



HAL
open science

L'assolement influence-t-il la qualité des paysages agricoles pour les oiseaux nicheurs? Estimations à partir de bases de données nationales

Christophe Sausse

► To cite this version:

Christophe Sausse. L'assolement influence-t-il la qualité des paysages agricoles pour les oiseaux nicheurs? Estimations à partir de bases de données nationales. Ecologie, Environnement. Université Paris Saclay (COMUE), 2015. Français. NNT : 2015SACLA009 . tel-02923071

HAL Id: tel-02923071

<https://pastel.hal.science/tel-02923071>

Submitted on 26 Aug 2020

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.

NNT : 2015SACLA009

THÈSE DE DOCTORAT
DE
L'UNIVERSITÉ PARIS-SACLAY
PRÉPARÉE À
L'INSTITUT DES SCIENCES ET INDUSTRIES DU VIVANT ET DE
L'ENVIRONNEMENT (AGROPARISTECH)

ÉCOLE DOCTORALE N°581
Agriculture Alimentation Biologie Environnement Santé (ABIES)

Spécialité de doctorat : Écologie

Par

M. Christophe Sausse

L'assolement influence-t-il la qualité des paysages agricoles pour les oiseaux nicheurs ? Estimations à partir de bases de données nationales

Directeur de thèse : Philippe Martin
Co-encadrement de la thèse : Aude Barbottin

Thèse présentée et soutenue à Paris, le 19 novembre 2015 :

Composition du jury :

M. Philippe Leterme, Professeur, UMR SAS, AgroCampus Ouest, Président du jury
Mme Sandrine Petit, Directrice de recherche, UMR Agroécologie, INRA Dijon, Rapportrice
M. Romain Julliard, Professeur, MNHN, Rapporteur
M. Luc Barbaro, Chargé de recherche, UMR BIOGECO, INRA Bordeaux, Examineur
M. Philippe Martin, Professeur, UMR SAD-APT AgroParisTech, Directeur de thèse
M. Francis Flénet, Docteur, Terres Inovia, Invité

Projet réalisé au sein de l'UMR 1048 SAD-APT, avec le concours de Terres Inovia, l'institut technique des producteurs d'oléagineux, de protéagineux, de chanvre et de leurs filières.



Crédit : Susan Jepsen

“For the typologist, the type (*eidos*) is real and the variation an illusion, while for the populationist the type (average) is an abstraction and only the variation is real. No two ways of looking at nature could be more different.”

Ernst Mayr – Typological versus Population Thinking

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les institutions qui ont permis la réalisation de ce projet. Terres Inovia qui en a assuré le financement, l'UMR SADAPT qui en a assuré l'accueil, le CRBPO qui l'a nourri grâce aux données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs, ainsi que l'ODR pour les données sur les successions de culture.

Ce travail n'aurait pas été possible sans les bénévoles du réseau STOC, et les membres des communautés Postgresql et R. Comment les remercier sans rendre un jour la pareille ?

Je tiens à exprimer ma gratitude aux individus qui ont guidé la réalisation de cette thèse, mes encadrants, Philippe Martin et Aude Barbottin, ainsi que les membres du comité de pilotage, Catherine Mignolet, Olivier Théron, Philippe Leterme, Vincent Bretagnolle et Frédéric Jiguet, sans oublier les relecteurs et conseillers, notamment Sébastien Bonthoux et Nigel Boatman. Merci également à Sandrine Petit, Romain Julliard, Luc Barbaro et Francis Flénet pour avoir accepté de participer au jury.

Table des matières

Table des matières	v
Index des tableaux.....	viii
Index des figures	x
Index des encadrés.....	xii
Avant-propos	13
Introduction	14
Chapitre I – Problématique.....	16
I.1. Question générale	16
I.1.1. Un institut technique interpellé	16
I.1.2. Quelle biodiversité ?	17
I.1.3. Quelles échelles de temps et d’espace ?	21
I.1.4. Quelles pratiques ?	22
I.1.5. Formulation de la question au prisme de l’écologie scientifique	25
I.2. Etat des lieux et questions de recherche	30
I.2.1. Stratégies d’estimation des relations entre avifaune et paysage.....	30
I.2.2. Connaissances sur l’impact des cultures sur l’avifaune à l’échelle locale	31
I.2.3. Modélisation des réponses à l’échelle du paysage et au-delà.....	35
I.2.4. Estimation directe des réponses à l’échelle du paysage et au-delà	37
I.2.5. Bilan et questions de recherche	38
I.3. Stratégie de recherche	40
I.3.1. Choix d’un cadre général.....	40
I.3.2. Question du changement d’échelle du champ au paysage.....	45
I.3.3. Question de l’effet de l’assolement.....	45
I.3.4. Question du rythme de changement	46
I.4. Synthèse et organisation de la thèse	47
Chapitre II - Matériels et méthodes : éléments transversaux.....	49
II.1. Création de la base de données	49
II.1.1. Données sur les oiseaux	49
II.1.2. Données sur les paysages	52
II.1.3. Imprécision de la base de données.....	60

II.1.4. Implémentation informatique.....	60
II.2. Sélection et stratification des carrés STOC.....	60
II.3. Approche statistique.....	64
Chapitre III – Description du jeu de données	68
III.1. Avifaune	68
III.2. Paysages.....	73
III.2.1. Composition	73
III.2.2. Relations entre cultures.....	75
III.3 Conclusion du chapitre.....	79
Chapitre IV - Du champ au paysage : études de cas	81
IV.1. Impact du colza et du maïs sur l'alouette des champs.....	81
IV.1.1. Des cultures en principe défavorables	81
IV.1.2. Cohérence avec les observations réalisées à l'échelle du paysage.....	82
IV.1.3. Discussion	84
IV.2. La faute aux cultures d'hiver ?.....	86
IV.2.1. Les cultures d'hiver sont un habitat plus défavorable que celles de printemps	86
IV.2.2. Cohérence avec les observations réalisées à l'échelle du paysage.....	87
IV.2.3. Discussion	88
IV.3. La diversité des cultures est-elle la clé ?.....	89
IV.3.1. Les diversités spatiale et temporelle des cultures favorisent l'avifaune, en principe.....	89
IV.3.2. Réponses aux deux types de diversité à l'échelle du paysage	92
IV.3.3. Discussion	94
IV.4. Conclusion du chapitre	95
Chapitre V - Modéliser et estimer les réponses aux cultures.....	97
V.1. Présentation de la démarche	97
V.2 Choix du modèle.....	98
V.2.1. Comment décrire les cultures ?	98
V.2.2. Comment intégrer l'effet des cultures au sein de la mosaïque de cultures ?.	102
V.3. Performances du modèle retenu.....	106
V.4. Réponses à des scénarios de substitution de cultures	108

V.5. Discussion	113
V.5.1. Choix d'un modèle.....	113
V.5.2. Réponses aux cultures.....	115
V.6. Conclusion du chapitre.....	118
Chapitre VI - Questions de rythme	119
VI.1. Attractivité ou capacité d'accueil ?	119
VI.2. Relations entre variations interannuelles de l'avifaune et de l'assolement.....	120
VI.3. Discussion.....	128
VI.4. Conclusion du chapitre	130
Chapitre VII - Discussion générale	131
VII.1. Qu'avons-nous appris ?	131
VII.2. De la science à l'action.....	138
VII.2.1. Questions d'interprétation.....	138
VII.2.2. Que dire et que faire ?.....	147
VII.3. Perspectives.....	150
VII.3.1. La solution réside-t-elle dans les mégadonnées ?.....	150
VII.3.2. Tirer parti des concepts de l'agronomie pour comprendre les variations de ressources	153
VII.3.3. Mieux tirer parti des bases de données nationales	154
VII.3.4. Vers de nouveaux types de réseaux ?	157
Conclusion.....	161
Bibliographie	163
Glossaire des termes agronomiques.....	178
Liste des sigles, acronymes et noms d'organismes	180
Annexes	182
Annexe 1. Espèces citées	183
Annexe 2. Évaluer l'impact des cultures sur l'avifaune : le cas du colza (article en préparation).....	184
Annexe 3. Élaboration d'une base de données des paysages agricoles en appui à des observatoires nationaux de la biodiversité (article en préparation).....	219
Annexe 4. Do the effects of crops on skylark (<i>Alauda arvensis</i>) differ between the field and landscape scales? (article publié).....	227

Index des tableaux

Tableau 1. Liens entre échelles considérées par les agronomes et les écologues, dans une perspective hiérarchique.....	30
Tableau 2. Classements relatifs du colza et du blé selon les quantités d'invertébrés piégées dans chaque culture au printemps, à partir de différentes études menées sur le thème des ressources disponibles pour l'avifaune..	33
Tableau 3. Aptitudes de différentes cultures en saison de reproduction pour quatre spécialistes des espaces ouverts (Everaars, et al., 2014)..	35
Tableau 4. Liste des oiseaux communs retenus pour le calcul de l'abondance des spécialistes agricoles.....	51
Tableau 5. Bases de données spatialisées utilisées pour nos travaux et leurs principales caractéristiques.	53
Tableau 6. Variables obtenues après traitement spatial des bases de données spatialisées..	55
Tableau 7. Variables extraites ou calculées à partir de la base de données pour être utilisées dans le cadre de la thèse.....	59
Tableau 8. Nombre de carrés retenus pour les analyses synchroniques (carrés suivis au moins deux fois entre 2007 et 2010) et diachroniques (couples de carrés suivis deux années consécutives).	62
Tableau 9. Nombre de carrés présentant des valeurs non nulles pour chaque variable paysagère et par contexte.	64
Tableau 10. Corrélations entre indices de biodiversité aviaire par contexte.....	70
Tableau 11. Corrélations entre surfaces des cultures par contexte.	76
Tableau 12. Corrélations entre surfaces des cultures, diversité spatiale et temporelle par contexte.....	79
Tableau 13. Caractéristiques des échantillons de carrés retenus pour les analyses de l'effet des surfaces en colza et maïs sur l'abondance de l'alouette des champs.	83
Tableau 14. Comparaison des modèles d'analyse de l'effet des surfaces en colza et maïs sur l'abondance de l'alouette des champs.....	84
Tableau 15. Caractéristiques des échantillons de carrés retenus pour les analyses de l'effet de la proportion de surfaces en cultures d'hiver sur l'abondance de l'alouette des champs.....	87
Tableau 16. Comparaison des modèles de réponse de l'abondance de l'alouette de champs à la proportion de cultures d'hiver.	88
Tableau 17. Estimation des réponses à la diversité spatiale et temporelle des cultures..	93
Tableau 18. Différentes options de classification des cultures testées.....	100
Tableau 19. AICc des meilleurs modèles sélectionnés pour chaque classification des cultures.....	101
Tableau 20. Sets de variables correspondant aux modèles testés pour comparer les modes d'intégration de l'effet des cultures..	105

Tableau 21. Comparaison des modèles alternatifs d'intégration de l'effet des cultures sur les indices de biodiversité aviaire..	106
Tableau 22. Corrélations entre prédictions et observations pour les modèles M_{int} avec interactions, pour chaque indice de biodiversité aviaire.	107
Tableau 23. Estimation des coefficients de régression pour les modèles synchroniques avec interactions (M_{int}).	109
Tableau 24. Corrélations entre variations interannuelles des surfaces des cultures par contexte.	123
Tableau 25. Comparaison, basée sur les valeurs d'AICc, des modèles de variations interannuelles des indices de biodiversité aviaire avec ou sans variations de cultures.	125
Tableau 26. Estimation des coefficients de régression pour les modèles diachroniques. Les coefficients sont estimés par <i>model averaging</i> .	126
Tableau 27. Comparaison des résultats des scénarios synchroniques et diachroniques pour l'abondance de l'alouette des champs et la proportion de spécialistes prairiaux.	128

Index des figures

Figure 1. Évolutions d'indices représentant l'état des populations d'oiseaux en France par groupes de spécialisation.....	19
Figure 2. Trois axes de description des paysages agricoles proposés (Firbank, et al., 2008).....	23
Figure 3. Deux stratégies pour prédire l'effet de l'assolement sur l'avifaune à l'échelle du paysage.....	31
Figure 4. Échelles prises en compte dans 12 études sur les relations entre avifaune et cultures.....	40
Figure 5. Procédures de superposition des bases de données spatialisées.....	54
Figure 6. Stratification des carrés STOC selon l'équation (1) donnée dans le texte, prenant en compte les surfaces en herbe et en arbres en zone agricole.....	62
Figure 7. Carte des carrés STOC retenus pour les analyses.....	63
Figure 8. Histogrammes de la proportion de surface en cultures de chaque carré, pour laquelle l'information sur la séquence de culture est disponible (« surface reconstituée »).....	63
Figure 9. Usage de la théorie de l'information pour l'inférence multimodèles d'après une interprétation libre de (Burnham & Anderson, 2002).....	66
Figure 10. Chaîne de traitement statistique générique utilisée dans le cadre de la thèse.....	67
Figure 11. Gammes de variation des indices de biodiversité aviaire par contexte.....	69
Figure 12. Composition spécifique du groupe des spécialistes agricoles par contexte. ...	71
Figure 13. Corrélations spatiales, estimées par l'indice de Moran, des indices de biodiversité aviaire tous contextes confondus.....	72
Figure 14. Histogrammes des coefficients de variation interannuels des abondances au niveau des carrés (%).	73
Figure 15. Gammes de variation des surfaces des éléments fixes du paysage par contexte (ha).....	74
Figure 16. Gammes de variation des surfaces des cultures par contexte (ha).....	75
Figure 17. Relations entre diversité spatiale et temporelle des cultures par contexte.....	77
Figure 18. Simulations numériques des modèles correspondant aux équations (1) (2) (3).....	103
Figure 19. Résultats de validation croisée « <i>leave one-out</i> » des modèles M_{int} pour l'abondance des spécialistes agricoles.....	107
Figure 20. Réponses médianes des indices de biodiversité aviaire à trois scénarios d'évolution des surfaces cultivées appliqués à l'ensemble des carrés STOC : augmentation de 20 ha du colza du maïs ou des arbres au détriment des céréales d'hiver.....	111

Figure 21. Simulations des réponses de l'abondance des spécialistes agricoles au scénario « colza » réalisées avec le modèle M_{int} sur des carrés moyens représentant chaque contexte.....	112
Figure 22. Distribution des réponses au scénario « colza » avec le modèle M_{int} , dans le cas de l'abondance des spécialistes agricoles.....	113
Figure 23. Relations entre variation de surface de maïs ou de colza d'une année à l'autre au niveau du carré (0m) et au niveau du carré plus un buffer de 2000 ou 4000 m.....	121
Figure 24. Variations interannuelles des surfaces des cultures, par contexte.....	122
Figure 25. Variations interannuelles des indices de biodiversité aviaire par contexte.	124
Figure 26. Réponses des indices de biodiversité aviaire à deux scénarios d'évolution des surfaces cultivées d'une année à l'autre : augmentation de 20 ha de colza ou de maïs au détriment des céréales d'hiver.....	127
Figure 27. Distributions de la métrique utilisée pour définir les contextes <i>Openfield</i> ou <i>Bocage</i> pour les quatre régions agricoles avec plus de 10 carrés STOC.....	140
Figure 28. Niveaux auxquels s'exprime la variabilité de la réponse de l'avifaune à une modification donnée de l'assolement à l'échelle d'un carré STOC.	143

Index des encadrés

Encadré 1. Les services rendus à l'agriculture par les oiseaux.....	20
Encadré 2. Cadres d'analyse des relations entre avifaune et environnement ne recourant pas au concept d'habitat.	26
Encadré 3. Le potentiel de la télédétection, d'après les résultats du projet TELIAE (télédétection des infrastructures agro-écologie, financement CASDAR 2013-2015)...	156
Encadré 4. Le problème de la normalisation : l'exemple du colza.....	159

Avant-propos

Ce travail est une thèse professionnelle réalisée à Terres Inovia¹. Bien que réalisé par un agronome, il se rattache à la discipline de l'écologie du paysage et traite principalement des relations entre mosaïque de cultures et avifaune, pas celle redoutée des agriculteurs, ni celle fragile et aimée des naturalistes, mais celle plus commune augurant de l'état de santé des paysages agricoles.

Ce sujet est le résultat d'une interpellation externe au monde académique. En conséquence, la rédaction et l'organisation de l'introduction et de la problématique ne procèdent pas d'une reconstruction où la question découlerait naturellement d'un positionnement disciplinaire, mais de la description de la recherche telle qu'elle s'est faite, avec sa part de doutes et de compromis. Cette façon de procéder n'est pas habituelle, mais elle semble mieux à même de faciliter la compréhension du travail réalisé. D'autre part, la discussion développe les conséquences des travaux pour Terres Inovia et amène à interroger les relations entre la science et l'expertise. Cet exercice doit être compris comme un retour d'expérience et un effort de prospective.

La thèse traite d'écologie, mais emploie certains termes de l'agronomie qui peuvent sembler mystérieux ou ambigus pour les non spécialistes. Le lecteur pourra se reporter à un glossaire en fin d'ouvrage.

¹ Institut technique des producteurs d'oléagineux, de protéagineux, de chanvre et de leurs filières, autrefois connu sous le nom de CETIOM.

Introduction

Le point de départ de ce travail réside dans l'interpellation d'un institut technique agricole sur un sujet, la biodiversité, lui étant peu familier et de prime abord assez obscur. « La biodiversité, un concept flou ou une réalité scientifique ? » s'interroge Le Guyader (2008). Et puis, que faire ? La question ainsi formulée peut sembler étrange aux spécialistes. C'est pourtant ainsi qu'elle fut posée dans de nombreux organismes de développement agricole suite au « Grenelle Environnement » et à l'Expertise Scientifique Collective « Biodiversité et Agriculture » (Roux et al., 2009). Terres Inovia a mené en conséquence un travail exploratoire en 2008 sur les indicateurs de biodiversité, à la suite duquel nous avons décidé de travailler sur les oiseaux nicheurs, et plus particulièrement sur leurs relations avec l'assolement à l'échelle de la Petite Région Agricole (Sausse et al., 2011). La thèse fait suite à cette étude réalisée en collaboration avec l'INRA et le MNHN.

Il s'agit ici d'ouvrir la boîte noire de l'intensification agricole, concept largement invoqué pour expliquer le déclin de l'avifaune (Donald et al., 2001) mais trop peu maniable pour un institut technique de filière, en nous intéressant au levier de la mosaïque de cultures, ce qui nous place d'emblée à l'échelle du paysage. La prise en compte des cultures par les écologues est relativement récente. Comme l'on noté Burel & Baudry (1999), elle est passée par la reconnaissance de l'importance des surfaces agricoles pour la conservation, et l'abandon du paradigme « habitat-matrice » assimilant les cultures à un océan (matrice) hostile ou neutre entourant des îlots (habitats) riches de biodiversité. Les cultures ne sont plus un « *no bird's land* ». Dans un cadre de gestion, elles sont vues comme un levier plus facile à actionner que la modification de la structure du paysage (Tschardt et al., 2005 ; Hiron, et al., 2015). Si elles peuvent être qualifiées selon leur intérêt (*crop suitability*) pour certains oiseaux spécialisés, importent-elles au niveau du paysage ? La mosaïque de cultures est-elle à l'origine de propriétés émergentes à ce niveau affectant l'avifaune ? Ces effets s'expriment-ils à court terme ou à long terme ?

Des connaissances existent sur le sujet mais elles concernent principalement les préférences locales et immédiates des oiseaux pour des cultures particulières, estimées à l'échelle² d'une parcelle ou d'un point d'observation. Or, l'objectif de gestion doit être la capacité d'accueil du paysage à plus long terme. Les quelques travaux menés à cette échelle et au-delà, présentent une ou plusieurs caractéristiques obérant leur exploitation pour répondre à nos questions : ils peuvent concerner l'impact d'une substitution de cultures annuelles à des prairies et jachères et non la gestion des assolements, et/ou des échelles trop vastes incommensurables avec la dimension d'une exploitation. Enfin, les travaux étudient les variations conjointes de l'avifaune et des habitats entre sites

² Nous employons ici le terme échelle dans son acception anglo-saxonne comme équivalent de « *scale* », ou *large scale* signifie large étendue, sans rapport avec la notion d'échelle cartographique.

distants, en laissant sans réponse la question du rythme de changement, sauf cas des tendances estimées au niveau national et supra-national (e.g. Chamberlain et al., 2000 ; Donald et al., 2001 ; Vorisek, et al., 2010). En conséquence, nous sommes fixés trois objectifs :

- 1) vérifier sur quelques cas si les préférences locales pour les cultures suffisent à approximer les réponses de l'avifaune à l'échelle du paysage ;
- 2) estimer l'impact de changements d'assolement sur l'avifaune grâce à des modèles combinant l'effet de plusieurs cultures ;
- 3) vérifier si ces effets opèrent à long terme ou à court terme.

Quel dispositif avons-nous choisi pour les atteindre ? La biodiversité est soumise à différents facteurs organisés hiérarchiquement dans le temps et l'espace. En conséquence, des processus observés à un niveau donné peuvent se trouver atténués ou modifiés sous l'influence de facteurs de niveau supérieur. C'est pourquoi la généralisation de résultats locaux est toujours hasardeuse, et la répétition en principe obligatoire. Les moyens d'investigation étant limités, cela implique la recherche d'un compromis entre capacité à identifier des processus et possibilité de généralisation. Vaut-il mieux extrapoler une relation forte obtenue sur un site bien instrumenté, ou interpoler une relation faible obtenue par enquête sur une large étendue ? Pour des raisons stratégiques, nous avons fait le second choix en confrontant les données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs à une base de données d'occupation du sol à haute résolution constituée pour l'occasion. Le dispositif consiste en fenêtres d'observation ou « carrés » de 400 ha répartis sur l'ensemble du territoire national métropolitain, à partir desquelles nous avons mené des études corrélatives.

Chapitre I – Problématique

L'article « Revue sur l'impact du colza sur l'avifaune » en annexe développe certains arguments présentés dans ce chapitre, en particulier l'état des lieux des méthodes et connaissances sur l'impact des cultures.

I.1. Question générale

I.1.1. Un institut technique interpellé

L'origine de ce travail vient d'une interpellation sur l'impact de l'agriculture sur la biodiversité, qui a pris de l'importance il y a une dizaine d'années. Cette interpellation a connu plusieurs formes : l'accusation « l'agriculture intensive menace la biodiversité » a été retournée positivement, « l'agro-écologie vise à concilier biodiversité et production », et s'est traduite par une injonction à la réforme « les agriculteurs doivent changer leurs pratiques ». Cet enjeu de la biodiversité en milieu agricole a donné lieu à des politiques publiques nationales (Trame Verte et Bleue) et Européenne (conditionnalité des aides PAC et MAE) avec notamment la promotion de la diversification des cultures et des infrastructures agro-écologiques, e.g. haies, bosquets, bandes enherbées et prairies extensives. Il a également suscité l'intérêt des filières qui réfléchissent à des stratégies de défense de leur produit ou de création de valeur ajoutée grâce à des labels, LU'Harmony étant un exemple emblématique dans le secteur des grandes cultures.

