (**Laudelout et Paquet, 2014**)



Bibliographie

- [1] **Bougrain-Dubourg A.** (2001). *Réchauffement climatique : premiers signes chez les oiseaux*. Le Courrier de l'environnement de l'INRA, 43, pp.75-77
- [2] **Bussière R.** (2016). *Tendances à long terme de la phénologie de migration pré-nuptiale en relation avec le changement climatique local dans la Vienne*. L'Outarde, 52, 5-13.
- [3] **Møller A.P., Rubolini D. & Lehikoinen E.** (2008). *Populations of migratory bird species that did not show a 51/4 2014 215 phenological response to climate change are declining*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105 : 16195-16200
- [4] **Filippi-Codaccioni, O.** (2013). *Oiseaux migrants et changement climatique : les réponses de quelques espèces*. 2013/faune-aquitaine.org. 24 p. Bordeaux.
- [5] **Laudelout A., & Paquet J. Y.** (2014). *Les changements climatiques et les oiseaux: synthèse et impacts sur l'avifaune wallonne*. Aves, 51(4), 193-215
- [6] **Dunn P.O. & Møller A.P.** (2014). *Changes in breeding phenology and population size of birds*. Journal of Animal Ecology, 83 : 729-739
- [7] **Moussus JP, Clavel J, Jiguet F et Julliard R.** (2011). *Which are the phenologically flexible species? A case study with common passerine birds*. Oikos 120:991-998
- [8] **Thomas, C., Lennon, J.** (1999). *Birds extend their ranges northwards*. Nature 399, 213.
- [9] **Huntley B., Green R., Collingham Y. & Willis S.G.** (2007). *A Climatic Atlas of European Breeding Birds*. Durham University, The RSPB and Lynx Edicions, Barcelona
- [10] **Maclean I.M.D., Austin G.E., Rehfisch M.M, Blew J., Crowe O., Delany S., Devos K., Deceuninck B., Günther K., Laursen K., et al.** (2008). *Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter*. Glob. Chang. Biol. 2008, 14, 2489–2500.
- [11] **Auer S.K. and King D.I.** (2014). *Ecological and life-history traits explain recent boundary shifts in elevation and latitude of western North American songbirds*. Glob. Ecol. Biogeogr. 23: 867–875.
- [12] **Godet L.** (2020). *Les impacts spatiaux du changement climatique sur les oiseaux*
- [13] **Pearce-Higgins, J.W. & Green, R.E.** (2014). *Birds and Climate Change: Impacts and Conservation Responses*. Cambridge University Press
- [14] **Julliard R. et F. Jiguet F.** (2011). *Les oiseaux et la biodiversité face au réchauffement climatique*, Regard R22, édité par Anne Teyssède
- [15] **Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T. et al.** (2012). *Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale*. Nature Clim Change 2, 121–124.
- [16] **Davey C.M., Chamberlain D.E., Newson S.E., Noble D.G. and Johnston A.** (2012). *Rise of the generalists: evidence for climate driven homogenization in avian communities*. Global Ecology and Biogeography, 21: 568-578.
- [17] **Davey, C.M., Devictor, V., Jönzén, N., Lindström, Å. & Smith, H.G.** (2013). *Impact of climate change on communities: revealing species' contribution*. Journal of Animal Ecology, 82 : 551-561

- [18] Le Viol I., Jiguet F., Brotons L., Herrando S., Lindström Å., Pearce-Higgins J.W., Reif, J., Van Turnhout C. & Devictor V. (2012). *More and more generalists: two decades of changes in European avifauna*. Biology letters, 8 : 780-782
- [19] Ahola, M.P., Laaksonen, T., Eeva, T. and Lehikoinen, E. (2007). *Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds*. Journal of Animal Ecology, 76: 1045-1052.