Comment Terres Inovia s'est-il saisi de ce dossier ? Terres Inovia est un institut technique spécialisé dont la mission est d'améliorer la compétitivité des oléoprotéagineux par des actions de développement, et de recherche en partenariat. La biodiversité n'est pas son cœur de métier traditionnel. Il s'adresse à des individus, principalement des agriculteurs, et à des organismes privés et publics. Son aire d'activité est le territoire national. Son positionnement implique la prise en compte de la biodiversité à différents niveaux. Au niveau des agriculteurs, il importe d'apporter du conseil : quelles pratiques préconiser pour améliorer la biodiversité, sur la base de quel diagnostic ? Au niveau des filières l'objectif est double. D'une part évaluer les conséquences du développement de filières : que se passera-t-il si les surfaces de certaines cultures se développent ? D'autre part proposer à l'aval des méthodes dites d'affichage environnemental : quelles sont les empreintes environnementales des produits issus des filières³ ?

³ Voir Vergez & Bortzmeyer (2013) pour une étude préfiguratrice de l'affichage environnemental de la biodiversité.

Le cadre de l'action est dressé. Pour définir le périmètre de notre question, reste à préciser les échelles de temps et d'espaces à prendre en compte et ce que nous entendons par « biodiversité » et « pratiques ».

I.1.2. Quelle biodiversité ?

L'interpellation de Terres Inovia concerne la biodiversité en général, sans plus de précision. Or ce concept est polysémique. Il est courant de distinguer biodiversité patrimoniale ou remarquable et celle plus ordinaire concourant au fonctionnement des écosystèmes (Chevassus-au-Louis et al., 2009). Cette dernière et les « services rendus » sont un sujet d'intérêt naturel pour un institut chargé de fournir aux agriculteurs des outils et connaissances permettant de mieux rentabiliser leurs productions. Terres Inovia a ainsi initié des programmes concernant le service de pollinisation, les liens entre biodiversité et fonctions du sol et la régulation des ravageurs. Mais ces programmes sont ciblés sur quelques espèces et sont trop restreints pour aborder l'ensemble des services fournis par la biodiversité ordinaire à l'agriculture, ainsi que la protection des espèces patrimoniales.

La notion d'état de santé écologique permet de concilier ces différents aspects. Elle été à l'origine proposée pour qualifier les écosystèmes soumis à la pression des activités humaines. Hilty & Merenlender (2000) citant Rapport (1995) en donnent la définition suivante :

the absence of signs of ecosystem distress, an ecosystem's ability to recover with speed and completeness (resilience), and/or a lack of risks or threats pressuring the ecosystem composition, structure, and/or function.

Cette définition peut être adaptée au cas des agro-écosystèmes. Ces derniers présentent la particularité d'être produits par l'activité humaine, ce qui permet de faire varier l'état de référence à partir duquel s'exercent des impacts. L'approche holistique d'état de santé vise à rendre compte d'un ensemble de fonctions contribuant à ces services, aussi différentes que la régulation biologique des ravageurs des cultures, la pollinisation ou la minéralisation de la matière organique. Elle permet d'autre part de rendre compte de la qualité des habitats. Améliorer l'état de santé écologique d'un écosystème revient en principe à améliorer la biodiversité ordinaire et patrimoniale.

L'objectif étant fixé, l'étape suivante consiste à définir un indicateur⁴ permettant de caractériser cet état de santé. Les indicateurs de biodiversité peuvent être indirects, relatifs aux habitats aux milieux, voire aux pressions. Ou bien ils peuvent être directs et concerner des organismes d'intérêt. Dans ce cas, l'indicateur est souvent assimilé à une

⁴ Nous employons ici le terme d'indicateur comme synonyme d'indice, sans association à un seuil qui permette de juger une situation, comme le proposent Girardin et al. (1999).

espèce, ou un groupe d'espèces, qui sera décrit selon une métrique donnée (abondance, richesse spécifique...).

Nous avons choisi de travailler sur l'avifaune qui est apte à remplir un rôle d'indicateur d'état de santé. En effet, les oiseaux sont globalement au sommet de la pyramide alimentaire et dépendent du bon fonctionnement de toute la chaîne trophique (Gregory et al., 2005). Ils contribuent à un certains nombres de services, pour le moment peu évalués (Encadré 1), et présentent en outre l'avantage d'être visibles et de susciter l'intérêt du grand public. Enfin, les oiseaux sont l'objet d'un corpus de connaissances important.

Les indicateurs de suivi de l'avifaune concernent principalement les oiseaux nicheurs, avec des observations réalisées au printemps. Cette période est critique car elle conditionne la productivité. Il convient cependant de rappeler que l'hiver est aussi une période critique, où peut s'exercer une forte mortalité pour les oiseaux résidents. L'avifaune est globalement en déclin depuis 30 ans en Europe, mais une stabilisation est observée depuis les années 2000 (Inger et al., 2014)⁵. La tendance est identique en France selon les données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), avec cependant des contrastes selon les groupes d'espèces considérés. Ainsi, les spécialistes agricoles ou « *farmland birds* » montre l'évolution la plus défavorable (Figure 1). Qui sont ces oiseaux ? Les spécialistes agricoles sont un groupe composé de 20 espèces, principalement des passereaux, utilisant les espaces agricoles, cultivés et semi-naturels, pour le nourrissage et la nidification. Une précision doit être donnée à ce propos : les « oiseaux spécialistes des espaces agricoles » ne sont pas « les oiseaux dans les espaces agricoles » qui peuvent appartenir à d'autres groupes de spécialisation ou bien être des généralistes. Des formulations comme les « oiseaux des espaces agricoles » (Roux et al., 2009) ou bien les « oiseaux agricoles » peuvent porter à confusion. De manière générale, le déclin des spécialistes au profit des généralistes est un signe inquiétant d'homogénéisation biotique (Devictor et al., 2008). Dans le domaine agricole, le *Farmland Bird Index* basé sur les abondances des oiseaux nicheurs spécialisés permet de rendre compte de l'évolution de la biodiversité inféodée aux espaces agricoles sur des étendues nationales. Il est aujourd'hui un des indicateurs structurels du développement durable au niveau de l'Union Européenne, et peut être adapté pour suivre des politiques nationales, à l'exemple de la France (Antoni et al., 2015).

⁵ Le titre de l'article, « Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising », est en contradiction avec ce résultat qui est présenté dans la figure 2 de l'article, et admis dans le texte.

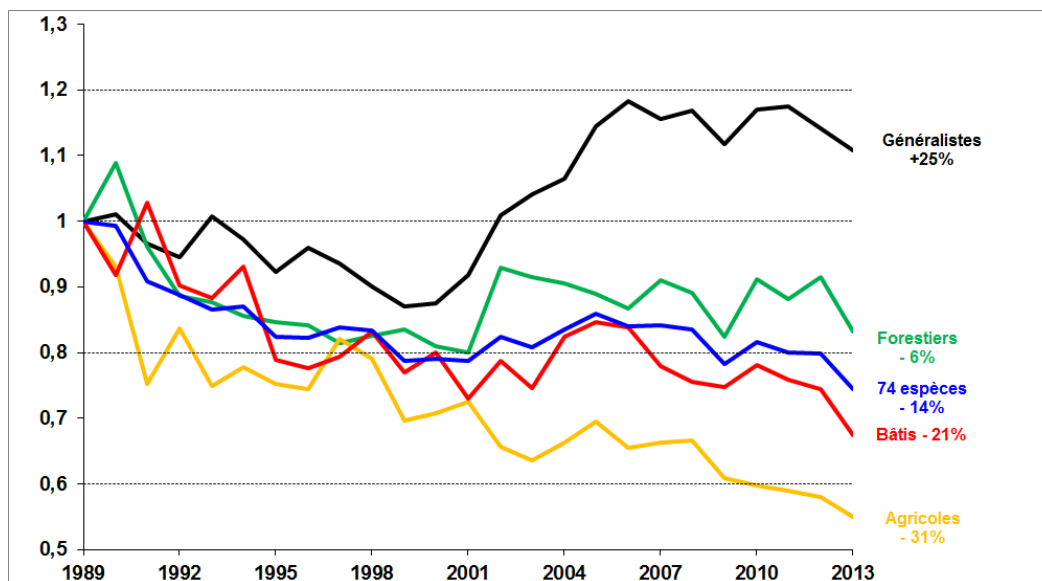


Figure 1. Évolutions d'indices représentant l'état des populations d'oiseaux en France par groupes de spécialisation. Les indices sont calculés à partir des données produites par le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (Jiguet et al., 2012). La valeur de référence de chaque indice est fixée à 1 en 1989 (source : MNHN).

Contrairement à beaucoup de travaux sur le sujet, notamment ceux menés au Royaume Uni, notre travail n'a pas pour but la conservation d'espèces particulières, mais prétend utiliser l'avifaune pour nous renseigner sur l'état de santé des paysages agricoles. Nous avons choisi de travailler au niveau de la communauté, en assumant une pluralité de point de vue par l'emploi de quatre indicateurs complémentaires, qui, s'ils se réfèrent bien à la notion d'état de santé écologique, ne veulent pas tous dire la même chose : **l'abondance des spécialistes agricoles, l'abondance totale de l'avifaune, l'indice de spécialisation de la communauté** et la **richesse spécifique**. Nous y reviendrons plus en détail dans le chapitre III. Toutefois, le test de certaines hypothèses a pu justifier l'étude de **l'abondance de l'alouette des champs**⁶ comme espèce modèle, ainsi que de la **proportion de spécialistes agricoles inféodés aux prairies**. La thèse porte sur les oiseaux nicheurs et la saison de reproduction. Nous reconnaissons que ce choix laisse dans l'ombre le rôle de la période hivernale, qui fait également l'objet de travaux (e.g. Powolny (2012), et a justifié la mise en place depuis 2006 du Suivi Hivernal des Oiseaux Communs.

⁶ La liste des espèces citées est donnée en annexe.

Encadré 1. Les services rendus à l'agriculture par les oiseaux.

Vouloir protéger la nature en raison de sa seule valeur intrinsèque est aujourd'hui un argument insuffisant pour justifier la prise en charge d'actions en faveur de la biodiversité. La notion de service écosystémique permet de lever cet obstacle en adoptant un point de vue centré sur l'espèce humaine.

Selon la typologie du Millenium Ecosystem Assessment, l'avifaune peut fournir des services d'approvisionnement en produits divers (nourriture, plumes, guano...), de régulation via la consommation des carcasses par les charognards, culturels en raison de leur importance symbolique et esthétique, et de support pour tous les autres processus affectant les écosystèmes. Selon la revue de (Whelan et al., 2008), ces services support intéressant l'agriculture sont la pollinisation, la dispersion des graines, et la régulation des bioagresseurs. Toujours selon cette revue, la régulation des insectes est le cas le plus documenté, même s'il n'a pas débouché sur des propositions opérationnelles, hormis pour certains systèmes de production (café, pommiers). (Orlowski et al., 2014) ont étudié le sujet en grandes cultures, et notamment dans le cas des ravageurs aériens du colza, sans toutefois quantifier le service de régulation. Ce dernier compte-t-il ? L'extermination des moineaux friquets en Chine lors de la campagne dite des '4 nuisibles' menée lors du Grand Bond en Avant a précédé des attaques d'insectes sur les cultures et la grande famine des années 1958-60. Des observateurs ont interprété cette coïncidence comme preuve indirecte d'un service de régulation (Dix et al., 1995). La régulation des rongeurs par les rapaces est un autre service fréquemment mentionné, qui justifie la mise en place de nichoirs et de perchoirs aux alentours des champs. Le cas des graines d'adventices est abordé de manière différente. Leur consommation, en particulier en hiver, n'est pas étudiée comme service, mais uniquement comme facteur explicatif de la répartition des populations d'oiseaux dans les paysages agricoles. Le renversement de perspective est rare. En discussion de sa thèse, Powolny (2012) estime à 9 t la quantité de graines d'adventices consommées en hiver par les alouettes des champs sur les 360 km² de la zone atelier de Chizé, sur 25 t disponibles. Ce calcul laisse augurer un potentiel de régulation intéressant.

Ces services utiles ne doivent pas faire oublier les « dis-services » ou « services antagonistes » occasionnées par certaines espèces ravageant les cultures, comme certains corvidés et les pigeons ramiers, sur les oléoprotéagineux.

I.1.3. Quelles échelles de temps et d'espace ?

Le paysage est un niveau plus approprié que la parcelle cultivée pour étudier la biodiversité dans un contexte agricole (Burel et al., 1998). Mais ce paysage est-il celui des agriculteurs ou bien celui des oiseaux riverains des fermes ? Autrement dit, l'échelle spatiale à considérer doit-elle être l'unité fonctionnelle du paysage agricole comme écosystème, ou bien l'unité décisionnelle de l'exploitation ? Nous nous sommes arrêtés à l'expression visible du choix des cultures, c'est-à-dire les patrons spatiaux et temporels, pas à leurs déterminants et aux modèles de décision des agriculteurs. Dans la mesure où nous nous intéressons au résultat des décisions et non aux processus de décision, nous avons choisi de privilégier l'unité fonctionnelle écologique. La définition de la taille de cette unité ne peut être que relative aux espèces considérées. Ainsi Pickett & Siriwardena (2011) ont montré que l'effet de l'hétérogénéité des paysages variait, selon les espèces d'oiseaux, en fonction de leurs surfaces (1, 9 et 25 km²). Il n'existe pas de taille « optimale ». Dans leur revue sur les études menées à l'échelle du paysage, Bennett et al. (2006) ont relevé des mailles d'investigation de 0.25 à 1200 km² dans le cas des oiseaux, la plupart des études Européennes se situant en 1 et 4 km². Ces dernières dimensions présentent l'avantage d'être commensurables avec l'étendue d'une exploitation de grandes cultures. Elles sont d'un ordre de grandeur « parlant » et gérable par les agriculteurs. Du point de vue des passereaux spécialistes agricoles, dont le territoire est habituellement de quelques hectares, de telles surfaces peuvent abriter potentiellement plusieurs dizaines de couples.

Le paysage sera notre objet d'étude, et chaque paysage pourra être considéré comme un individu. Reste à préciser la population étudiée, c'est-à-dire l'étendue géographique concernée. Cette dernière est dictée par la zone d'action de Terres Inovia, dont l'objet social est de fournir des références au niveau national pour chaque producteur d'oléoprotéagineux⁷. En d'autres termes, Terres Inovia travaille à l'échelle de l'agriculteur sur une étendue nationale. Il s'agit d'une exigence stratégique qui implique que la production de références soit adaptée au contexte. N'exclure personne, mais en respectant les particularités de chacun peut sembler contradictoire. Nous reviendrons sur la problématique méthodologique et le compromis qui en a découlé.

Concernant l'échelle temporelle à prendre en compte, nous sommes intéressés par des évolutions durables de la biodiversité, mues en dernier ressort par la démographie. Il ne s'agit pas de favoriser d'éventuelles réallocations d'oiseaux dans le paysage en fonction de leurs préférences pour certains types de couverts, mais plutôt d'**améliorer la capacité du paysage à supporter durablement des populations**, autrement dit une capacité d'accueil. Conformément à notre objectif, nous employons ici ce terme dans un

⁷ Certains produits et services sont collectifs d'autres individualisés. Mais dans chaque cas, ce sont des agriculteurs concrets qui en bénéficient.

sens étendu, couvrant aussi bien la capacité de charge d'un territoire pour une espèce donnée, que sa capacité à accueillir une communauté diversifiée.

I.1.4. Quelles pratiques⁸ ?

La question des pratiques doit d'abord être placée dans le contexte plus général de l'implication de l'agriculture dans les évolutions de l'avifaune. Le déclin des spécialistes agricoles de 31% sur la période 1989-2013 (Figure 1) est bien supérieur à la perte d'espaces agricoles estimée à 6% sur la période 1989-2012, principalement des surfaces en herbe (Source : Agreste – Enquêtes Teruti-Lucas). Bien qu'aucune information sur la configuration de cette perte d'habitat (agrégation ou « mitage ») ne soit disponible, il semble justifié d'affirmer que la diminution des espaces agricoles n'est pas la cause principale du déclin des spécialistes agricoles. Ces derniers peuvent migrer à longue distance et il n'est pas exclu que leur déclin soit attribuable à la dégradation des conditions d'hivernage. Cette hypothèse semble néanmoins peu plausible selon Vorisek et al. (2010). Les causes du déclin doivent donc être cherchées du côté des espaces agricoles. Nous nous concentrerons sur le concept d'« intensification », qu'il faut cependant replacer dans un cadre plus large. L'exemple Suédois montre que déclin des spécialistes agricoles peut également être dû à des effets combinés d'intensification et de déprise agricole à la fois sur les zones de reproduction et d'hivernage (Wretenberg et al., 2006).

L'intensification agricole est évoquée comme menace majeure pour la biodiversité en général (Matson et al., 1997 ; Tilman et al., 2001), et les oiseaux en particulier (Donald et al., 2001 ; Firbank, et al., 2008). Ce concept est habituellement défini, dans le champ de l'écologie, comme un processus d'augmentation des rendements par unité de surface permis par l'utilisation accrue d'intrants (Matson et al., 1997). L'intensification est dans ce cas exprimée par des flux de matière entrant (azote, pesticides) ou sortant (grains) de la parcelle cultivée. A ces flux sont couramment associés une simplification des paysages à différentes échelles : agrandissement des parcelles et des exploitations, moindre diversité des cultures, destruction des éléments semi-naturels (Tschardt et al., 2005). L'intensification se présente dans le débat public comme un « paquet » de pratiques variées, même si certaines études menées en Europe ont relégué certaines associations, notamment entre utilisation des intrants et simplification des paysages, au rang d'idées reçues (Herzog et al., 2006 ; Roschewitz et al., 2005).

Le concept d'intensification se révèle peu adapté au positionnement de Terres Inovia comme institut technique au contact des agriculteurs. Le concept est si large qu'il pourrait très bien englober l'ensemble des producteurs d'oléoprotéagineux en

⁸ Considérées au sens large : non seulement les « pratiques culturales » correspondant à la conduite des cultures, mais aussi les pratiques d'assolement de rotation, d'aménagement et de gestion du parcellaire et des éléments semi-naturels. Autrement dit, toutes les actions pouvant avoir une empreinte sur le paysage agricole.

agriculture conventionnelle, et Terres Inovia sortirait de son rôle en leur demandant de changer de système de production, par exemple vers des systèmes herbagers ou des modes de production biologique. Son rôle consiste plutôt à conseiller les agriculteurs sur des pratiques adaptées à leurs systèmes de production, qu'ils soient en polycultures élevage, grandes cultures conventionnelles ou agriculture biologique.

Nous devons donc ouvrir la boîte noire de l'intensification et décomposer le problème en travaillant sur des facteurs effectivement gérables par les agriculteurs au sein de leurs systèmes de production. Pour décorréler les facteurs agricoles affectant la biodiversité Firbank et al., (2008) proposent de décrire les paysages selon trois axes, auxquels correspondent des pratiques de gestion : l'usage de l'espace, la structure du paysage et les pratiques culturales (Figure 2). Les agriculteurs ont peu de latitude pour agir sur l'axe « usage de l'espace ». Cela implique de nous intéresser aux axes « structure du paysage » et « pratiques culturales ». Les agriculteurs peuvent modifier la structure du paysage par l'implantation et la gestion d'éléments semi-naturels (ESN) en bordure de parcelle, ou bien par le choix des cultures, c'est à dire toute décision affectant l'assolement (composition de la sole et affectation des cultures aux parcelles) et les successions (diversification ou simplification des rotations). Les pratiques culturales susceptibles d'impacter la biodiversité sont nombreuses : fertilisation azotée, travail du sol, usage des pesticides...

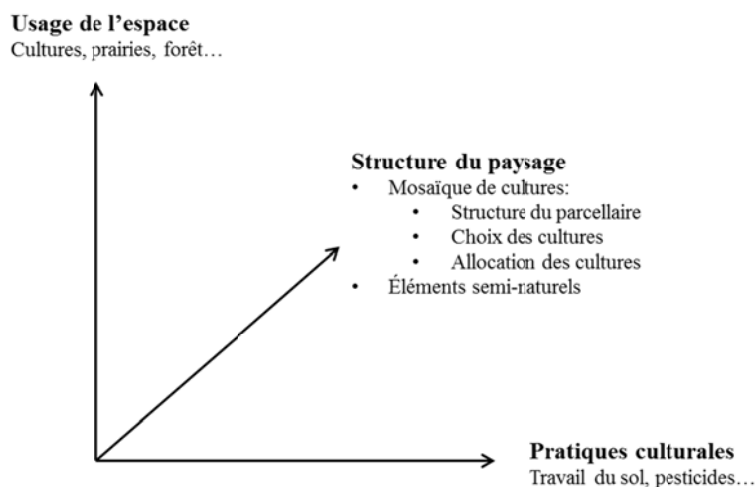


Figure 2. Trois axes de description des paysages agricoles proposés (Firbank et al., 2008). Aux axes « structure du paysage » et « pratiques culturales » correspondent un ensemble de pratiques mobilisables par les agriculteurs qui ont en revanche moins de latitude pour se déplacer sur l'axe « usage de l'espace ».

Cette grille d'analyse est générique et peut tout aussi bien être utilisée pour étudier le statut d'espèces particulières, que celui de communautés animales et végétales. Dans le cas de l'avifaune, la question des ESN est largement abordée par ailleurs, e.g. revues de Hinsley & Bellamy (2000) et Vickery et al. (2009). Nous ne la traiterons pas. La question du choix des cultures et des pratiques culturales est en revanche moins abordée.

L'impact des pratiques culturales est une question polémique en raison de la focalisation sur certains aspects de l'agriculture conventionnelle, en particulier l'usage des pesticides. Le Printemps Silencieux (Carlson, 1962) est à ce titre une publication fondatrice, qui est depuis lors source d'inspiration, comme le montre la publication d'un « *Second Silent Spring* » par des ornithologues Britanniques en 1999 (Krebs et al., 1999). Si des preuves d'intoxication directes existent⁹, les effets indirects sur l'avifaune via la diminution des ressources trophiques sont beaucoup plus difficiles à déceler compte tenu de la complexité de la chaîne causale. Malgré cette difficulté, cette piste est privilégiée, en raison des effets diffus des pesticides (Boatman et al., 2004). Les études reliant leur usage et baisse des performances démographiques sont rares, mais existent dans le cas de la perdrix grise (Rands, 1985) et dans celui du bruant jaune (Hart et al., 2006). Le cas des pesticides est emblématique de ces difficultés méthodologiques, mais le problème se pose de la même manière pour d'autres pratiques, e.g. le travail du sol simplifié (Cunningham et al., 2004). La détection d'effets directs (e.g. destruction de nids) est possible, mais la détection d'effets indirects par des études démographiques nécessite des moyens importants, et les études corrélatives sont soumises au risque de confusion avec d'autres facteurs, en particulier la structure du paysage.

L'impact des cultures sur l'avifaune est reconnu par les écologues et les naturalistes, et une réflexion est entreprise autour du rôle de la structure du couvert (Wilson et al., 2005), et des ressources trophiques associées, graines et insectes (Holland et al., 2006). L'effet positif de la diversité des cultures sur la biodiversité dans son ensemble est une opinion assez largement partagée (Benton et al., 2003 ; Tschardt et al., 2005), mais elle est basée sur des spéculations théoriques et des cas restreints¹⁰. Les études prenant en compte de manière détaillée les différentes cultures sont relativement rares. (Tryjanowski et al., 2011) ont recensé au total 2380 articles sur les liens entre agriculture et avifaune dans les 28 pays de l'Union Européenne, tandis que notre recherche sur l'impact du colza n'en recense plus que 18 où cette culture est explicitement prise en compte (article en annexe). Cela peut s'expliquer par la prégnance des approches holistiques en écologie où les cultures sont souvent agrégées en raison d'une simplification a priori, les cultures étant vues comme habitat unique, ou bien de l'indisponibilité des données au niveau de détail voulu. Quand elles sont prises explicitement en compte, elles le sont de manière étendue à diverses catégories d'usage du sol qui dépassent les seules grandes cultures (i.e. jachères et prairie).

La question de l'impact des cultures répond à des préoccupations stratégiques de Terres Inovia sur le développement des biocarburants et l'intégration des protéagineux dans

⁹ Le réseau de surveillance SAGIR de l'ONCFS recense les cas de ce type.

¹⁰ La synthèse opérationnelle de Dicks et al. (2014) adossée aux seules preuves expérimentales, ne fait plus apparaître que cinq références sur cette question, quatre faisant mention d'un effet positif, une d'un effet négatif.

les systèmes de cultures. Elle semble par ailleurs d'un abord plus facile que celle des pratiques culturales en raison des données disponibles, et des cadres théoriques et méthodes mobilisables. C'est pourquoi nous avons choisi de la traiter en priorité, même si nous sommes conscients du caractère partiel de l'approche : ne pas traiter conjointement cultures et pratiques culturales implique un risque de confusion, compte tenu de la variabilité des pratiques pour chaque culture.

Les variations d'assolement peuvent résulter du jeu des rotations, pour un système de culture donné, ou bien d'évolutions à plus long terme via par exemple l'introduction de nouvelles cultures et/ou une diversification des rotations. Nous sommes principalement intéressés par ce dernier type de variation, conformément à notre objectif de travailler sur la capacité d'accueil durable des paysages.

I.1.5. Formulation de la question au prisme de l'écologie scientifique

Pour résumer les choix opérés, la thèse se propose de traiter des conséquences des variations d'assolement, sur la capacité d'accueil de l'avifaune, utilisée comme indicateur de biodiversité, de paysages de quelques centaines d'hectares, dans une large gamme de conditions représentatives de l'agriculture française. **Quelles peuvent être les conséquences sur l'avifaune de l'assolement, ou bien de la diversité des cultures ?** Notre hypothèse est qu'il est possible de modifier la capacité d'accueil d'un paysage en modifiant le choix des cultures. Comment traduire cette question dans le langage de l'écologie scientifique ? Il nous faut au préalable préciser quelques concepts clés.

Le concept d'habitat

Le concept d'habitat permet de faire le lien entre les domaines de l'agronomie et de l'écologie, car il relie espace, son usage, sa physionomie, et processus écologiques. Ce terme est employé selon des usages variés et sa définition est la plupart du temps peu ou pas explicitée comme le remarquent Hall, et al. (1997) et Gaillard et al. (2010), ce qui est source de malentendus. Le concept d'habitat implique une représentation discrète du paysage comme mosaïque. D'autres cadres d'analyses sont néanmoins utilisables (Encadré 2).

Il convient d'abord de distinguer habitat du point de vue de l'espèce, et habitat du point de vue de l'observateur humain. Le premier répond à des besoins de niche écologique, définie comme la combinaison de plages de tolérance de l'espèce sur un ensemble de facteurs environnementaux (« hypervolume ») (Hutchinson, 1957). Le second peut être décrit selon des critères familiers, souvent la formation végétale. Le terme « habitat » employé seul correspond strictement au premier cas, tandis que dans le second, le terme « type d'habitat » est plus approprié, ou bien celui de « physionomie d'habitat » (Wiens & Rotenberry, 1981). En écologie du paysage, ce dualisme de la notion d'habitat se traduit par l'opposition entre classification « fonctionnelle » et « structurelle » des occupations du sol (Fahrig, et al., 2011).

Encadré 2. Cadres d'analyse des relations entre avifaune et environnement ne recourant pas au concept d'habitat.

Les travaux sur les relations entre avifaune et environnement recourent habituellement aux concepts de niche écologique et d'habitat. Une autre lecture des écosystèmes, vus comme systèmes dissipatifs est néanmoins possible. L'hypothèse de limitation énergétique stipule que tailles des populations, et par conséquent taux d'extinction et richesse spécifique sont limités par la productivité primaire (Wright, 1983). Cette hypothèse est partiellement vérifiée dans le cas des oiseaux (Ding et al., 2005). Dans les travaux appliqués au contexte agricole, le facteur limitant calculé n'est plus l'énergie disponible pour la biocénose, mais son appropriation par l'espèce humaine. Cette approche indirecte a pu porter ses fruits dans le cas de l'avifaune (Haberl et al., 2005). L'hypothèse que l'énergie disponible pour la biocénose est inversement proportionnelle à son appropriation est implicite, et mériterait d'être vérifiée.

L'évolution technologique permet aujourd'hui de faire l'économie du concept d'habitat pour l'établissement de modèles prédictifs empiriques. En effet, la description des habitats implique une représentation discrète de l'espace, et la représentation continue du paysage à partir d'images raster brutes sans classification permet d'établir des modèles de prédiction de la présence ou de l'abondance d'organismes, à partir des caractéristiques de leur environnement. Cette méthode permet de se passer de la phase de classification des habitats, qui peuvent refléter un point de vue anthropocentrique et générer une perte d'information. (Sheeren et al., 2014) donnent un exemple d'utilisation de cette méthode dans le cas de l'avifaune.

L'habitat est le lieu d'un certain nombre de processus écologiques. Un oiseau fréquentera un habitat donné parce qu'il l'aura sélectionné. Ce processus comportemental est en principe expliqué par un calcul intéressé. Intervient ici la notion de qualité d'habitat qui fait référence à l'avantage démographique permis par ses caractéristiques (abris, ressources trophiques...), et peut être détecté par l'oiseau par un certain nombre de signaux. De la qualité d'un habitat dépendra sa capacité de charge, au sens strict la taille limite de la population permise par les ressources qu'il fournit, ou en d'autres termes la limite (paramètre 'K') de la courbe de croissance logistique de la population. Dans un sens plus large et applicable en écologie de la conservation, la capacité de charge peut être vue comme la capacité du paysage à supporter durablement une population (Dhondt, 1988). Nous utiliserons comme synonyme le terme de capacité d'accueil.

Ce schéma idéal peut être enrichi par plusieurs phénomènes susceptibles de complexifier l'évaluation de la qualité d'un habitat. Comme le rappellent Pérot & Villard (2009) :

Assessing habitat quality can be challenging, not only for ecologists but also for the organisms they study.

En effet, des interactions sociales peuvent faire que certains oiseaux ne sont pas libres de s'établir où bon leur semble en raison du comportement despotique de leurs congénères (*ideal free vs. despotic distribution* (Fretwell, 1972)). Il peut en résulter un accaparement d'habitat de qualité élevée par quelques individus. D'autre part, les oiseaux peuvent se tromper et sélectionner des habitats peu intéressants d'un point de vue démographique, voire contre-productifs dans le cas de « trappes » écologiques (Jones, 2001). Un exemple connu en grandes cultures est celui du busard des roseaux, se plaisant à nicher dans les céréales sans toutefois être capable d'anticiper les dates de récolte, avec des conséquences fâcheuses pour les nichées si ces dates sont précoces. Enfin, un décalage temporel (« *lag time* ») peut survenir entre la modification de l'habitat et les conséquences sur les populations. C'est en particulier le cas pour les espèces fidèles à leur site (Wiens, 1992).

Les méthodes d'estimation de la qualité d'habitat sont variées. Dans le cas des oiseaux, Johnson (2007) distingue les méthodes basées sur la mesure des propriétés des habitats (e.g. ressources trophiques) et celles basées sur les mesures de l'avifaune, qui peuvent concerner la démographie, les patrons de répartition spatiale et temporelle, ou bien l'état des individus. Toujours dans le cas des oiseaux, la typologie de Block & Brennan (1993) distingue la méthode corrélative reliant descripteurs des habitats et avifaune, les études focales caractérisant les habitats là où les oiseaux sont observés, et enfin l'expérimentation, beaucoup plus rare, permettant d'établir des relations de cause à effet.

Compte tenu des coûts relatifs des différentes méthodes, la méthode corrélative occupe une place de choix, en particulier quand il s'agit de travailler sur des informations obtenues à l'échelle du paysage. Elle recourt à la famille très large des modèles d'association entre espèce et habitat (revue de Guisan & Zimmermann, 2000). Un des principaux écueils à l'utilisation de ces modèles pour évaluer la qualité d'habitat réside dans l'utilisation de la densité d'individus comme indicateur, en raison des possibles biais évoqués plus haut. « Compter les oiseaux doit-il compter ? » s'interrogent Bock & Jones (2004). Ce problème initialement soulevé par Van Horne (1983), a été repris dans un contexte plus large par Johnson (2007). Le cas des oiseaux est difficile en raison de la mobilité de ces organismes, qui peut être à l'origine de relations source/puit opérant à grande distance. Sans contrôle des flux d'immigration et d'émigration, il est difficile de savoir si la densité observée est bien un indicateur démographique, ou seulement le révélateur d'un comportement de sélection, dont le lien avec la qualité d'habitat est incertain. Ce problème néanmoins est relativisé par la revue de Bock & Jones (2004) qui ont montré qu'une forte densité assure un meilleur recrutement de l'avifaune dans la plupart des cas, en particulier dans le contexte Européen. Nous ferons l'hypothèse dans la suite de nos réflexions que « compter compte », c'est-à-dire que la densité estimée sur un paysage est un indicateur valable de sa capacité d'accueil.

Le concept de hiérarchie

Une des difficultés du concept d'habitat tient à l'emboîtement des échelles et à l'ouverture des systèmes étudiés. Le concept de hiérarchie (Allen & Starr, 1982) implique que les patrons observés à un niveau d'organisation donné sont en partie contraints par ceux observés à un niveau supérieur. Le niveau d'organisation peut ici être relatif aux organismes (individus → population → méta-population), au temps ou à l'espace. Un même terme peut être utilisé pour différents niveaux hiérarchiques, ce qui peut aboutir à des quiproquos. Ainsi, la sélection peut concerner le niveau d'une région, d'un paysage, d'un type de formation au sein de ce paysage. Pour solutionner ce problème Johnson (1980) distingue plusieurs types de sélection:

First-order selection can be defined as the selection of physical or geographical range of a species. Within that range, second-order selection determines the home range of an individual or social group. Third-order selection pertains to the usage made of various habitat components within the home range. Finally, if third-order selection determines a feeding site, the actual procurement of food items from those available at that site can be termed fourth-order selection.

Cet emboîtement d'échelles peut rendre utile une distinction entre « macro-habitat » et « micro-habitat ». Block et Brennan (1993) proposent ainsi, en reprenant la typologie de Johnson (1980), de faire correspondre micro-habitat et sélection de 3^{ème} ordre, macro-habitat et sélection de 2nd ordre. Ces définitions sont relatives à un domaine vital, et donc à l'espèce.

Au sein de leur domaine vital, les individus exploitent et se déplacent entre différentes « tâches » d'habitats (micro-habitats) au sein du paysage vu comme mosaïque (macro-habitat). Il peut en résulter des effets systémiques. Ces processus écologiques ont été exposés par Dunning et al. (1992) : les organismes peuvent bénéficier de la proximité de tâches offrant des ressources non substituables (complémentation) ou substituables (supplémentation). D'autre part, des effets de bordure peuvent limiter leur dispersion, et des habitats de qualité différente peuvent être à l'origine de flux source-puits. Ces processus sont à même de produire des réponses des espèces à la composition et à la configuration de la mosaïque paysagère. Le bilan dépendra des organismes.

L'espèce et la communauté

Ces considérations sont valables pour une espèce donnée. Or nous nous intéressons aux communautés formées sur les carrés par les oiseaux et par les spécialistes agricoles en particulier. Comment passer de l'espèce à la communauté et à des indices intégrateurs comme la richesse spécifique ? La structure des communautés dépend des caractéristiques de l'habitat qui agissent comme un filtre sur les traits des différentes espèces (Keddy, 1992). L'écologie du paysage enrichit cette vision en lui ajoutant une dimension spatiale. La fragmentation et la connectivité des habitats font varier les

probabilités de colonisation et d'extinction des populations. D'autre part, la complémentarité entre habitats peut être une condition de présence pour certaines espèces. La composition et la configuration des habitats peuvent agir finalement comme filtres pour expliquer la structure de la communauté au niveau du paysage (Duflot et al., 2014).

La structure des communautés dépend également des interactions entre espèces : prédation, compétition, facilitation. La prise en compte de ces interactions est difficile, à tel point que certains auteurs comme Opdam et al. (2001) se plaignent de l'absence de véritable cadre théorique opérationnel, quand il s'agit de produire de la connaissance appliquée. Ils reprennent en cela le constat de Van Horne (1983) :

Generally, in evaluating the effects of management options on the wildlife community, species interrelationships such as competition and predation are ignored and the community assessment is based solely on the aggregation of individual species assessments

Un auteur comme Dunning n'élucide pas les liens entre espèces et communauté, et se contente d'estimer que les mêmes processus sont à l'œuvre au deux niveaux :

If landscape-level processes affect the persistence of populations, then these processes also have an effect on local community structure (Dunning et al., 1992)

Ces considérations semblent toujours d'actualité. Les raffinements théoriques excèdent de loin les possibilités de validation sur le terrain (Agrawal et al., 2007). En conséquence, les approches pour étudier les relations entre communautés et paysages utilisent habituellement les mêmes métriques que celles utilisées pour étudier les populations, i.e. les modèles utilisent les mêmes descripteurs paysagers.

Application à notre cas

Ces différents concepts étant précisés, comment les relier à notre cas ?

Dans un paysage agricole, le domaine vital d'un oiseau nicheur couvre un espace composé de plusieurs champs et d'éléments semi-naturels les jouxtant (e.g. haie), voire d'autres espaces dans le cas d'un généraliste (e.g. forêt). Chacun de ces éléments sera plus ou moins fréquenté selon son intérêt pour la fourniture de ressources alimentaires substituables ou non substituables, ou pour la nidification.

Selon ce cadre, nous pouvons considérer le paysage agricole comme macro-habitat, lieu d'un processus de sélection de 2nd ordre, en principe révélateur de sa qualité, c'est-à-dire de sa capacité à supporter durablement une population, ou bien une communauté. Cette qualité dépendra de l'aptitude des micro-habitats le composant à fournir des ressources variées. Parmi ces micro-habitats, les cultures sont importantes. Elles peuvent être considérées comme autant de taches formant une mosaïque paysagère support d'effets systémiques (Fahrig et al., 2011). Notre travail consistera à vérifier si

cette mosaïque de cultures influence bien la qualité du paysage agricole pour l'avifaune, en utilisant la densité comme indicateur.

Le tableau 1 résume les correspondances entre les points de vue agronomiques et écologiques et les échelles correspondantes.

Tableau 1. Liens entre échelles considérées par les agronomes et les écologues, dans une perspective hiérarchique. Il est difficile d'associer des superficies précises à ces catégories. Les travaux sur l'avifaune à la méso-échelle de la « mosaïque paysagère » listés dans la revue de Bennett et al. (2006) concernent des superficies de 25 ha à 10 000 ha.

Point de vue des agronomes	Point de vue des écologues				
	Echelle	Comportement	Démographie	Habitat	Organisation
Champ	Petite	Choix du site de nourrissage, de nidification	Impact sur la mortalité, la reproduction	Micro-habitat	Individu
Paysage agricole	Méso	Choix du domaine vital (territoire)	Capacité de charge, qualité du macro-habitat	Macro-habitat = mosaïque de micro-habitats	Population
Région	Large	Aire de répartition	Tendance	Biome	Méta-population

Voyons comment la question générale de la réponse de l'avifaune aux cultures à cette échelle du paysage a été abordée jusqu'à présent, et où se situe le front de recherche. Cet état des lieux nous permettra de définir plus précisément des questions de recherche.

I.2. Etat des lieux et questions de recherche

I.2.1. Stratégies d'estimation des relations entre avifaune et paysage

Les informations sur les relations entre avifaune et cultures sont obtenues soit au niveau local du spot d'observation, soit au niveau du paysage par agrégation de données obtenues sur différents spots, bien que ce dernier cas soit bien plus rare selon la revue de Bennett et al. (2006).

En conséquence, deux stratégies sont possibles pour estimer les réponses de l'avifaune au niveau du paysage (Figure 3) :

- 1) s'appuyer sur des connaissances locales sur les relations entre avifaune et cultures pour élaborer des modèles¹¹ de relations à l'échelle du paysage, dans un mouvement d'« *upscaling* ».
- 2) élaborer des modèles de réponse directement à l'échelle du paysage.

¹¹ Entendus au sens large de représentation et non au sens strict de modèle numérique.

Une troisième option consiste à conclure à des effets au niveau inférieur à partir de relations établies à un niveau supérieur (e.g. pays). Par exemple Donald et al. (2001) ont pu conclure à l'impact négatif des cultures d'hiver à partir de tendances nationales. Il ne s'agit cependant pas d'une stratégie de « *downscaling* » proprement dite, mais plutôt d'un élément de discussion corroboré par des résultats obtenus à l'échelle locale.

La Figure 3 nous servira de schéma d'analyse bibliographique. Après avoir établi les connaissances sur les liens entre avifaune et cultures au niveau du spot d'observation, nous aborderons les stratégies d'*upscaling* et d'estimation directe aux échelles supérieures. Cette rapide revue de la littérature traite de la question générique des relations entre avifaune et cultures, avec une ouverture sur les échelles dépassant le paysage proprement dit, et une autre sur la phase hivernale.

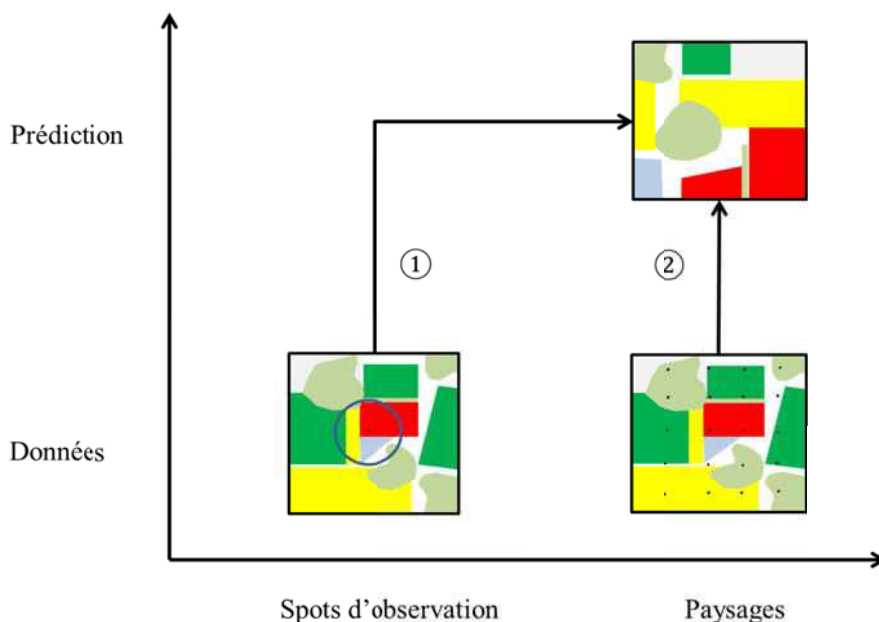


Figure 3. Deux stratégies pour prédire l'effet de l'assolement sur l'avifaune à l'échelle du paysage 1) construire des réponses par modélisation à partir de connaissances locales, e.g. l'aptitude des cultures comme habitat ou bien l'impact de la diversité des cultures autour du spot d'observation 2) estimer directement les réponses à l'échelle du paysage, i.e. la biodiversité estimée par agrégation des données obtenues sur les spots est rapportée aux caractéristiques du paysage. Ces deux stratégies impliquent des observations répétées sur des spots ou paysages distants.

I.2.2. Connaissances sur l'impact des cultures sur l'avifaune à l'échelle locale

Les études menées à l'échelle du spot d'observation interprètent les mesures de biodiversité en fonction des caractéristiques de l'habitat local, par exemple le champ cultivé, ou bien de celles de l'habitat local et de son environnement, par exemple les éléments semi-naturels en bordure du champ ou la diversité des cultures aux alentours.

Elles visent deux objectifs, à savoir déterminer d'une part l'aptitude de cultures particulières comme habitat (« *crop suitability* »), et d'autre part l'impact de l'hétérogénéité des cultures. Les méthodes employées sont diverses.

Aptitude des cultures comme habitat

L'observation des individus dans leur milieu (autoécologie) permet de tirer des conclusions sur leur comportement et leurs traits de vie. Les informations recueillies sont diverses : déplacements, paramètres démographiques, régimes alimentaires via des approches directes ou indirectes, i.e. l'estimation des ressources trophiques associées aux habitats permet de juger de leur intérêt pour les différentes espèces en fonction de leurs besoins. Ces études sont les plus proches des processus écologiques, mais elles sont limitées à des cas localisés, en raison des moyens techniques et humains qu'elles requièrent.

Il est possible d'observer directement l'usage d'une culture comme habitat. Pour prendre l'exemple du colza, Watson & Rae (1997) rapportent des observations circonstanciées d'usage de cette culture par neuf espèces en Ecosse. Elle peut dans certains cas faire office d'habitat secondaire pour des spécialistes des zones humides, le gorge bleue à miroir (De Cornulier et al., 1997) et le bruant des roseaux (Burton et al., 1999).

Les approches indirectes visent à estimer les ressources trophiques associées aux cultures. Elles supposent des connaissances préalables sur le régime alimentaire des oiseaux. Les spécialistes agricoles dépendent principalement des graines en hiver et des insectes au printemps, avec des profils variés selon les espèces (Holland et al., 2006). L'importance des insectes pour l'élevage des poussins a justifié l'élaboration de « *chick food indices* » réduisant les besoins alimentaires à une formule simple et permettant l'évaluation des ressources fournies par différents types d'habitats, e.g. Holland (2010).

Comment les cultures contribuent-elles à ces besoins ? Les cultures peuvent fournir elles-mêmes des ressources, graines ou feuillage, e.g. cas du colza en hiver (Powolny, 2012). Les adventices qui s'y trouvent ont un rôle crucial en raison de leur statut de ressource et d'espèce-hôte pour les insectes. Elles sont soumises à des dynamiques complexes mêlant effet des pratiques culturales, herbicides et travail du sol, et évolution des rotations (Marshall et al., 2003). Si les adventices sont relativement faciles à dénombrer, l'établissement de liens entre flore adventice et cultures est brouillé par l'effet à long terme des systèmes de culture. Autrement dit, deux champs de la même culture mais ne partageant pas la même histoire peuvent abriter des communautés d'adventices très différentes.

Le cas de l'entomofaune est inverse à celui des adventices. Les relations entre cultures et entomofaune peuvent sembler de prime abord plus directes et immédiates, du moins pour les taxons les plus mobiles. Mais contrairement aux adventices, les estimations de

l'entomofaune associée aux cultures sont complexes et difficilement comparables en raison de différences de méthodes et de contextes agronomiques, comme le montre l'exemple de l'évaluation relative du colza et du blé (Tableau 2). D'autre part, les fluctuations de l'entomofaune entre années peuvent être importantes (Moreby & Southway, 2002).

Tableau 2. Classements relatifs du colza et du blé selon les quantités d'invertébrés piégés dans chaque culture au printemps, à partir de différentes études menées sur le thème des ressources disponibles pour l'avifaune. La culture indiquée est celle présentant le plus d'invertébrés. = : pas de différence ; / : pas de référence.

Référence	Holland et al., 2012	Cléré et Bretagnolle, 2001	Stoate et al, 1998		
Méthode	Aspirateur	Pots pièges	Aspirateur (1993)	Aspirateur (1995)	Filet (1995)
Abondances des différents taxons					
Chrysomelidae	Colza	/	Blé	Colza	=
Curlionidea	Colza	/	Blé	Colza	Colza
Nitidulidae	Colza	/	/	/	Colza
Carabidae	Blé	Colza	Blé	Blé	Colza
Staphylins	Blé	/	Blé	Blé	Colza
Hémiptères	Blé	/	Blé	Colza	Blé
Autres indicateurs					
Biomasse totale	Blé	Colza	/	/	/
Chick Food Index	Blé	/	/	/	/

Cette approche indirecte peut être riche d'enseignement, mais est très difficile à généraliser en raison de son coût. Quelques cas bien documentés bouclent les différentes étapes, de la production de ressources trophiques par les cultures jusqu'aux conséquences démographiques pour les oiseaux, par exemple les effets positifs de la luzerne sur l'outarde canepetière (Bretagnolle et al., 2011), et du colza sur la linotte mélodieuse (Moorcroft, 2000). L'apport des ressources propres aux cultures, feuillage et graines, est le cas le plus facile, mais « associer » adventices et entomofaune aux cultures est autrement plus difficile en raison de la longueur de la chaîne causale et de la quantité de données qu'une telle investigation implique.

L'identification d'associations espèce-habitat à partir de données de fréquentation ou d'abondance est une autre voie pour étudier l'intérêt des cultures. Cette méthode permet de tirer des conclusions sur les préférences entre types d'habitats. Les études peuvent concerner des zones délimitées et précisément caractérisées, ou bien être adossées à des observatoires pérennes sur une étendue géographique importante. A titre d'illustration, Chamberlain et al. (1999) combinent les deux approches dans le cas de l'alouette des champs. Ces études corrélatives présentent l'inconvénient de ne pas permettre l'identification de relations de cause à effet, mais leur nombre permet

néanmoins des mises en commun et la production de méta-analyses, e.g. Wilcox et al. (2014) bien que les méthodologies pour le suivi des oiseaux ne soient pas homogènes.

Les résultats de ces travaux peuvent se traduire en termes d'aptitude des cultures comprise de manière absolue (e.g. culture propice) ou relative (classement des cultures). Des synthèses ont été réalisées sur ce sujet. A titre d'illustration, le Tableau 3 présente les résultats de la revue bibliographique de Everaars et al. (2014) réalisée pour paramétrer un modèle de prédiction de la densité de quatre espèces de spécialistes agricoles à l'échelle du paysage. Ce travail présente l'avantage de détailler le rôle de différentes cultures. La revue de Vickery et al. (2008) porte à la fois sur les périodes clés de l'hiver et du printemps, mais agrègent les grandes cultures en deux catégories (« *broad leaves* » et « *cereals* »). Ce type de synthèse est néanmoins fragile. Les règles d'assemblage de résultats sur les liens entre cultures et oiseaux sont obtenues par des méthodes hétérogènes, relevant de l'expertise. Les deux synthèses citées voient des différences entre cultures dans le cas de l'alouette des champs en saison de reproduction, là où la méta-analyse de Wilcox et al. (2014) n'en voit pas, hors cas de la luzerne¹². Cette incohérence est-elle attribuable à une base de connaissance plus restreinte pour la méta-analyse¹³ ou bien à un excès de confiance des experts ? Il est difficile d'en juger.

Dans le contexte Français Andrade et al. (2012) ont établi une liste d'espèces focales pour le suivi des effets non intentionnels des pesticides sur céréales à paille, à partir du Suivi Temporel des Oiseaux Communs et du Registre Parcelaire Graphique (RPG). Ce travail aurait pu constituer une base intéressante d'évaluation de l'association des espèces aux différentes cultures à l'échelle de la parcelle. Toutefois, l'incertitude sur le positionnement des parcelles au sein des îlots décrits par le RPG n'a pas permis de traiter d'autres cultures que les céréales à paille (Andrade, communication personnelle).

¹² Et des jachères. Mais nous ne considérons pas ces dernières comme « cultures » selon notre cadre d'analyse.

¹³ Dans le cadre d'une méta-analyse, seules les données quantitatives sont prises en compte. Les sorties de modèles statistiques ou les classements sont exclus.

Tableau 3. Aptitudes de différentes cultures en saison de reproduction pour quatre spécialistes des espaces ouverts (Everaars et al., 2014). Échelle de 0 (très mauvais) à 5 (excellent).

	Alouette des champs		Bergeronnette printanière		Bruant proyer		Vanneau huppé	
	Nidif.	Alim.	Nidif.	Alim.	Nidif.	Alim.	Nidif.	Alim.
Luzerne	0	4	4	4	0	2	0	4
Orge	1	3	2	3	5	5	3	3
Betterave	1	0	0	0	1	0	3	0
Prairie	2	2	2	2	0	0	2	2
Maïs	1	3	0	3	2	2	4	3
Avoine	0	3	2	3	2	3	2	3
Colza	0	1	2	1	0	0	0	1
Pomme de terre	1	0	5	0	2	2	4	0
Seigle (été)	3	3	2	3	2	3	4	3
Seigle (hiver)	1	3	3	3	3	3	2	3
Ray-grass	2	2	2	2	0	0	2	2
Jachère	5	5	1	5	4	4	5	5
Tournesol	0	1	2	1	2	2	2	1
Triticale	1	3	2	3	2	3	2	3
Blé	2	3	2	3	5	3	2	3

Impact de l'hétérogénéité des cultures

Au-delà de l'étude des effets des cultures prises individuellement, un autre axe de recherche est l'étude des réponses de l'avifaune à l'hétérogénéité des cultures. Il s'agit ici d'élucider les processus spatiaux exposés par Dunning, et al. (1992). Cette question a été abordée par Miguet et al. (2013) qui ont montré que l'alouette des champs sélectionnait préférentiellement des territoires présentant une plus grande diversité de cultures. En Finlande, Vepsäläinen (2007) a conduit sa thèse sur les relations entre hétérogénéité des paysages agricoles boréaux et spécialistes agricoles à l'échelle de spots de 25 ha, et a conclu à l'effet positif de la diversité des cultures, y compris jachères et prairies, sur la richesse spécifique des spécialistes agricoles, mais pas sur leur abondance.

I.2.3. Modélisation des réponses à l'échelle du paysage et au-delà

Différentes stratégies de modélisation permettent d'assembler des connaissances locales pour réaliser des prédictions sur des étendues plus larges. Modélisation et prédiction doivent ici être comprises dans un sens plus étendu que l'utilisation de modèles numériques pour évaluer des scénarios, comme nous le verrons ci-après.

L'invariance d'échelle

L'hypothèse d'invariance d'échelle est avant tout une règle de « bon sens » permettant de statuer dans l'absolu sur l'effet d'un facteur donné, que celui-ci soit considéré sur une

parcelle un territoire ou un pays. Sa simplicité fait son succès. Elle est reprise implicitement dans des expertises sur l'impact des biocarburants, où les auteurs concluent notamment à un impact plutôt favorable du développement des surfaces en colza sur certains spécialistes comme la linotte mélodieuse (Grice et al. (2004) et Henderson (2009) citant les travaux sur cette espèce de Moorcroft (2000)). On retrouve également cette hypothèse dans l'explication qui est donnée des corrélations observées à l'échelle nationale entre cultures d'hiver et déclin des spécialistes agricoles (Chamberlain, et al., 2000): les ornithologues ont observé que ces oiseaux n'apprécient pas ces cultures peu favorables à l'alimentation en hiver et à la nidification au printemps.

L'invariance d'échelle peut être employée de manière formelle, par exemple en multipliant des densités moyennes par habitat par la surface des habitats pour réaliser des estimations à grande échelle. Browne et al. (2000) ont appliqué cette méthode pour estimer la population d'alouette des champs en Grande Bretagne à partir de densités observées par cultures.

De la parcelle au paysage

Les modèles développés en Allemagne pour estimer l'impact du développement des cultures énergétiques, principalement maïs et colza (Brandt & Glemnitz, 2014 ; Everaars et al., 2014) restent relativement simples, proches du principe d'invariance d'échelle. Ils sont basés sur l'évaluation de la capacité des paysages à abriter des populations à travers l'application de plusieurs filtres : aptitude des cultures pour la nidification et le nourrissage, effet positif de la diversité des cultures. Les résultats sont présentés pour un certain nombre d'espèces modèles. Les scénarios « biocarburants » montrent globalement un impact négatif, en raison de scénarios de substitution à des surfaces en herbe.

Les modèles peuvent être plus complexes. La revue de Stephens et al. (2003) détaille plusieurs stratégies de conception de modèles mécanistes prenant en compte la fourniture de ressources alimentaires dans le cas de spécialistes agricoles, et souligne que le principal problème est l'acquisition des données. Un exemple de modèle conçu par Butler et al. (2010) a pour principe l'estimation de l'impact de la déplétion des ressources en hiver. Il s'agit d'un modèle journalier basé sur l'adéquation entre besoins énergétiques de deux espèces, le bruant jaune et la linotte mélodieuse, et la fourniture de ressources dans les parcelles par les différentes cultures. Les auteurs reconnaissent que l'estimation de paramètres pour ce dernier terme est délicate en raison du manque et de la variabilité des données. Ce modèle a été évalué sur les données du suivi hivernal du *British Bird Survey* (BBS), sans toutefois donner lieu à des évaluations de scénarios.

Un degré supplémentaire de complexité est atteint avec Topping et al. (2013), qui utilisent dans le cas de l'alouette des champs un modèle à l'échelle de l'individu prenant en compte de manière détaillée ses interactions avec le milieu (ressources trophiques)

ses congénères (démographie), et d'autres espèces (prédation). Les résultats sont intégrés au niveau des populations. Ce modèle a été évalué sur un paysage Danois, mais là aussi, il n'a pas été mis en œuvre pour l'évaluation de scénarios d'évolution d'assolement.

Du paysage à la région

Les associations entre espèces et habitats peuvent être estimées à des échelles plus larges que le champ pour paramétrer des modèles destinés à évaluer des scénarios sur des territoires encore plus vastes. Le modèle de Butler & Norris (2013) (Cf. supra) estimé sur des carrés de 1 km², a ainsi été appliqué pour comparer un scénario « colza + miscanthus + taillis en rotation courte » à un scénario de référence, sur un paysage Anglais de 160 km² composé de 160 carrés (Casado et al., 2014). Ce scénario génère des réponses faibles et négatives des spécialistes agricoles dans leur ensemble, avec néanmoins des contrastes plus importants au niveau des espèces et des carrés.

De la région au pays

Il s'agit ici d'évaluer des scénarios nationaux d'évolution de l'agriculture. A partir des données STOC, Chiron et al. (2013) ont travaillé à partir d'associations établies à l'échelle de la région administrative. Un des scénarios évalués prévoit un développement de la culture de colza au détriment des jachères et prairies, ce qui aboutit sans surprise à une dégradation du statut des spécialistes agricoles et à une homogénéisation biotique des communautés (i.e. moins de spécialistes et davantage de généralistes). Toujours grâce aux données STOC, Princé et al. (2015) ont travaillé sur des associations à l'échelle plus restreinte de la « Petite Région Agricole » pour évaluer les effets conjoints de différents scénarios d'usage des sols et du changement climatique. Le même type de scénario « biocarburant » aboutit aux mêmes résultats que précédemment, qui peuvent toutefois être améliorés par une adaptation régionale.

1.2.4. Estimation directe des réponses à l'échelle du paysage et au-delà

Au niveau du paysage

Cette approche consiste à mesurer les descripteurs de l'avifaune directement à l'échelle voulue, grâce à des dispositifs d'observation, et à extraire l'effet des cultures compte tenu des autres éléments du paysage (e.g. arbres...) et de métriques représentant certaines de ses propriétés (e.g. hétérogénéité). Ces méthodes entrent dans le champ de l'écologie du paysage. Les travaux relatifs à l'avifaune sont très rares à cette échelle, Bennett et al. (2006) n'en ont identifié que 19, a fortiori quand ils prennent en compte les cultures. L'étude pan-européenne Agripopes (Billeter et al., 2008) s'est penchée sur le cas de la richesse spécifique de l'avifaune sur des territoires de 16 km², mais en agrégeant l'information sur les cultures sous forme d'un indicateur de diversité. Cet indicateur s'est montré sans effet contrairement au pourcentage d'éléments semi-

naturels. Les études menées grâce aux données STOC agrégées à l'échelle du carré (Devictor et al., 2008 ; Doxa et al., 2010) ne détaillent pas les différentes cultures.

Quelques travaux à l'échelle du paysage prenant en compte explicitement les différentes cultures ont été menées en Angleterre, principalement grâce aux données du BBS structuré autour d'un réseau de carrés d'observation de 1 km². Les relations entre avifaune et cultures sont estimées par espèce, dans un but de conservation. Chamberlain & Gregory (1999) ont ainsi observé un impact négatif de la diversité des cultures sur l'alouette des champs, mais uniquement en contexte *lowland*¹⁴. Le screening de 31 espèces mené par Siriwardena et al. (2012) a montré que la structure du paysage est globalement plus importante pour prédire l'abondance que les cultures et les structures linéaires (haies, chemins...). Les influences des cultures individuelles, très variables selon les espèces, sont présentées en annexe de l'article pour information et réutilisation éventuelle comme paramètre de modèle. Butler & Norris (2013) ont estimé les relations entre évolutions des populations de 19 espèces sur les carrés du BBS, et qualité d'habitats, y compris cultures, en hiver et en saison de reproduction. L'originalité de ce travail réside dans la classification fonctionnelle des habitats selon les ressources qu'ils peuvent fournir.

En France, nous pouvons noter des travaux réalisés sur la perdrix grise dans quelques régions contrastées (Bro et al., 2008). Ces travaux ont mis en évidence une sensibilité locale à la gestion des espaces agricoles, y compris des associations entre densité des perdrix grises et superficie de certaines cultures, mais sans cohérence entre régions.

Au niveau de la région et du pays

Les modèles statistiques peuvent être mis en œuvre à une échelle plus vaste que le paysage. Sausse et al. (2011) ont ainsi étudié les relations entre avifaune et surface en colza sur les « Petites Régions Agricoles » Françaises, avec pour résultats une tendance légèrement positive, mais des modèles expliquant peu de variabilité. Au niveau national Scholefield et al. (2011) ont étudié les relations entre évolution des cultures et de l'avifaune pour extrapoler des tendances selon divers scénarios. Le modèle n'est plus établi comme précédemment à partir de variations observées dans l'espace, mais à partir de variations observées dans le temps. Selon cette étude, le *Farmland Bird Index* devrait ainsi croître en France sous l'effet de l'augmentation des surfaces en tournesol.

I.2.5. Bilan et questions de recherche

Cette rapide revue montre qu'il existe un corpus de connaissance sur l'intérêt des cultures pour l'avifaune au niveau local, résumé par l'idée de *crop suitability*. Ce corpus présente des insuffisances, principalement l'utilisation de groupements variés pour

¹⁴ Ce terme n'est pas défini dans l'article, mais doit correspondre à « plaine » par opposition aux *highlands* dominés par les activités d'élevage extensif.

définir les cultures, des variations entre régions difficiles à interpréter, et un nombre de références variable selon les espèces. Ces références sont néanmoins assez nombreuses pour permettre des synthèses pour la plupart des spécialistes agricoles. Mais elles ont pour inconvénient de ne concerner que l'échelle du champ. L'inférence vers le paysage et au-delà selon le principe d'invariance d'échelle est une solution de bon sens pour répondre aux questions du moment sur l'impact des activités agricoles, mais mérite d'être vérifiée compte tenu de la théorie écologique.

L'intégration de ces connaissances locales dans les modèles opérant à l'échelle du paysage en reste à l'état de preuve de concept inutilisables en l'état et difficiles à évaluer. Les travaux décrivant directement l'impact des cultures sur l'avifaune à l'échelle du paysage sont rares. Aucun ne remplit toutes les conditions pour répondre à notre objectif. Ils présentent un ou plusieurs inconvénients :

- Les cultures sont prises en compte au même titre que les surfaces pérennes et il n'existe pas de résultat sur la gestion de la sole en grandes cultures. Par exemple, les impacts négatifs des biocarburants sont expliqués par une conversion de surfaces pérennes comme les prairies, ce qui n'est guère étonnant.
- La description des cultures est frustrante avec l'emploi de catégories agrégées.
- Les résultats sont obtenus par espèce dans un objectif de conservation. En cas de répétition des analyses sur plusieurs espèces, il n'existe pas de guide clair de lecture au niveau de la communauté, ce qui laisse le gestionnaire libre de ses choix, ou désarmé ! L'utilisation de descripteurs de la communauté est plus rare.
- Les échelles de travail dépassent la plupart du temps le paysage de quelques centaines d'hectare qui est notre objet d'étude, comme le montre la Figure 4 qui synthétise les échelles prises en compte dans les différents travaux cités.
- Les différences sont observées dans l'espace, sans donner d'information sur le rythme de changement.

Compte tenu de ses insuffisances, nous avons défini trois questions de recherche :

Question du changement d'échelle du champ au paysage : la connaissance de la valeur intrinsèque des cultures comme habitat ou du moins des préférences des oiseaux, suffit-elle pour prédire la capacité d'accueil du paysage ?

Question de l'effet de l'assolement : quelles sont les réponses de l'avifaune aux variations des cultures au sein de la surface labourable (i.e. dans un contexte de gestion de la sole en grandes cultures) ?

Question du rythme de changement : les processus opèrent-ils à long terme ou à court terme ? Autrement dit, l'assolement peut-il avoir un véritable effet démographique ou bien est-il la cause d'un simple déplacement des oiseaux entre paysages supportant des assolements différents ?

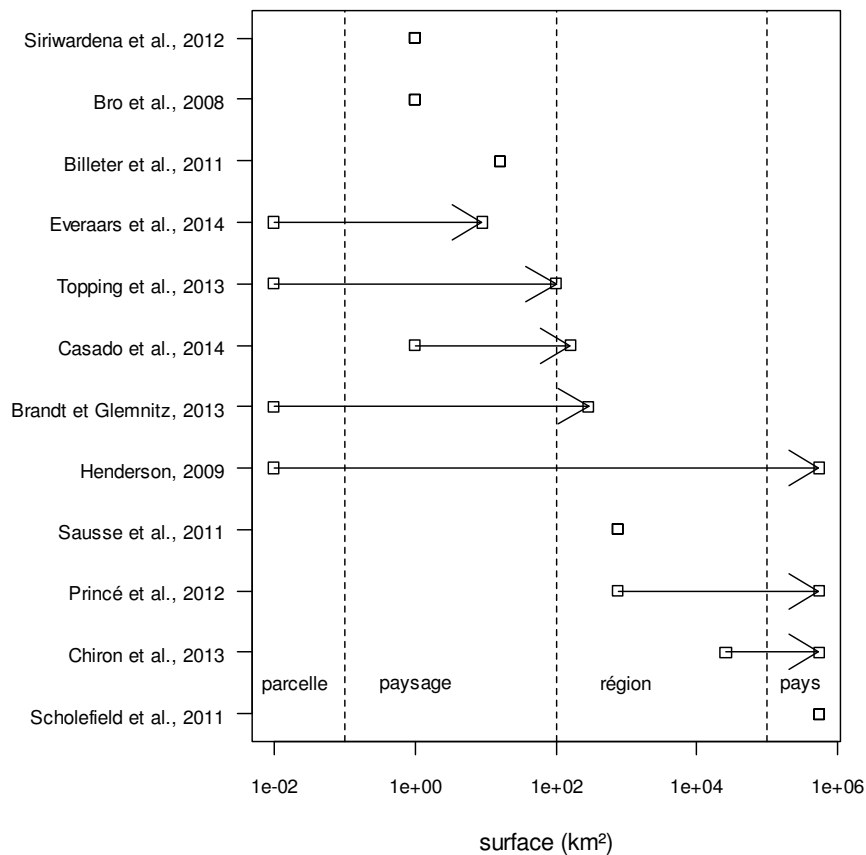


Figure 4. Échelles prises en compte dans 12 études sur les relations entre avifaune et cultures. Un seul carré indique une étude établissant une relation à une seule échelle. Une flèche indique l'utilisation d'une relation observée à une échelle pour conclure à une échelle supérieure. Les limites entre parcelle paysage région et pays sont arbitraires.

I.3. Stratégie de recherche

I.3.1. Choix d'un cadre général

En raison de sa complexité et des incertitudes qui lui sont associées, la stratégie de modélisation semble prématurée. Nous avons donc choisi d'estimer directement les réponses de l'avifaune selon les caractéristiques des paysages et des mosaïques de cultures (Figure 3, flèche 2). La niche scientifique est vacante, si l'on exclue l'exploitation faite du BBS réalisée outre-Manche pour répondre à des questions de conservation concernant des espèces particulières.

En pratique, la méthode consiste à réaliser des inférences à partir de modèles statistiques reliant l'indice de biodiversité étudié aux caractéristiques des paysages, habituellement décrits selon leur composition, e.g. la quantité relatives des différents habitats, et leur configuration, e.g. l'agencement spatial des habitats.

L'objectif final de ce travail est appliqué. Il s'agit de réaliser des pronostics sur l'impact de certaines pratiques, que l'on cherchera à promouvoir ou à contrecarrer. Notre travail doit en principe contribuer à la production de conseil sur tous les territoires. Ce cheminement du local vers le global, et d'une situation présente vers une situation future, soulève deux questions qui touchent à la généralisation des résultats, et qu'il convient d'examiner avant de pouvoir établir une stratégie : des résultats obtenus sur une zone d'étude sont-ils transférables à d'autres régions ? Comment prévoir le futur sur la base de différences observées dans l'espace à un moment donné ?

Les résultats locaux sont-ils transférables à d'autres régions ?

Dans le cas des spécialistes agricoles deux études ont montré l'influence du contexte local et régional sur les relations espèce-habitat. Schaub et al. (2011) ont montré qu'en Suisse les relations entre six descripteurs paysagers et abondance varient selon les régions pour 10 espèces sur 13. En Angleterre, Whittingham et al. (2007) ont montré que les mesures agro-environnementales ont un effet similaire entre systèmes de production pour la plupart des spécialistes agricoles mais pas entre régions. Ces résultats sont cependant contredits par Bonthoux (2011) qui n'a pas observé d'influence régionale notable dans le cas de l'alouette des champs. Derrière le mot « contexte », il y a un ensemble de variations. Whittingham et al. (2007) et Schaub et al. (2011) identifient quatre sources de variation :

- les caractéristiques des habitats varient. Par exemple la composition spécifique et gestion des haies varient entre régions.
- l'effet d'un habitat varie en fonction des autres habitats. Par exemple, l'effet de la surface cultivée dépend de sa rareté dans le paysage, avec des réponses accrues des spécialistes agricoles en contexte bocager (Robinson et al., 2001).
- les populations d'oiseaux varient (génotype et comportement). Whittingham et al. (2007) considèrent toutefois cette source de variation comme peu plausible.
- la composition des communautés varie sous l'effet de gradients géographiques avec des conséquences sur la prédation et la compétition.

Les résultats locaux peuvent donc être influencés par des variables qui suivent des gradients visibles uniquement à un niveau plus large que la zone d'étude, conformément au principe de hiérarchie. Dans ce cas, la transférabilité des résultats ne sera pas assurée. Ces variables sont interdépendantes et montrent des structures spatiales plus ou moins complexes et de portée variable. Les trois études mentionnées ici ne prennent pas en compte les différences entre cultures et se cantonnent au rôle joué par les éléments fixes. Mais il est probable que les cultures soient affectées par les mêmes types de variations, comme le suggèrent quelques exemples d'études menées à l'échelle du champ. Whittingham et al. (2003) interprètent ainsi les variations de réponse de l'alouette des champs au colza selon les régions par des états du couvert variables en raison de problèmes d'implantation.

Comment prévoir le futur sur la base de différences observées dans l'espace à un moment donné ?

Les associations espèce-habitat sont basées sur des comparaisons d'abondances (ou d'occurrences) dans l'espace. Le passage de ces résultats à des conclusions opérationnelles répondant à des questions du type « que faut-il faire ? » ou « que se passerait-il si ? » implique une substitution « *space for time* » (espace contre temps), i.e. si des différences sont observées entre lieux en raison d'un facteur donné, alors ces différences adviendront sur un même lieu en raison de l'évolution du facteur. Ce principe est souvent implicite, mais mérite d'être interrogé. Le remplacement des variations dans le temps par des variations dans l'espace est fondée sur une hypothèse fautive, consistant à considérer des paysages spatialement disjoints comme identiques, mais à différents stades de leur évolution. Quelques travaux sur l'avifaune ont ainsi montré que le principe de substitution espace contre temps a tendance à entraîner une surestimation de l'impact de changement d'occupation du sol (Bonthoux et al., 2013 ; Ernoult et al., 2006).

Un autre problème est que les associations spatiales révèlent un processus de sélection d'habitat, qui n'a qu'un rapport indirect avec la démographie, comme nous l'avons montré plus haut avec notamment la possibilité de trappe écologique. D'un point de vue fondamental, les modèles espèce-habitat sont basés sur l'hypothèse d'une situation d'équilibre entre les populations et leur environnement (Guisan & Zimmermann, 2000) . Les études synchroniques¹⁵ ne permettent pas de savoir si les populations observées croissent ou décroissent. L'étude de séries temporelles reliant évolution conjointe des populations et des paysages permet de lever ces difficultés en distinguant facteurs environnementaux et facteurs intrinsèques (densité dépendance). A notre connaissance la seule étude de ce type appliquée aux spécialistes agricoles est celle de Piha et al. (2007), mais elle ne concerne pas spécifiquement l'impact des cultures.

Le compromis

Les deux questions de la généralisation des résultats dans le temps et l'espace peuvent être vues comme un problème de moyens, la solution consistant simplement à répéter les observations sur une étendue et une durée suffisante pour s'assurer de la généralité des relations locales, et de leur inscription dans le temps. Mais ce programme ne semble pas réaliste en l'état. Il faut donc réaliser un compromis. Quels en sont les termes ?

Nous avons vu que les communautés observées dans les paysages dépendent de facteurs organisés hiérarchiquement dans l'espace et le temps. Les phénomènes internes aux paysages étudiés peuvent être surdéterminés par des phénomènes opérant aux niveaux hiérarchiques supérieurs. Ceci étant, deux stratégies de recherche sont possibles :

¹⁵ Etudes exploitant les variations entre sites distant à un moment donné.

La première considère ces contraintes d'ordre supérieur comme une nuisance qu'il convient d'annuler. Le dispositif consiste à étudier sur une étendue réputée homogène des associations espèce-habitat au niveau de fenêtres d'observation adaptées aux processus d'intérêt, dans notre cas des paysages. Les données acquises sont en général de résolution planimétrique, temporelle et thématique¹⁶ élevées grâce à la production de bases de données ad hoc, ce qui permet d'affiner la description des paysages et de la biodiversité, de tester des hypothèses, et d'identifier des processus « toutes choses égales par ailleurs ». Le prix à payer d'une telle stratégie est un doute sur la généralité des conclusions. Cela peut sembler paradoxal puisque la mise en évidence de processus doit justement garantir cette généralité. Mais le paradoxe est levé en changeant d'échelle : à supposer que des processus puissent être correctement identifiés, rien ne prouve comme nous l'avons souligné plus haut que leurs magnitudes soient identiques dans d'autres contextes, ni qu'ils ne soient contrebalancés par d'autres processus propres à ces autres contextes. Face à ce problème, une variante de cette stratégie consiste à dupliquer les études dans quelques régions réputées contrastées. Le problème de la généralisation est ainsi résolu de manière binaire et qualitative, mais le prix à payer est cette fois très concret : ces dispositifs sont souvent coûteux.

La seconde stratégie considère les contraintes d'ordre supérieur comme sources de variations à explorer, ou à contrôler. Le dispositif consiste à tirer parti de bases de données décrivant biodiversité et paysages sur des fenêtres d'observation réparties sur une large étendue. La résolution des données est habituellement faible car il faut se contenter de bases de données nationales existantes, et l'incorporation de variations géographiques parfois implicites obscurcit les relations observées. Les résultats sont interprétables comme tendances.

Pour résumer les termes de cette problématique, un dispositif local permet d'éviter la confusion avec les effets du contexte en les annulant, et d'acquérir des données assez précises pour dévoiler (ou approcher) des relations de cause à effet. Mais rien ne vient garantir l'importance de ces relations quel que soit le contexte. A l'inverse un dispositif national produit des corrélations obscurcies par des effets de contexte et la faible résolution des données, mais valables sur une large étendue. A cet axe local-national, nous pouvons croiser celui du type de suivi synchronique ou diachronique. Ce dernier permet de dépasser la contrainte de l'échange « espace contre temps » et d'approfondir la question du rythme de changement.

Vaut-il mieux extrapoler des relations fortes ou interpoler des relations faibles ? Nous avons fait le choix de la seconde stratégie pour les raisons suivantes : avec le développement récent des bases de données spatialisées d'étendue nationale,

¹⁶ La résolution thématique concerne le niveau de segmentation des classes d'occupation du sol (la classe « surface labourable » correspond à une résolution plus faible que les classes résultant de la distinction de différentes cultures).

l'incompatibilité supposée entre haute résolution des données et large étendue géographique est remise en cause. Cet argument d'opportunité est néanmoins technique. D'un point de vue plus fondamental, nous avons vu que la littérature indique que les relations entre avifaune et cultures ne sont probablement pas uniformes. Le doute porte sur le transfert des relations observées au champ vers le paysage, et le transfert des relations observés d'une région à l'autre. Pour les agriculteurs conseillés par Terres Inovia, ce doute peut se traduire en risque d'échanger des coûts certains de changement de pratiques contre des bénéfices douteux pour la biodiversité.

Nous avons donc fait le choix de l'exploration, sur une large étendue géographique, grâce aux données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs que nous avons confronté à des données sur les paysages issues de bases de données à haute et moyenne résolution, disponibles sur l'ensemble du territoire national métropolitain. La densité du réseau STOC nous a permis de stratifier les carrés selon leur contexte paysager (paysages simples de grandes cultures / paysages complexes de bocage) et leur région écologique (zone atlantique/continentale). Nous avons d'autre part pu réaliser des analyses interannuelles, d'une année à l'autre.

Nous sommes conscients des limites d'un tel choix de travailler sur des données primaires « données » et non « produites » dans le cadre de la recherche. Les carrés STOC sont dilués sur des territoires très variés d'un point de vue agronomique. Par Région Agricole, unité statistique réputée homogène vis-à-vis des systèmes de production¹⁷, nous disposons d'un nombre de carré médian de 2 et maximum de 15. D'autre part, l'étendue du dispositif rend impossible, à l'heure actuelle, le recueil des co-variables pour prendre en compte de subtiles variations au sein des cultures (e.g. pratiques culturales, pédologie). Pour ces deux raisons, nous n'avons pas cherché à sélectionner des carrés dans un contexte donné pour tester des effets « toutes choses égales par ailleurs » ni à reconstituer des systèmes de cultures. Nous avons choisi d'utiliser toute l'information à notre disposition pour évaluer des effets¹⁸ des cultures conditionnels à ceux des éléments fixes du paysage, grâce à des méthodes d'inférence multimodèles. Nous nous sommes inspirés en cela des travaux britanniques tirant parti du BBS (Siriwardena et al., 2012 ; Whittingham et al., 2007 ; Pickett & Siriwardena, 2011), en les adaptant à notre problématique centrée sur les cultures, la communauté et le contexte agricole français. La posture est clairement empirique, nous le revendiquons, sans trop d'illusion sur le contrôle des facteurs et la possibilité d'explicitier des processus écologiques. Mais contrairement à ces travaux, nous avons considéré l'avifaune comme indicatrice de biodiversité plutôt que les espèces individuelles.

¹⁷ La France métropolitaine est découpée en 411 Régions Agricoles (source : Agreste)

¹⁸ Le terme « effet » est à proprement parlé un abus de langage quand il concerne des études corrélatives. Nous l'avons néanmoins conservé en raison de son large usage.

En conséquence de ces choix, la thèse ne vise pas directement la production de conseil opérationnel, et constitue une première étape dans le cadre d'un programme global qui reste à discuter. En revanche, certains résultats sont susceptibles d'avoir des conséquences pour l'évaluation ex-ante de filières et l'affichage environnemental des produits issus de l'agriculture.

Ce cadre général étant défini, nous pouvons proposer des stratégies appropriées à chaque question.

I.3.2. Question du changement d'échelle du champ au paysage

A partir de quelques résultats issus de la littérature obtenus à l'échelle du champ (ou du champ et de son environnement) pour certains facteurs individuels, nous vérifierons leur validité à l'échelle du paysage. Autrement dit, étant donné un facteur connu pour avoir un effet localement, un paysage riche en ce facteur affecte-t-il l'avifaune dans le même sens ? Nous utiliserons pour ce faire des modèles de réponse au facteur conditionnellement aux éléments fixes du paysage, en exploitant la variabilité des carrés dans l'espace (analyses synchroniques). L'objectif est de travailler sur une capacité d'accueil durable, ce qui implique d'identifier des réponses aux cultures indépendantes des fluctuations interannuelles dues aux rotations. En conséquence, nous sélectionnerons des carrés suivis plus de deux ans, pour lesquels nous calculerons des valeurs moyennes d'indice de biodiversité et de descripteurs de paysage. Nous avons choisi de travailler sur trois cas importants en raison de leur exemplarité et/ou des enjeux économiques :

- effets négatifs du colza et du maïs sur l'alouette des champs ;
- effet négatif du ratio cultures d'hiver/culture de printemps sur l'alouette des champs ;
- effet positif sur la communauté, de la diversité des cultures estimée par l'indice de Shannon.

Sur ce dernier point les données du Registre Parcellaire Graphique (RPG) que nous utiliserons permettront d'aborder séparément la diversité spatiale et temporelle des cultures, grâce à la reconstitution des séquences de cultures.

I.3.3. Question de l'effet de l'assolement

Contrairement à la question précédente qui implique une posture prospective de test d'hypothèses relatives au changement d'échelle pour un facteur donné, nous adopterons ici une démarche exploratoire pour évaluer l'effet combiné des cultures sur l'avifaune à l'échelle des carrés, chaque culture étant décrite individuellement.

Notre exploiterons comme précédemment la variabilité des carrés dans l'espace, mais en intégrant cette fois l'effet conjoint des différentes cultures au sein de modèles « multi-cultures ». Le simple examen des paramètres de ce type de modèle ne permet pas de

tirer de conclusions sur la forme et la magnitude des réponses aux différentes cultures. Dans la mesure où l'accroissement de la surface d'une culture se fait au détriment d'une autre, il convient de raisonner sur des variations simultanées, d'où un raisonnement en terme de scénario, sous contrainte de surface labourable constante. Compte tenu de la nature corrélative des modèles, notre ambition n'est pas de tester des ruptures avec de nouveaux systèmes de culture, mais plutôt d'estimer des tailles d'effet dans une gamme de variation modeste. Selon la théorie de l'information, qui sera notre cadre d'analyse statistique, il s'agira d'étudier les propriétés d'un modèle mimant les variations du jeu de données à notre disposition.

L'établissement d'un tel modèle implique d'opérer dans un premier temps des choix relatifs à la représentation des cultures, et à leurs effets combinés à l'échelle du paysage, en particulier la façon de représenter leurs synergies ou antagonismes. Notre stratégie consistera à comparer différentes options de représentation des cultures et d'intégration de leurs effets, avant de choisir les plus plausibles. Le modèle résultant sera ensuite utilisé pour tester des scénarios d'évolution des usages agricoles du sol dans une gamme de variabilité restreinte.

Le RPG ne permet pas de localiser les cultures à la parcelle. En conséquence, la mosaïque de cultures sera décrite principalement par des variables de composition, c'est-à-dire les surfaces des différentes cultures, sans information sur leur configuration spatiale. Ce problème doit néanmoins être relativisé car la configuration des paysages pèse moins que sa composition dans le cas de l'avifaune (Pickett & Siriwardena, 2011), même si la fragmentation globale par grand type d'habitats peut affecter la composition de la communauté (Devictor, et al., 2008).

I.3.4. Question du rythme de changement

STOC est opérationnel depuis 1980 et les carrés sont habituellement suivis chaque année, avec un taux de renouvellement de l'ordre 15%. La profondeur temporelle de notre dispositif est cependant limitée à la période 2007-2010 par la disponibilité du RPG. Cela ne permet pas d'atteindre notre objectif qui est l'étude de l'effet de variations des systèmes de cultures (e.g. passage d'un système de polyculture à de la monoculture). En revanche, il est possible d'étudier l'effet des variations internes aux systèmes de cultures (e.g. fluctuations dues aux rotations).

Compte tenu de cette contrainte, nous vérifierons si les variations de l'avifaune d'une année à l'autre sur chaque carré sont liées aux variations d'assolement, en tirant parti de l'absence d'interférences des éléments fixes du paysage dont les variations sont considérées comme nulles à ce pas de temps. Une réponse positive sera l'indice de processus opérant à court terme (sélection à l'échelle du paysage). Une réponse négative sera l'indice que les éventuelles réponses positives aux variations d'assolement issus des

analyses synchroniques sont bien le fait de processus s'inscrivant dans la durée, et impactant la capacité d'accueil du paysage sur le long terme.

I.4. Synthèse et organisation de la thèse

Le chapitre II présente les éléments méthodologiques communs au traitement de nos trois questions : création de la base de données et approche statistique. Le chapitre III décrit les gammes de variation des variables paysagères et des indices de biodiversité aviaire, ainsi que les corrélations au sein de ces deux groupes de variables. Sa vocation est essentiellement descriptive, les résultats pouvant être rappelés dans les chapitres ultérieurs.

La question du changement d'échelle est abordée dans le chapitre IV « du champ au paysage : études de cas ». Il s'agit de réaliser des analyses prospectives, où l'hypothèse d'invariance d'échelle du champ au paysage est testée dans des cas d'effets de facteurs particuliers (surface en colza, en maïs, proportion de cultures d'hiver, diversité des cultures). Ces cas « modèles » permettent de juger de la viabilité d'une approche réductionniste d'estimation de l'effet des cultures. Peut-on statuer dans l'absolu sur l'effet d'une culture, indépendamment de l'échelle, et accessoirement du contexte ?

Le chapitre IV donne quelques informations sur la question de l'effet de l'assolement. Mais cette dernière est abordée principalement dans le chapitre V « modéliser et estimer les réponses aux cultures » avec les mêmes outils statistiques qu'à l'étape précédente, mais dans un cadre empirique et holistique. En partant d'emblée d'indicateurs d'état de santé, nous estimons leurs relations aux assolements directement à l'échelle voulue du paysage, via des modèles synchroniques « boîte noire », tempérés par un travail préalable sur les modes de représentation des cultures et d'intégration de leurs effets. L'approche peut être considérée comme une analyse rétrospective dans la mesure où il ne s'agit pas de tester des hypothèses, mais d'estimer des réponses et de les commenter au regard des connaissances disponibles sur le sujet.

Une fois les résultats synchroniques obtenus, la comparaison avec les résultats diachroniques présentés dans le chapitre VI « questions de rythme » permet de proposer des hypothèses sur les processus en jeu. Les cultures au sein d'un paysage modifient-elles simplement l'attractivité immédiate de ce paysage, ou sont-elles susceptibles de modifier sa capacité d'accueil à plus long terme ?

Le chapitre VII clôt la thèse par une discussion générale, dont le plan a été adapté au contexte de la thèse professionnelle et au positionnement de Terres Inovia. Le premier axe de cette discussion consiste en un bilan des résultats obtenus dans les chapitres IV à VI, et leur mise en relation pour répondre à nos trois questions, et conclure sur la question générale de l'influence de l'assolement sur la qualité de l'espace agricole considéré comme macro-habitat. Le second axe propose des perspectives pour la

recherche et le développement. Deux points seront développés à ce propos. Le premier concerne les rapports entre science et expertise. Que les résultats permettent-ils de dire et surtout de faire ? Ce sera l'occasion de prendre position sur un sujet où la responsabilité de l'expert est engagée. Le second traite du potentiel des données à haute résolution disponibles sur une large étendue pour traiter des relations entre agriculture et biodiversité. La thèse a été l'occasion de réaliser une base de données au design original et d'en tirer un retour d'expérience. En conséquence, la discussion sur les perspectives intègre des considérations purement techniques, mais dont nous estimons qu'elles ne seront pas sans conséquences sur les façons d'aborder des questions aussi complexes que les relations entre nature et sociétés.

Chapitre II - Matériels et méthodes : éléments transversaux

L'article : « Elaboration d'une base de données des paysages agricoles pour analyser les données issues d'observatoires nationaux de la biodiversité », en annexe, traite et discute l'exercice de la conception de la base de données.

II.1. Création de la base de données

La première étape de notre travail a consisté à construire une base de données appariant données sur la biodiversité aviaire et sur les paysages.

II.1.1. Données sur les oiseaux

Le Suivi Temporel des Oiseaux Communs est un programme assuré par des ornithologues volontaires. Il est basé sur un protocole standardisé. Chaque année, les abondances spécifiques sont relevées sur environ 1000 carrés de 2*2 km, dont les centres géométriques sont situés à moins de 10 km de la localité de l'observateur. Ce dispositif est randomisé pour assurer la représentativité des territoires, mais sous contrainte de disponibilité d'un observateur volontaire. Sur chaque carré, ce dernier effectue 10 écoutes (5 min sur des points séparés d'au moins 300 m), deux fois au printemps à trois semaines d'intervalles autour du 8 mai, de façon à assurer la détection des nicheurs précoces et plus tardifs. L'observateur note tous les oiseaux vus ou entendus autour de chaque point. Pour être validés, les comptages doivent être répétés approximativement à la même date chaque année (+/- 7 jours), à l'aube (1 à 4 h après le lever du soleil), et réalisés par un observateur unique. Le nombre maximal d'oiseaux par point d'écoute entre les deux sessions est retenu comme indicateur d'abondance. Les abondances des 10 points sont sommées pour estimer les abondances au niveau du carré. Les carrés sont suivis en principe chaque année, avec en pratique un taux de renouvellement de l'ordre de 15%.

Nous avons utilisé plusieurs types d'indices, selon les questions abordées. L'état de santé du paysage agricole est évalué grâce à plusieurs indicateurs complémentaires qui seront présentés simultanément pour considérer différents aspects de la biodiversité :

L'abondance des spécialistes agricoles (Tableau 4). Ces spécialistes sont constitués d'une vingtaine d'espèces communes retenues dans le calcul du *Farmland Bird Index* utilisé au niveau national et Européen (Gregory et al., 2005). Leur abondance totale au niveau du carré, estimée par le nombre total d'individus, peut être considérée comme une grandeur en rapport avec la quantité totale d'espace agricole (cultures et prairies) et sa qualité pour ces espèces typiques et sensibles à la gestion de ces milieux. Nous faisons l'hypothèse que cet indicateur est aussi bien adapté à évaluer les carrés en

contexte d'openfield que de bocage, en raison du gradient de spécialisation de ces espèces, allant des espaces ouverts à ceux plus prairiaux et bocagers. Ce gradient autorise en principe une adaptation de la composition de la communauté aux différents types d'espace.

L'**abondance totale** de l'avifaune. Cette dernière comprend outre les spécialistes agricoles, des espèces généralistes, mais aussi des spécialistes d'autres milieux, notamment urbains et forestiers. Ces espèces peuvent se rencontrer dans les espaces agricoles et sont susceptibles d'être affectées par la diversité des cultures. L'abondance totale est en rapport avec la notion de capacité d'accueil du paysage.

La **richesse spécifique** est un descripteur classique de la biodiversité utilisé dans le cas de l'avifaune par exemple par Billeter et al. (2008) et Hiron et al. (2015). La richesse spécifique est estimée par le nombre total d'espèces sur les carrés, et peut être assimilée, dans une certaine mesure¹⁹, à la diversité γ mesurée au niveau du paysage. Une richesse spécifique élevée est habituellement interprétée positivement. Mais elle ne permet pas de rendre compte de situations d'homogénéisation biotique, marquées par l'éviction d'espèces spécialistes au profit de généralistes, et signe d'une dégradation des fonctions de l'écosystème (Julliard et al., 2006).

L'**indice de spécialisation de la communauté** rend compte des situations d'homogénéisation biotique. Il est basé sur un indice de spécialisation par espèce (SSI), égal au coefficient de variation de l'abondance relative de cette espèce au sein de 18 habitats notés lors du suivi STOC (Julliard et al., 2006). Cet indice est utilisé pour distinguer les espèces spécialistes observées dans un habitat particulier, et présentant de fortes valeurs de SSI (e.g. SSI de l'alouette des champs = 1,16), et les espèces plus généralistes observées dans une plus large gamme d'habitats, caractérisées par un SSI plus faible. L'indice de spécialisation de la communauté (CSI) par point d'écoute est la moyenne des abondances relatives de chaque espèce pondérées par leur SSI. Le CSI d'un carré est égal à la moyenne des CSI sur les 10 points. Un indice élevé est le signe d'un degré de spécialisation important, c'est-à-dire que les oiseaux composant la communauté présente sur le carré sont plutôt inféodés à un type d'habitat particulier. La spécialisation est un gage d'efficacité supérieure du point de vue des fonctions de l'espèce dans l'écosystème, et l'indice d'un milieu globalement moins perturbé et fragmenté (Devictor et al., 2008). Le CSI estimé dans ce travail prend en compte 162 espèces les plus communes.

A ces indicateurs de biodiversité intégrateurs permettant de porter un jugement sur l'état de santé des paysages agricoles, nous avons utilisé deux indices complémentaires comme outils d'analyse et de compréhension des processus écologiques.

¹⁹ Le fait que le carré puisse être considérée comme « macro-habitat » agricole rend difficile dans notre cas les notions de diversité α β et γ .

L'**abondance de l'alouette de champs** a été utilisée car cette espèce est un « modèle » dont la biologie et les préférences pour les différentes cultures sont bien connues. Elle présente l'avantage d'être abondante et son aire de répartition intègre l'ensemble du territoire national. L'alouette des champs est une habituée des espaces ouverts, fortement inféodée aux espaces cultivés.

Le **ratio entre abondance des spécialistes prairiaux et abondance totale des spécialistes agricoles** (ci-après « proportion de spécialistes prairiaux ») a été utilisé pour détecter d'éventuelles variations de la composition spécifique au sein de ce groupe (Teillard et al., 2014).

Tableau 4. Liste des oiseaux communs retenus pour le calcul de l'abondance des spécialistes agricoles. *Le corbeau freu n'a pas été retenu en raison de la très forte variabilité des abondances au niveau des carrés. L'indice de prairialité est proportionnel degré d'inféodation aux habitats prairiaux. En gras : spécialistes des prairies pour le calcul du ratio (abondance des spécialistes des prairies / abondance des spécialistes agricoles).

Nom commun	Nom scientifique	Codage	Indice de prairialité
Perdrix grise	<i>Perdix perdix</i>	PERPER	1.25
Bergeronnette printanière	<i>Motacilla flava</i>	MOTFLA	1.33
Bruant proyer	<i>Emberiza calandra</i>	MILCAL	1.56
Vanneau huppé	<i>Vanellus vanellus</i>	VANVAN	1.56
Caille des blés	<i>Coturnix coturnix</i>	COTCOT	1.59
Alouette des champs	<i>Alauda arvensis</i>	ALAARV	1.60
Perdrix rouge	<i>Alectoris rufa</i>	ALERUF	1.84
Linotte mélodieuse	<i>Carduelis cannabina</i>	CARCAN	1.85
Corbeaux freux*	<i>Corvus frugilegus</i>	CORFRU	1.94
Pipit farlouse	<i>Anthus pratensis</i>	ANTPRA	2.00
Fauvette grisette	<i>Sylvia communis</i>	SYLCOM	2.04
Faucon crécerelle	<i>Falco tinnunculus</i>	FALTIN	2.12
Bruant jaune	<i>Emberiza citrinella</i>	EMBCIT	2.26
Tarier pâtre	<i>Saxicola torquatus</i>	SAXTOR	2.29
Bruant zizi	<i>Emberiza cirlus</i>	EMBCIR	2.37
Buse variable	<i>Buteo buteo</i>	BUTBUT	2.42
Tarier des prés	<i>Saxicola rubetra</i>	SAXRUB	2.44
Huppe fasciée	<i>Upupa epops</i>	UPUEPO	2.53
Pie-grièche écorcheur	<i>Lanius collurio</i>	LANCOL	2.58
Alouette lulu	<i>Lullula arborea</i>	LULARB	2.61

L'abondance de l'alouette des champs a été employée pour la question du changement d'échelle (chapitre IV) puis comme fil rouge pour toutes les autres analyses. La proportion de spécialistes prairiaux et les quatre indicateurs de biodiversité ont été employés pour étudier le cas de la diversité des cultures (§ IV.3.), puis pour les analyses multi-cultures, synchroniques (chapitre V) et diachroniques (chapitre VI)

II.1.2. Données sur les paysages

Données mobilisées

Caractériser les paysages sur un semis de carrés répartis n'importe où en France est une démarche originale, tranchant avec celle plus classique consistant à cartographier un territoire continu (un bassin versant, une zone atelier...). L'objectif est dans notre cas de produire une batterie d'indicateurs paysagers pour chaque carré, les sorties cartographiques restant optionnelles.

Une première étape a consisté à identifier les variables importantes a priori à la fois comme variables de contrôle et descripteurs des cultures dont nous cherchons à connaître l'effet. Les facteurs paysagers susceptibles d'affecter l'avifaune en milieu agricole sont plus ou moins bien connus. Pour les lister, nous avons principalement exploité les travaux similaires réalisés en France à partir de STOC (Devictor & Jiguet, 2007) ou en Angleterre à partir du BBS (Chamberlain & Gregory, 1999 ; Siriwardena et al. 2012). Certains facteurs (e.g. réseau routier) ont fait l'objet d'études ponctuelles sur des zones localisées et des espèces modèles (Reijnen et al., 1996), dont la généralité reste à démontrer. Le cas des cultures a été évoqué dans le chapitre I. Il n'existe à ce jour aucune classification fonctionnelle des cultures bien établie. La liste de facteurs paysagers candidats à un impact sur l'avifaune n'est pas connue précisément, pas plus que la façon de les caractériser. Compte tenu de ces incertitudes sur les facteurs à tester, et partant du principe qu'il est plus simple d'agréger des variables que de les désagréger, nous avons choisi d'élaborer une base à la plus haute résolution thématique et planimétrique possible. Cette flexibilité nous a permis de calculer les variables adaptées à chaque question. La stratégie a consisté à identifier des bases de données spatialisées publiques, d'étendue nationale, et décrivant de la manière la plus détaillée possible l'occupation du sol, particulièrement en zone agricole (éléments semi-naturels et cultures). L'intégration de ces informations a permis par la suite de calculer divers indicateurs de composition et de configuration pour notre étude, adaptés à chaque question.

Nous avons identifié trois bases de données décrivant l'occupation du sol répondant à nos critères : le Registre Parcellaire Graphique (RPG) pour les cultures et les prairies, la BD TOPO® de l'IGN pour les éléments arborés et le réseau routier, et Corine Land Cover (CLC) pour les espaces non agricoles. Des données dérivées du RPG ont été fournies par l'Observatoire du Développement Rural de Toulouse (ODR, INRA) pour donner des informations sur les successions de cultures à l'échelle de l'îlot de culture. D'autres sources de données spatialisées ont été mobilisées pour réaliser des zonages selon des critères administratifs et géographiques. L'ensemble de ces sources de données sont présentées dans le Tableau 5.

Le RPG 2006 présente des problèmes de fiabilité et d'exhaustivité, s'agissant de la première année où ce dispositif a été mis en place. Nous avons finalement choisi de travailler sur la période 2007 à 2010.

Tableau 5. Bases de données spatialisées utilisées pour nos travaux et leurs principales caractéristiques.

Base de données	Objets spatiaux	Attributs	Précision temporelle	Précision planimétrique	Source	Fournisseur	Coût
Registre Parcellaire Graphique 2007 à 2010	Polygones correspondant à au moins un champ cultivé (culture, herbe ou ligneux)	Culture (28 classes) et sa surface dans chaque polygone	Annuelle	Quelques mètres	Déclaration des agriculteurs	Agence de Services et de Paiements	Environ 2500€/an
CORINE Land Cover 2006	Polygones	44 classes d'occupation du sol	2006 +/- 1 an	Mieux que 100 m	Satellite	European Environment Agency	Gratuit
BD TOPO®, couches végétation et routes	Polygones (végétation) et polygones (routes)	1 classe pour la végétation	entre 1999 et 2007	5 m	Orthophotos	Institut Géographique National	Gratuit sous licence recherche
Geofla ® communes	Polygones correspondant aux communes	Noms et codes INSEE des entités administratives, des communes aux régions		10 m	/	Institut Géographique National	Gratuit

Première étape : cartographie de l'occupation du sol

Le traitement de ces données a suivi plusieurs phases, qui ont été répétées chaque année, de 2007 à 2010 :

1. extraction des informations depuis chaque base de données, sur l'emprise de tous les carrés STOC, suivis au moins une fois entre 2007 et 2010.
2. traitement spatiaux pour combiner données du RPG, de la BD TOPO® et de CLC.

Les couches de données spatialisées sont issues de bases de données hétérogènes et peuvent s'intersecter de manière ambiguë. Pour obtenir une description cohérente et non ambiguë des carrés, nous avons donné la priorité aux données de meilleure résolution planimétrique : d'abord la BD TOPO® (couche végétation) puis le RPG et enfin CLC pour combler les interstices (Figure 5).

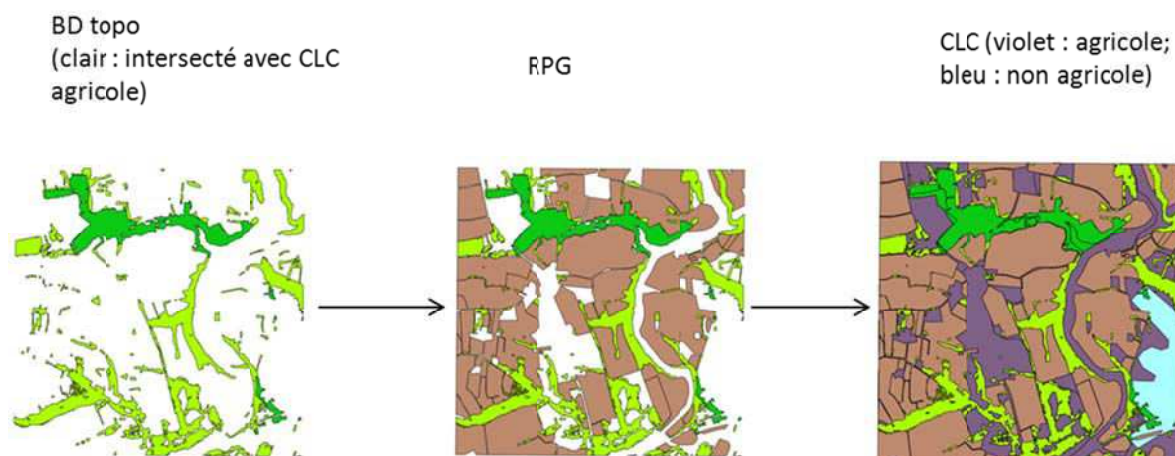


Figure 5. Procédures de superposition des bases de données spatialisées. La BD TOPO® est prioritaire sur le RPG (les îlots PAC voient donc leurs bordures « grignotées » par les éléments arborés). CLC vient ensuite combler les vides.

Nous avons d'autres part intersecté la couche végétation de la BD TOPO® avec les classes agricoles de CLC (ci-après 'CLC agri'), en vue de distinguer les éléments arborés en zones agricoles (haies et bosquets) des éléments arborés hors zone agricole. Ces traitements spatiaux ont produit une segmentation de chaque carré en quatre types d'espaces :

- A : éléments de la couche végétation de la BD TOPO® inclus dans CLC agri;
- B : éléments de la couche végétation de la BD TOPO® exclus de CLC agri ;
- C : éléments du RPG exclus de la couche végétation de la BD TOPO®. Ce traitement spatial génère de fait des nouveaux îlots rognés par les éléments arborés. Les changements de surfaces induits sont toutefois minimes.
- D : éléments de CLC exclus de l'union du RPG et de la couche végétation de la BD TOPO®.

L'interprétation de ces segments est donnée par le Tableau 6. Cette opération est évidente pour les segments A B et C, qui représentent respectivement les éléments arborés en zone agricole, les éléments arborés hors zone agricole, c'est-à-dire les forêts, et les parcelles cultivées. Mais elle implique des hypothèses pour les classes agricoles et forestières du segment D. Il y a en effet incohérence apparente entre le classement agricole d'un espace selon CLC, et l'absence d'îlot RPG, ou entre le classement forestier selon CLC, et l'absence d'éléments arborés selon la BD TOPO®. Nous avons interprété les classes agricoles du segment D comme des espaces interstitiels entre îlots PAC, soit des bordures voies de communication et habitats isolés, et les classes forestières comme éléments arborés hors zone agricole.

Tableau 6. Variables obtenues après traitement spatial des bases de données spatialisées. Pour la définition des segments issus des traitements spatiaux, se référer au texte. Les classes CLC sont décrites de manière agrégées par soucis de simplification.* après traitement pour estimation des surfaces en cultures d'hiver et printemps. Lecture par ligne : les éléments arborés de la BD Topo® appartenant au segment A sont interprétés comme « arbres agricoles », ceux appartenant au segment B comme « forêt ».

Source	Classe initiale	Segment	Interprétation	Variable finale
BD TOPO®	Eléments arborés	A	Haies et bosquets en zone agricole	Arbres agricoles
		B	Forêts et autres éléments arborés hors zone agricole	Forêt
CLC	Forêts (3 classes agrégées)			
	Territoires agricoles (11 classes agrégées)	D	Espaces non cultivés au sein des zones agricoles	Interstices
	Territoires artificialisés, espaces ouverts et arbustifs, zones humides, surfaces en eau (30 classes agrégées)		Divers types d'espaces au sein des zones non agricoles	Artificialisée, Eau, Humide, Semi-naturel
RPG*	Orge hiver	C	Surfaces cultivées	Orge hiver
	Blé tendre hiver			Blé tendre hiver
	Autres céréales hiver			Autres céréales hiver
	Semences			Semences
	Plantes à fibres			Plantes à fibres
	Divers			Divers
	Orge printemps			Orge printemps
	Blé tendre printemps			Blé tendre printemps
	Autres céréales printemps			Autres céréales printemps
	Protéagineux			Protéagineux
	Autres oléagineux			Autres oléagineux
	Riz			Riz
	Légumineuses grains			Légumineuses grains
	Autres cultures industrielles			Autres cultures industrielles
	Légumes fleurs			Légumes fleurs
	Colza			Colza
	Gel industriel			Gel industriel
	Mais			Mais
	Tournesol			Tournesol
	Vergers			Vergers
	Vignes			Vignes
	Fruits coque			Fruits coque
	Oliviers			Oliviers
	Arboriculture			Arboriculture
	Prairies permanentes			Prairies permanentes
	Prairies temporaires			Prairies temporaires
	Fourrage			Fourrage
Estive	Estive			
Gel sans production	Gel sans production			
Autres gels	Autres gels			

3. calcul des surfaces cultivées en limite des îlots.

Le RPG est constitué d'îlots regroupant un ou plusieurs champs de localisation inconnue. A un îlot peut donc correspondre une ou plusieurs cultures dont la surface est connue, mais pas la localisation. En conséquence l'estimation des surfaces des cultures est inconnue pour les îlots à cheval sur les carrés STOC. Pour résoudre ce problème, la

surface d'une culture à l'intérieur d'un îlot intersecté est considérée égale à la surface de l'îlot intersecté multipliée par la proportion de la culture dans l'îlot.

4. estimation des surfaces en cultures de printemps et cultures d'hiver

La distinction entre cultures d'hiver et de printemps est importante du point de vue des oiseaux (Wilson et al., 2005). Les 28 codes cultures regroupés accessibles au niveau des îlots du RPG ne permettent pas toujours une telle distinction (e.g. la classe 'orge' intègre les deux types printemps et hiver). Nous avons donc calculé des estimateurs pour chacune des cultures pouvant correspondre à ces deux types. Une surface déclarée en orge a été ainsi affectée à la classe orge d'hiver selon un tirage aléatoire en fonction de la proportion orge d'hiver/orge de printemps au niveau cantonal. Ces proportions ont été obtenues à partir des données cantonales issues du RPG qui permettent de distinguer les cultures selon leur code détaillé (100 à 120 selon les années).

Suite à ces traitements, l'occupation exhaustive de chaque carré a pu être reconstituée, la somme de chaque classe de surface étant égale à celle du carré, soit 4 km².

Seconde étape : intégration des données sur les séquences de cultures

La diversité des cultures peut être appréhendée au niveau spatial, c'est le cas habituel en écologie du paysage, ou temporel, avec la diversité des successions de cultures. Pour aborder cet aspect, l'ODR nous a fourni des données sur les séquences de cultures de 2006 à 2010 sur l'ensemble des carrés STOC. Nous avons choisi de garder 2006 pour privilégier la profondeur temporelle au détriment de l'exhaustivité des surfaces renseignées. Ces séquences concernent des parcelles reconstituées au sein des îlots, grâce à un traitement spatial et à un algorithme appliqué aux couches 2006 à 2010 du RPG (Leenhardt et al., 2012). A chaque parcelle reconstituée sont associées une surface et une séquence du type 'colza - blé tendre - orge - colza'. Toutefois, ce traitement ne permet pas de reconstituer les successions sur tous les îlots. C'est le cas de ceux composés de plusieurs parcelles dont les surfaces et le nombre fluctuent d'une année à l'autre, de telle façon qu'il n'est pas possible d'appliquer un algorithme estimant la similarité des surfaces entre années. A chaque carré sont donc associés un taux de parcelles et un taux de surface reconstituée. Ce dernier présente une valeur médiane de 93% sur les carrés agricoles.

Troisième étape : calcul de descripteurs paysager

Nous détaillons ici le calcul des indicateurs paysagers employés dans le cadre de la thèse.

1. Calcul de surfaces

Afin de limiter le nombre de facteurs qui seront testés dans les modèles d'inférence, nous avons regroupé certaines occupations du sol aux propriétés similaires ou ne représentant qu'une très faible surface au sein des carrés étudiés. Nous avons opéré des

regroupements de classes pour certains éléments fixes, soit, à partir des variables finales du Tableau 6 :

- arboriculture = arboriculture + vignes + vergers + fruits coque + olivier
- herbe = prairies permanentes + prairies temporaires + gel sans production + gel permanent + autres gels + fourrages + estives
- interstices = interstices + divers

Les 28 classes regroupées du RPG suivent une logique administrative. Nous avons donc dû les interpréter à partir de deux sources : une table de correspondance disponible pour l'année 2006 faisant le lien entre code regroupé et code détaillé ; le recoupement avec les surfaces départementales disponibles auprès d'Agreste. Pour les besoins des différents traitements, les classes ont été gardées telles quelles ou bien regroupées. Cette question de la classification des cultures sera abordée plus en détail dans le chapitre V.

2. Calcul de linéaires.

Nous avons calculé la longueur de réseau routier, selon trois classes de trafic supporté correspondant approximativement aux catégories : chemin, route départementale, route nationale ou autoroute.

3. Variables de configuration paysagère.

Le RPG ne permet pas de réaliser de calculs d'indice de configuration au niveau de la parcelle cultivée, mais seulement au niveau de l'îlot qui est un agrégat de parcelles. Nous avons finalement calculé les variables : nombre d'îlots PAC et nombre d'éléments arborés distincts en zone agricole.

4. Estimation de la diversité spatiale et temporelle des cultures

Contrairement aux études précédentes issues du BBS (Pickett & Siriwardena, 2011 ; Chamberlain et al., 1999), et conformément aux objectifs de la thèse, les indices de diversité se limitent aux cultures sans prendre en compte la totalité des habitats présents. Nous avons estimé des indices de diversité spatiale, mais aussi temporelle en partant des données sur les successions de cultures. Ces indices doivent refléter à la fois le nombre total de cultures et la régularité de leurs surfaces (de leur fréquence dans le cas de la diversité temporelle). Deux indices de diversité sont habituellement utilisés : l'indice de Simpson et de Shannon. L'indice de Simpson est plus sensible à la régularité tandis que l'indice de Shannon donnera plus de poids à une occupation du sol rare (Nagendra, 2002). Nous ne connaissons pas la manière dont les oiseaux calculent les indices de diversité pour estimer la qualité des habitats. En pratique, les deux types d'indices se sont révélés fortement corrélés quels que soient les types de diversités considérées, spatiale ($r=0.94$) ou temporelle ($r=0.97$), et nous avons retenu l'indice de Shannon dont nous détaillons ci-après le mode de calcul.

Le calcul de la diversité temporelle des cultures par carré est réalisé en deux étapes, à partir des données de séquence de cultures fournies par l'ODR sur la période 2006-2010.

1) Pour chaque parcelle pour laquelle une succession a pu être reconstituée, est calculé un indice de Shannon représentant la diversité de la succession sur cinq ans :

$i = - (\sum p_c * \log_2 p_c)$ avec p_c = nombre d'occurrences de la culture c entre 2006 et 2010 / 5

La valeur d'indice se situe entre 1 (culture identique sur 5 ans) et 5 (5 cultures sur 5 ans). Les cultures prises en compte correspondent aux classes originales du RPG sans distinction entre cultures d'hiver et de printemps, et peuvent inclure des surfaces réputées pérennes (prairies, gel permanent...) mais en l'occurrence insérées dans des successions de cultures annuelles. Nous les considérons dans ce cas comme surfaces labourables.

2) Pour chaque carré, les indices i sont moyennés en les pondérant par les surfaces des parcelles reconstituées. L'indice final est une estimation de la diversité des successions moyennes par unité de surface de terre labourable.

La diversité spatiale des cultures par carré est estimée par un indice de Shannon ou l'occurrence des cultures est remplacée par leur surface. Les classes de cultures sont identiques à celles utilisées pour le calcul de la diversité temporelle. Mais seules les cultures annuelles ont été prises en compte, l'objectif étant de caractériser uniquement la surface labourable. Nous avons calculé un indice moyen pour les carrés suivis plus de deux ans entre 2007 et 2010. Les indices annuels sont donnés par la formule :

$i = - (\sum s_c * \log_2 s_c)$ avec s_c = surface de la culture c

5. Variations interannuelles des surfaces (analyses diachroniques).

Nous avons pu chaîner les carrés suivis d'une année à l'autre pour identifier les variations d'assolement, i.e. variations des surfaces de chacune des cultures.

Le Tableau 7 liste l'ensemble des variables qui ont été utilisées dans le cadre des analyses synchroniques, soit directement, soit après agrégation.

Tableau 7. Variables extraites ou calculées à partir de la base de données pour être utilisées dans le cadre de la thèse. La colonne « variable » correspond à la colonne « variable finale » du Tableau 6. * regroupements utilisés pour le chapitre V.

Variable	Unité	Interprétation / libellé	Regroupement
Arboriculture	ha		
Vigne	ha		
Vergers	ha		Arboriculture
Fruits coque	ha		
Olivier	ha		
Arbres agricole	ha	Eléments arborés en zone agricole (haies, bosquets)	Arbres agricole
Artificialisee	ha	Tissu urbain continu et discontinu	Artificialisee
Semi-naturel	ha		Semi-naturel
Eau	ha		Eau
Humide	ha		Humide
Forêt	ha	Hors zone agricole	Forêt
Interstices	ha	Espace agricole n'étant ni une parcelle cultivée ni un élément arboré	Interstices
Divers	ha	Surfaces non cultivées à l'intérieur des parcelles	
Prairies permanentes	ha		
Prairies temporaires	ha		
Gel sans production	ha		
Gel permanent	ha		Herbe
Autres gels	ha		
Fourrage	ha		
Estive	ha		
Route_majeure	m		Route_majeure
Chemin	m		Chemin
Route_mineure	m		Route_mineure
Ilots	-	Nombre d'ilots PAC	Ilots
Bosquets	-	Nombre d'éléments arborés distincts en zone agricole	Bosquets
Diversité spatiale des cultures	-		
Diversité temporelle des cultures	-		
Nombre de cultures	-		
Autres céréales de printemps	ha		
Blé tendre de printemps	ha		Céréales de printemps*
Orge de printemps	ha		
Autres céréales d'hiver	ha		
Blé tendre d'hiver	ha		Céréales d'hiver*
Orge d'hiver	ha		
Colza	ha		
Gel industriel	ha	Colza	Colza*
Légumineuses grains	ha	Lentille, vesce	
Protéagineux	ha	Pois, féverole, lupin	Protéagineux*
Autres cultures industrielles	ha	Betterave	Autres cultures industrielles*
Maïs	ha		Maïs*
Légumes fleurs	ha	Pommes de terre	Légumes fleurs*
Tournesol	ha		Tournesol*
Plantes à fibres	ha	Lin et chanvre textile	
Semences	ha	Cultures indéterminées	
Autres oléagineux	ha	Lin et chanvre oléagineux	
Riz	ha		

II.1.3. Imprécision de la base de données

Notre base de données est une représentation forcément imparfaite, sujette à plusieurs sources d'imprécisions. Certaines sont inhérentes aux données de départ : le RPG a une base déclarative ; les dates d'acquisition des informations de la BD TOPO® sont imprécises ; CLC connaît des confusions de classe. Nous tenons notamment à souligner que la qualification de certains éléments comme « fixes » est à proprement parlé inexacte, mais tolérable en raison de l'horizon temporel limité à quatre ans de la base de données. D'autres imprécisions sont inhérentes aux traitements. L'estimation des cultures de printemps et d'hiver génère une incertitude²⁰, ainsi que le traitement des surfaces en limite de carrés. Enfin, le caractère composite de notre base implique un effort d'interprétation et des hypothèses sur la nature des zones de chevauchement et d'interstices entre couches de départ. Il ne fait pas de doute qu'un croisement avec une vérité terrain (sondage ou orthophotos) mettrait en lumière des erreurs de classement concernant aussi bien les cultures que les éléments fixes. Nous n'avons toutefois pas évalué la qualité de la base, ce chantier étant complexe au niveau technique et institutionnel. Les données STOC sont également « bruitées » en raison de facteurs multiples, notamment un effet « observateur » et celui des conditions météorologiques au moment des observations. Qu'il s'agisse des données sur les paysages ou les oiseaux, nous avons fait l'hypothèse raisonnable d'une répartition homogène de ces erreurs.

II.1.4. Implémentation informatique

L'intégration et le traitement des données à l'aide du logiciel ArcGis a vite montré ses limites en raison du volume important de données. L'extraction d'information spatialisée sur les carrés STOC nécessite en effet l'application de filtres sur la totalité des données nationales. Les fichiers du RPG et de la BD TOPO® étant livrés par départements, des traitements « batchs » ont été programmés à cette échelle, sans succès en raison de bugs d'origines indéterminées. La conception de la base de données a donc été reprise en utilisant une solution éprouvée et adaptée à ce volume de données : le système de gestion de base de données PostgreSQL et son extension spatiale PostGIS. Le travail a consisté à générer des tables à l'aide de scripts SQL (Structured Query Language), sans passer par l'interface graphique habituelles des SIG. Le logiciel QGIS a permis de réaliser ultérieurement des sorties cartographiques à titre d'illustration. Ces logiciels sont sous licence libre.

II.2. Sélection et stratification des carrés STOC

Comme indiqué dans le chapitre I, l'objectif général des analyses synchroniques (chapitres IV et V) est d'identifier des réponses aux cultures indépendantes des

²⁰ Cette incertitude pourrait être aisément levée grâce à un accès aux codes cultures détaillés, qui ne sont disponibles qu'au niveau du canton.

fluctuations interannuelles dues aux rotations. En conséquence, nous avons travaillé sur des carrés suivis plus de deux ans, pour lesquels nous avons calculé des valeurs moyennes d'indice de biodiversité et de descripteurs de paysage. Nous avons ensuite restreints ces carrés aux contextes agricoles, en sélectionnant ceux dont plus de la moitié de la superficie avait fait l'objet d'une déclaration au titre du RPG, avec au moins une culture annuelle. Une sélection des carrés avec colza ou maïs a pu être opérée pour les analyses concernant ces deux cultures (chapitre III), l'objectif étant de s'assurer que les carrés soient propices à ces cultures. Les carrés n'ont pas fait l'objet de sélection spécifique vis à vis de l'avifaune, car nous avons travaillé sur des espèces ou des groupes d'espèces présents sur l'ensemble des zones agricoles françaises.

Les règles de sélection ont été identiques pour les analyses diachroniques développées dans le chapitre VI.

D'après Whittingham et al. (2007), des associations espèce-habitat peuvent dépendre du type de paysage (openfield vs. bocage), de la densité d'oiseau et du contexte géographique, ce dernier facteur étant le plus important. Nous avons donc stratifié les carrés selon le type de paysage et la région écologique issue de la Digital Map of European Ecological Regions (DMEER version 2003) de l'Agence Européenne de l'Environnement.

Stratification selon le type de paysage : les surfaces labourables, en herbe et les arbres en zone agricole influencent fortement l'abondance des spécialistes agricoles et la composition des communautés (Chamberlain & Gregory, 1999 ; Robinson et al., 2001). Nous avons donc stratifié les carrés selon ces deux critères, avec inclusion implicite des surfaces labourables en raison de leur forte corrélation avec la surface en herbe ($r = -0.87$). Les carrés STOC ont été répartis selon leur position vis-à-vis d'une courbe (eq. 1) dont les paramètres ont été définis pour accorder le même poids aux deux critères en fonction de leur gamme de variation, et obtenir au final des effectifs équilibrés entre groupes.

$$\sqrt{(0.75 * \text{surface herbe})^2 + (2 * \text{surface arbres agricoles})^2} = 100 \quad (\text{eq. 1})$$

Le groupe au-dessus de la courbe a été qualifié « *Openfield* », et celui au-dessous « *Bocage* » (Figure 6). Il s'agit de dénominations synthétiques et arbitraires recoupant partiellement les définitions de ces deux termes utilisées en géographie.

Stratification selon les régions écologiques : les régions écologiques européennes incorporent des informations sur le climat, la flore et la topographie. Certaines de ces régions ne couvrent qu'une partie réduite du territoire national. Nous avons finalement retenu les régions « *southern temperate atlantic* » et « *western european broadleaf forest* » qui incluent 97% des carrés STOC. Ces zones coupent approximativement la France en deux parts égales, respectivement une large façade Atlantique et une zone plus continentale que nous avons qualifiées d' « *Ouest* » et d' « *Est* ».

En croisant les deux stratifications, nous avons obtenu finalement quatre groupes : *Openfield Est*, *Openfield Ouest*, *Bocage Est*, *Bocage Ouest*, dont les effectifs sont donnés par le Tableau 8, et la répartition spatiale par la Figure 7. Pour les analyses sur la diversité des cultures (§ IV.3) nous n'avons retenu que les carrés avec plus de 10 parcelles dont la séquence de culture a pu être reconstituée, ce qui a entraîné une réduction des effectifs indiquée dans le Tableau 8. Sur les carrés retenus pour les analyses de la diversité des cultures, les surfaces en cultures pour lesquelles les séquences ont pu être reconstituées sont au final élevées, comme le montre les histogrammes de la Figure 8. La valeur médiane de la proportion de surface en cultures reconstituée par carré est supérieure à 90% quel que soit le contexte. Il est donc peu probable que nos estimations de la diversité temporelles des cultures sur les carrés aient été biaisées en raison de ce problème.

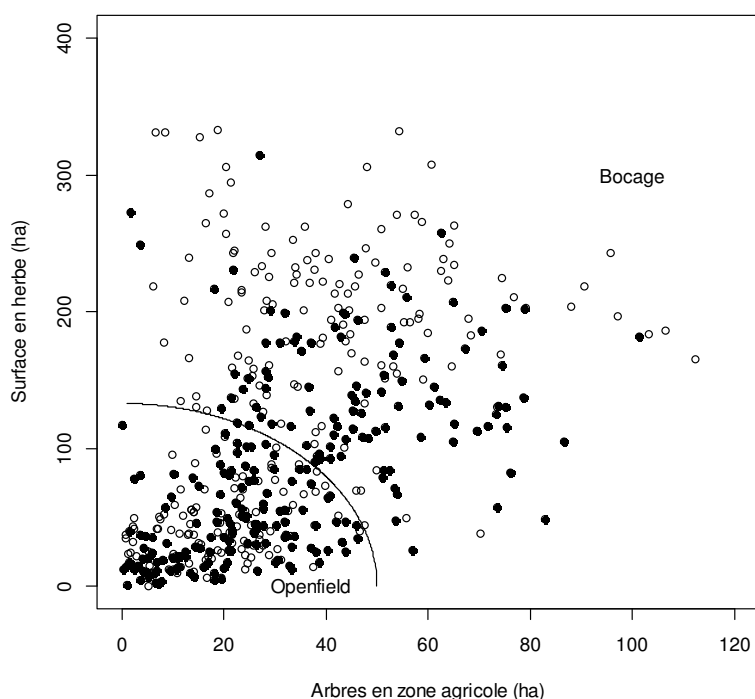


Figure 6. Stratification des carrés STOC selon l'équation (1) donnée dans le texte, prenant en compte les surfaces en herbe et en arbres en zone agricole. Points au-dessus de la courbe : paysages « *Openfield* » ; points en dessous de la courbe : paysages « *Bocage* » ; cercles pleins : écorégion « *Ouest* » ; cercles ouverts : écorégion « *Est* ».

Tableau 8. Nombre de carrés retenus pour les analyses synchroniques (carrés suivis au moins deux fois entre 2007 et 2010) et diachroniques (couples de carrés suivis deux années consécutives).

	Synchroniques	Synchroniques (diversité)	Diachroniques
<i>Openfield Est</i>	108	84	220
<i>Openfield Ouest</i>	141	100	303
<i>Bocage Est</i>	132	87	198
<i>Bocage Ouest</i>	102	70	178

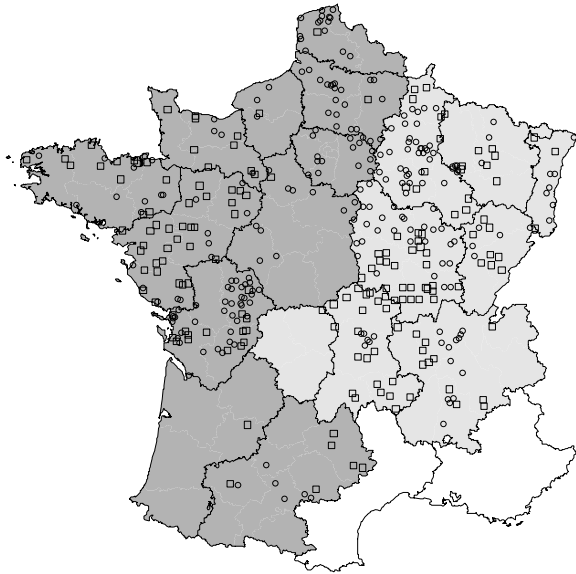


Figure 7. Carte des carrés STOC retenus pour les analyses. Cercles : paysages « *Openfield* » ; carrés : paysages « *Bocage* » ; régions gris clair : écorégion « *Est* » ; régions gris foncé : écorégion « *Ouest* ».

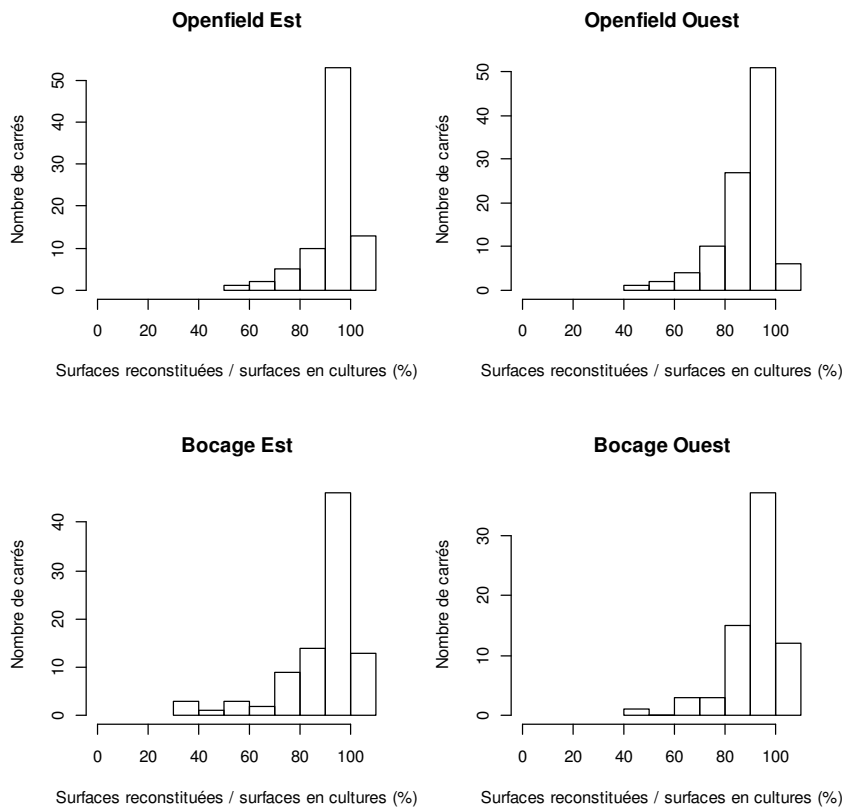


Figure 8. Histogrammes de la proportion de surface en cultures de chaque carré, pour laquelle l'information sur la séquence de culture est disponible (« surface reconstituée »).

II.3. Approche statistique

Les analyses statistiques ont été précédées d'une phase de description de la variabilité de l'avifaune et des paysages sur les carrés analysés (chapitre III).

L'approche statistique générale est basée sur l'inférence à partir de modèles de régression multiples reliant indice de biodiversité aviaire et descripteurs de paysage. Le problème consiste à déterminer dans quelle mesure l'indice dépend du ou des facteurs dont on veut vérifier l'effet (e.g. une ou des cultures, ou leur diversité), compte tenu de tous les autres facteurs ou variables de contrôle. Ces variables de contrôles sont principalement les éléments fixes du paysage. A partir des variables disponibles dans la base de données, nous avons éliminé celles de trop faible occurrence : les variables « humide » « eau » et « semi-naturel » (Tableau 9).

Tableau 9. Nombre de carrés présentant des valeurs non nulles pour chaque variable paysagère et par contexte. En italique : variables qui n'ont pas été retenues dans les modèles d'inférence en raison d'une occurrence trop faible.

	<i>Openfield Est</i>	<i>Openfield Ouest</i>	<i>Bocage Est</i>	<i>Bocage Ouest</i>
Nombre de carrés	108	141	132	102
Arboriculture	33	45	19	40
Arbres agricoles	108	141	132	102
Artificialisée	56	78	55	30
Bosquets	108	141	132	102
Chemin	108	141	132	102
<i>Eau</i>	<i>11</i>	<i>7</i>	<i>5</i>	<i>4</i>
Herbe	108	141	132	102
<i>Humide</i>	<i>2</i>	<i>8</i>	<i>1</i>	<i>2</i>
Ilots	108	141	132	102
Interstices	108	141	132	102
Route majeure	37	47	37	18
Route mineure	95	130	118	92
Surface labourable (cultures annuelles)	108	141	132	102

Une difficulté propre à notre jeu de données est l'autocorrélation spatiale des indices de biodiversité. Cette dépendance spatiale résulte de gradients opérant à des échelles supérieures aux carrés, directement sur le niveau des populations (existence d'un pool d'oiseaux disponibles) ou indirectement sur les variables paysagères. Nous l'avons traité en intégrant aux modèles de régression un terme spécifique appelé autocovariable (Augustin et al., 1996). Cette autocovariable est intégrée systématiquement comme variable de contrôle. Pour un carré donné, elle est égale à la somme des abondances des carrés voisins divisées par leur distance à ce carré. La distance de voisinage a été fixée à 200 km, qui correspond à la portée de l'autocorrélation spatiale des indices de

biodiversité (chapitre III). L'autocovariable est interprétable comme grandeur en rapport avec le pool d'oiseaux disponibles au niveau régional.

Nous avons choisi l'approche basée sur la théorie de l'information pour comparer les modèles. Grâce au calcul du critère d'information d'Akaike corrigé (AICc), cette approche permet de choisir entre plusieurs modèles candidats celui qui minimise l'information perdue pour représenter le processus qui a généré les données (Burnham & Anderson, 2002) (Figure 9). Cette approche utilisée en écologie, représente une alternative au test d'hypothèse. Une difficulté peut survenir quand deux modèles présentent une différence d'AICc inférieure à 2. Dans ce cas, la théorie ne permet pas de choisir le meilleur modèle, et le choix de l'un ou l'autre génère une incertitude sur la sélection des variables et donc sur l'estimation de leurs coefficients. La méthode de « *model averaging* » permet de lever cette difficulté, avec le calcul de coefficients moyens pondérés par la probabilité de modèles (« *weights* »). La méthode propose deux modes de calcul des coefficients moyens. Nous avons choisi la plus conservative consistant à inclure des valeurs nulles de coefficient pour les variables non sélectionnées, l'alternative consistant à calculer les moyennes à partir des seules valeurs non nulles.

Les différentes étapes de l'analyse sont illustrées par la Figure 10 et sont au nombre de quatre :

- 1) Un modèle complet fait dépendre l'indice de biodiversité de toutes les variables de contrôle et d'intérêt estimées plausibles. Ces variables peuvent être des termes simples ou des interactions.
- 2) L'AICc des modèles issus de chaque combinaison de ces variables est calculé. Dans certains cas, nous avons imposé l'inclusion systématique de certaines variables de contrôle pour limiter le nombre de combinaisons à un nombre compatible avec la puissance de calcul disponible.
- 3) Le ou les modèles de plus faibles AICc sont retenus. La présence des variables d'intérêt dans ce ou ces modèles nous renseigne sur leur influence, conditionnellement aux variables de contrôle.
- 4) Les coefficients de régression peuvent être estimés par *model averaging* (cas de plusieurs modèles sélectionnés). L'examen des coefficients de régression et de leurs intervalles de confiance nous renseigne sur les sens et tailles d'effet.

Ce schéma de traitement général a été adapté aux différentes questions traitées dans le cadre de la thèse. Il a été employé tel quel pour répondre à des questions précises (la surface en colza ou l'hétérogénéité des cultures ont-elles un effet, et de quel ordre ?). Le chapitre V a donné lieu à une analyse préalable sur le type de formalisme à employer pour décrire l'effet des cultures (comment représenter les cultures ? intégrer leur effet ?). Dans ce cas, les étapes 1 et 2 ont été répétées pour plusieurs modèles complets,

chacun correspondant à un type de formalisme. Les valeurs d'AICc obtenus à l'étape 3 ont permis d'identifier le plus performant.

Des tests préalables ont montré que les modèles de Poisson n'étaient pas la forme la plus adaptée pour modéliser les abondances en raison de la surdispersion des données. Ce problème est susceptible d'accroître le risque d'erreur de première espèce et d'identifier des relations à tort. Il peut trouver son origine dans un manque d'indépendance des variables mesurées ou bien dans l'ignorance de covariables importantes. Au cas où il n'est pas possible d'acquérir des données supplémentaires, Richards (2005) propose deux solutions de performances équivalentes : la modélisation implicite des causes de variation ou bien l'utilisation d'une AIC (ou AICc) modifiée selon la théorie de la quasi-vraisemblance (QAIC). Nous avons choisi la première solution avec l'utilisation de modèles négatif binomiaux. Ces modèles ont un paramètre supplémentaire par rapport aux modèles de Poisson, permettant d'ajuster la variance indépendamment de la moyenne. Ce paramètre de dispersion a été estimé après un premier ajustement par un modèle de Poisson (option par défaut de la fonction `glm.nb` du package MASS). Pour l'indice de spécialisation de la communauté, la richesse spécifique et la proportion de spécialistes prairiaux, nous avons utilisé des modèles Gaussiens. Des traitements complémentaires ont pu être réalisés selon les besoins et sont décrits au fil des chapitres.

Les traitements statistiques ont été réalisés grâce à R version 3.0.1 (R Core Team, 2013), et les packages MuMIn, Spdep et MASS.

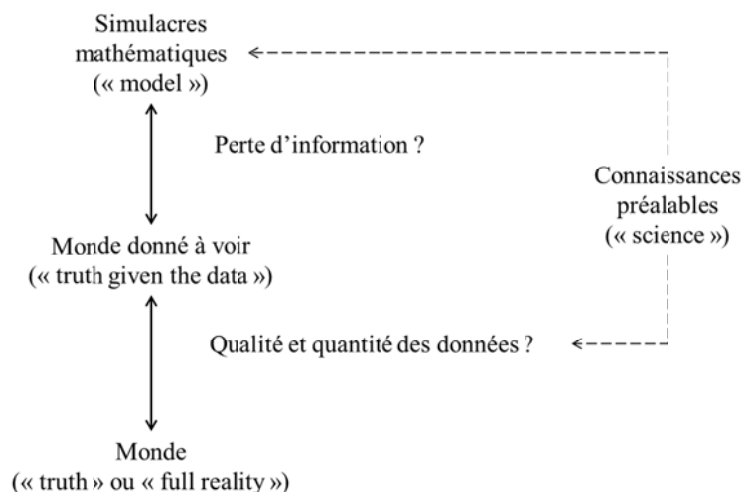


Figure 9. Usage de la théorie de l'information pour l'inférence multimodèles d'après une interprétation libre de (Burnham & Anderson, 2002). La terminologie utilisée par les auteurs est donnée entre guillemets. En pratique, la perte d'information est donnée par l'AIC (ou AICc) qui est un estimateur de la distance de Kullback-Leibler, elle-même apparenté au concept d'entropie. L'AIC permet ainsi de juger les modèles selon leur capacité à représenter les motifs présents dans les données, dont on espère qu'ils ont un rapport avec les processus du monde réel, sous réserve d'échantillonnage et de mesures sensées.

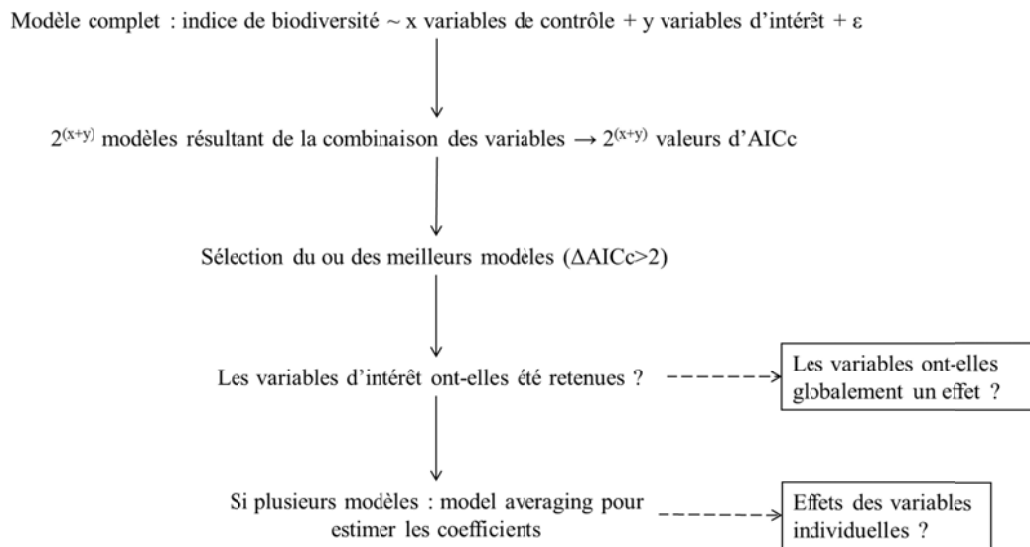


Figure 10. Chaîne de traitement statistique générique utilisée dans le cadre de la thèse. Des adaptations ont pu être mises en œuvre selon les analyses.

Chapitre III – Description du jeu de données

Nous donnons dans ce chapitre un aperçu de la gamme de variation des indices de biodiversité aviaire et des descripteurs des paysages, ainsi que les corrélations au sein de ces deux groupes de variables. Son contenu est essentiellement descriptif. Il a pour objectif de mettre en lumière les différences entre contextes et de donner matière à l'interprétation des résultats des chapitres suivants.

III.1. Avifaune

La Figure 11 indique les gammes de variation des indices de biodiversité aviaire. Les spécialistes agricoles ne constituent qu'une part restreinte de l'avifaune au sein des carrés (12% de l'abondance totale en valeur médiane). Ils sont un peu plus nombreux en contexte *Openfield* (médiane=40) qu'en *Bocage* (médiane=29). La différence entre contextes est logiquement plus importante pour l'abondance de l'alouette des champs, et inversement pour la proportion de spécialistes prairiaux. La richesse spécifique a une gamme de variabilité relativement restreinte, au plus 11 espèces entre le quartile inférieur et supérieur, les carrés étant suffisamment vastes pour contenir une grande variété d'habitats. La spécialisation de la communauté est un peu plus importante en contexte *Openfield* (médiane=0.76) qu'en *Bocage* (médiane=0.67).

Le Tableau 10 indique une certaine redondance de l'information apporté par les différents indices de biodiversité aviaire. Ces redondances s'expriment davantage en contexte *Bocage* qu'*Openfield*. Néanmoins, un point commun à tous les contextes est l'association entre abondance de l'alouette des champs et abondance des spécialistes agricoles ($r > 0.75$) et dans une moindre mesure indice de spécialisation ($r > 0.37$), et à l'inverse l'opposition de ces trois indices avec la proportion de spécialistes prairiaux ($r < -0.64$ avec l'abondance de l'alouette des champs).

L'association entre l'abondance des spécialistes agricoles et de celle de l'alouette des champs est également visible sur la Figure 12 qui donne la composition du groupe des spécialistes agricoles par contextes et selon leur association aux prairies. L'alouette des champs constitue l'espèce dominante, y compris en contexte *Bocage*. Les spécialistes agricoles ont un indice de prairialité un peu plus élevée en *Bocage Est* (médiane=0.52) que *Ouest* (médiane=0.44), ce qui correspond à une plus large part de prairie. La possibilité de relation négative entre richesse spécifique et spécialisation de la communauté évoquée au chapitre précédent ne se concrétise qu'en *Openfield Est* ($r = -0.27$). Dans les autres cas, les deux descripteurs sont reliés positivement. Les relations entre abondance totale et richesse spécifique sont positives et assez élevées ($r > 0.57$) dans tous les cas, ce qui est plutôt logique.

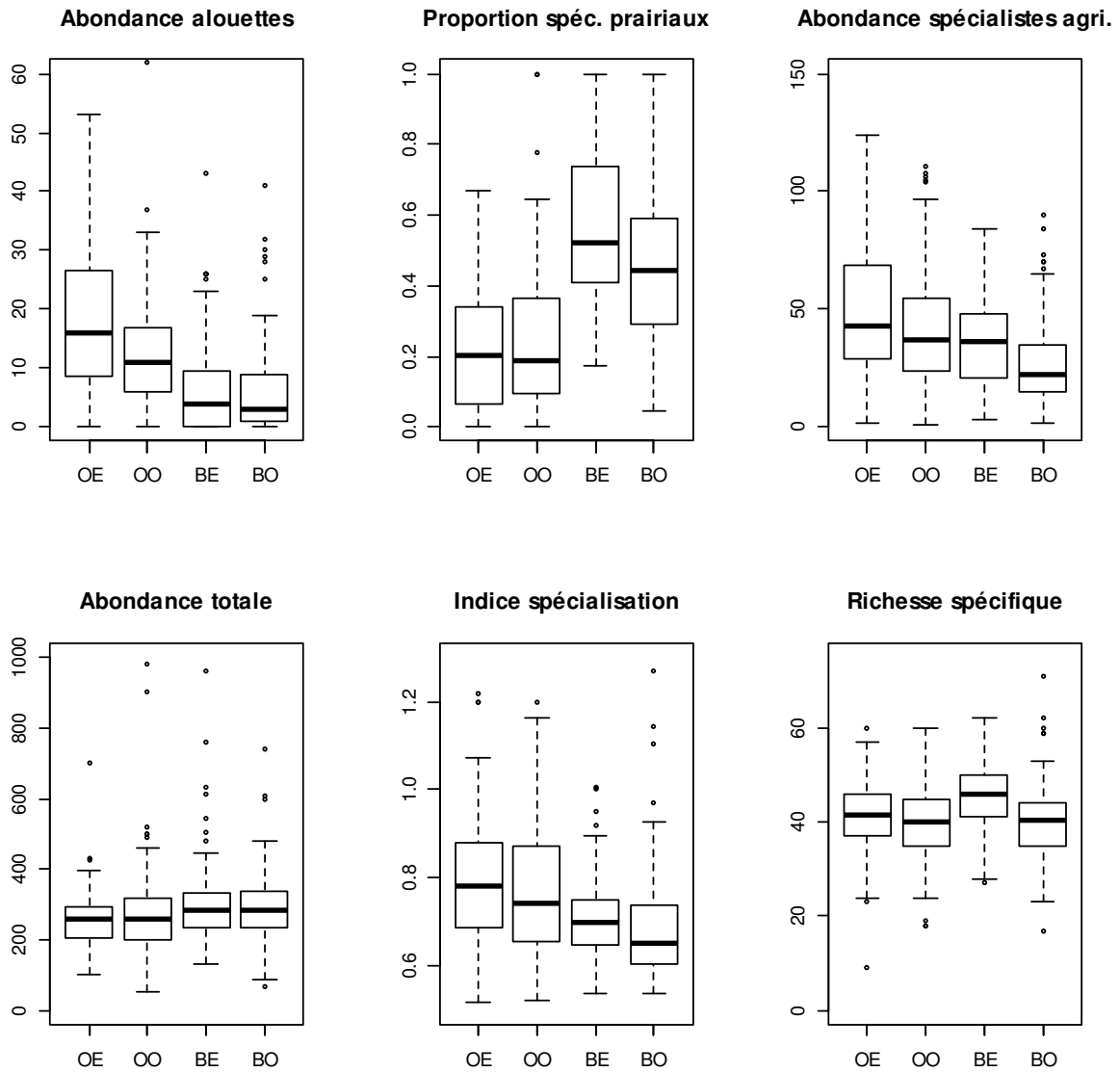


Figure 11. Gammes de variation des indices de biodiversité aviaire par contexte. Abondances en nombre d'oiseaux ; richesse en nombre d'espèces, indice de spécialisation de la communauté et proportion de spécialistes prairiaux sans unités. BE : Bocage Est ; BO : Bocage Ouest ; OE : Openfield Est ; OO : Openfield Ouest.

Tableau 10. Corrélations entre indices de biodiversité aviaire par contexte. Gras : corrélations supérieures à 0.5 en valeur absolue.

	Ab. alouette	Prop. Prairiaux	Ab. Spécialistes	Ab. totale	Ind. spec.
<i>Openfield Est</i>					
Prop. prairiaux	-0.69				
Ab. spécialistes	0.85	-0.60			
Ab. totale	0.06	0.15	0.14		
Ind. spec.	0.46	-0.69	0.51	-0.08	
Richesse	-0.27	0.42	-0.06	0.61	-0.27
<i>Openfield Ouest</i>					
Prop. prairiaux	-0.64				
Ab. spécialistes	0.80	-0.54			
Ab. totale	0.06	0.08	0.33		
Ind. spec.	0.57	-0.64	0.69	0.09	
Richesse	-0.03	0.21	0.25	0.61	0.05
<i>Bocage Est</i>					
Prop. prairiaux	-0.76				
Ab. spécialistes	0.75	-0.55			
Ab. totale	0.13	-0.17	0.32		
Ind. spec.	0.63	-0.71	0.46	0.22	
Richesse	0.33	-0.39	0.51	0.66	0.33
<i>Bocage Ouest</i>					
Prop. prairiaux	-0.71				
Ab. spécialistes	0.75	-0.50			
Ab. totale	0.25	-0.22	0.41		
Ind. spec.	0.37	-0.32	0.49	0.32	
Richesse	0.30	-0.17	0.59	0.57	0.37

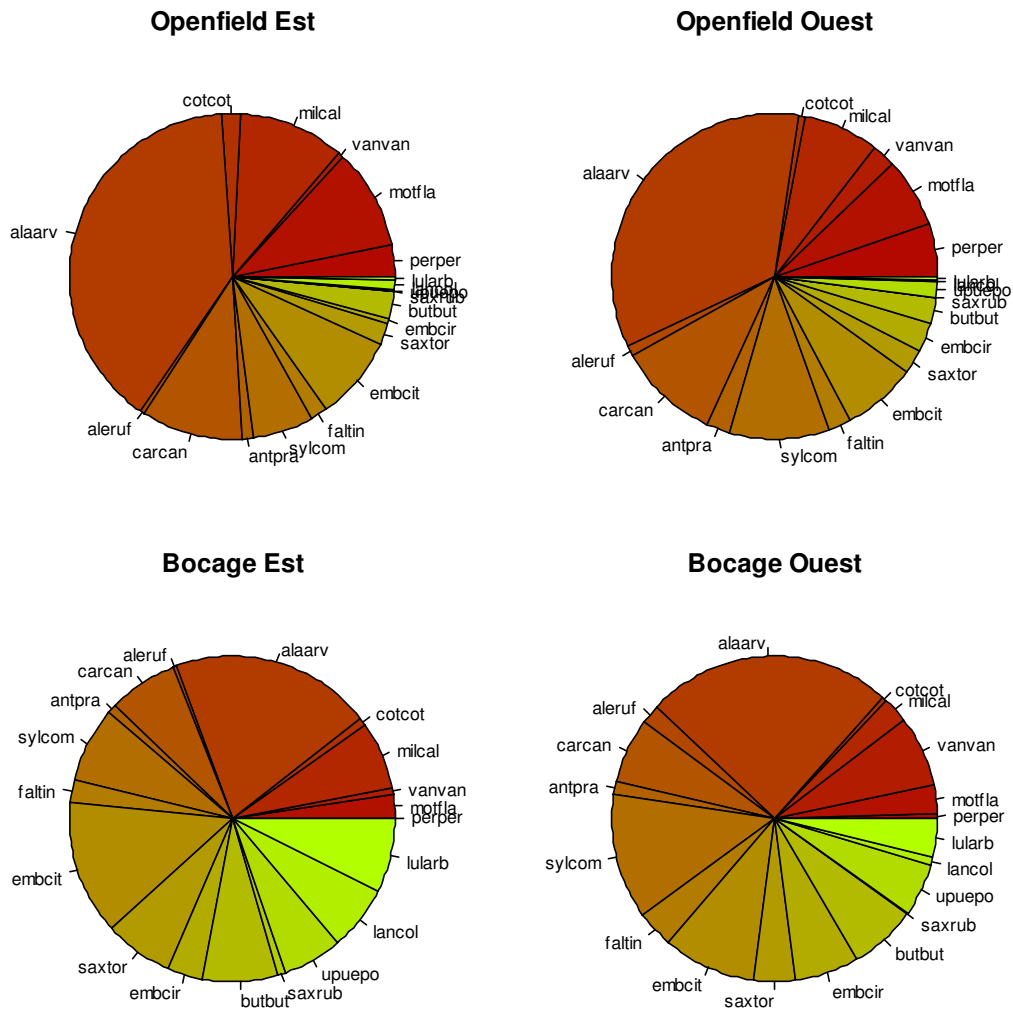


Figure 12. Composition spécifique du groupe des spécialistes agricoles par contexte. L'intensité du vert est proportionnelle à l'indice de prairialité, qui permet de distinguer les spécialistes des espaces ouverts comme l'alouette des champs des spécialistes des prairies (Teillard et al., 2014). Voir le Tableau 4 pour le codage des espèces (trois premières lettres pour le genre, trois suivantes pour l'espèce).

La corrélation spatiale des mesures est un phénomène classique en écologie. Nous avons calculé les indices de Moran (Moran, 1950) pour établir des corrélogrammes pour chaque indice de biodiversité aviaire sur l'ensemble des contextes. Les descripteurs sont corrélés dans l'espace (Figure 13), avec une portée d'environ 200 km. L'abondance totale se distingue cependant par une structuration spatiale assez faible et erratique. Comme les carrés sont trop éloignés pour permettre les comptages d'individus identiques, l'autocorrélation peut être due à des processus démographiques dépassant l'échelle du carré (pool d'oiseaux disponible pour s'établir sur les carrés) ou bien à de processus propres aux carrés (caractéristiques paysagères influençant l'avifaune similaires entre carrés proches).

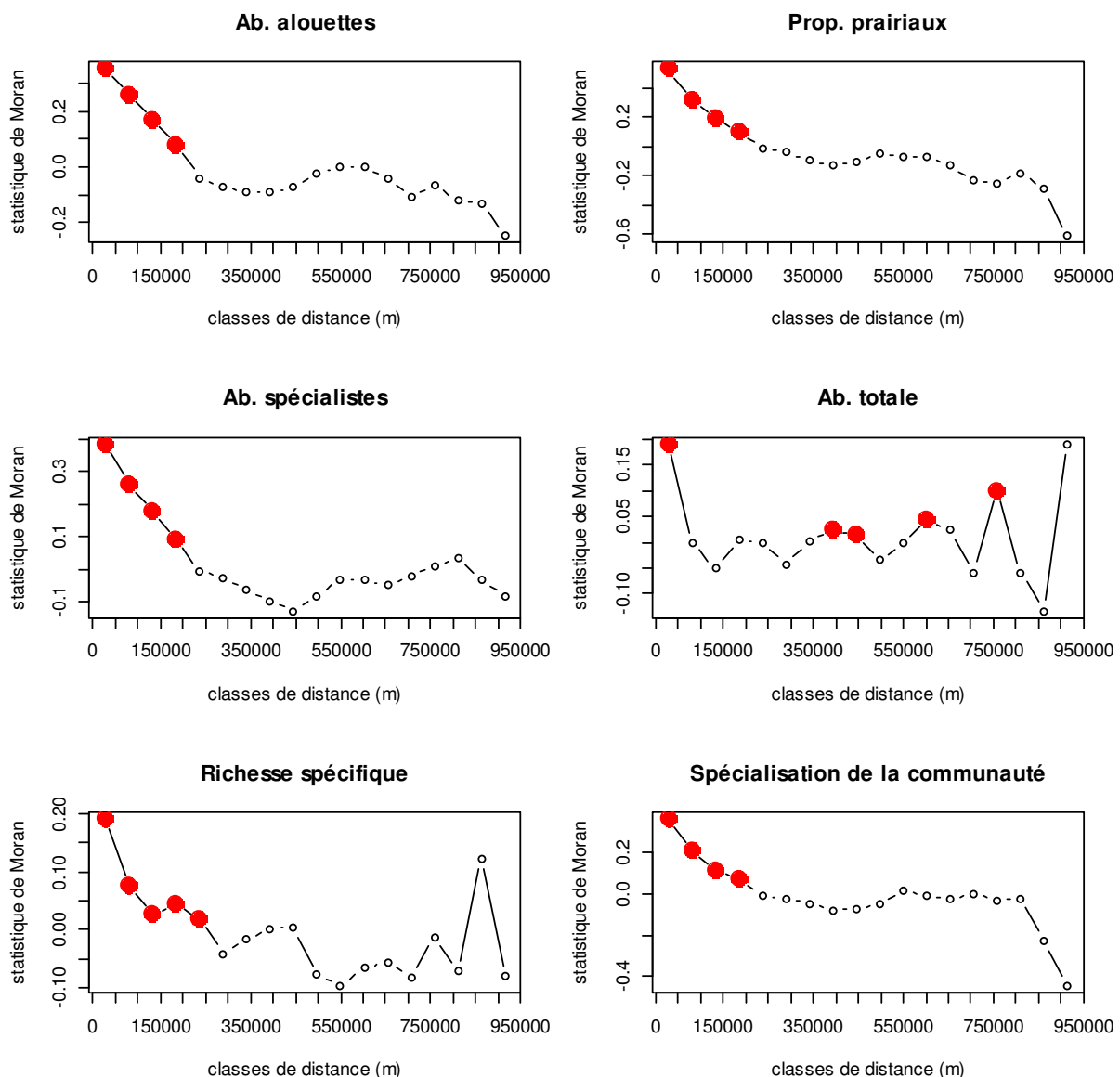


Figure 13. Corrélations spatiales, estimées par l'indice de Moran, des indices de biodiversité aviaire tous contextes confondus. Les points rouges indiquent un rejet de l'hypothèse d'absence de corrélation (p=5%).

Pour évaluer la stabilité des populations entre années au niveau des carrés, nous avons calculé le coefficient de variation des abondances pour les carrés suivis quatre ans (Figure 14). Les abondances sont relativement stables entre années et d'autant plus que les groupes sont agrégés (fluctuations médianes de 26% pour l'abondance de l'alouette de champs, 19% pour celle des spécialistes agricoles et 13% pour l'abondance totale). Des effectifs faibles sont en effet davantage susceptibles de faire augmenter le coefficient de variation. Cette stabilité suggère qu'une population observée sur un carré une année donnée dépend principalement de celle de l'année précédente, et dans une moindre mesure de phénomènes liés à l'année (climat...).

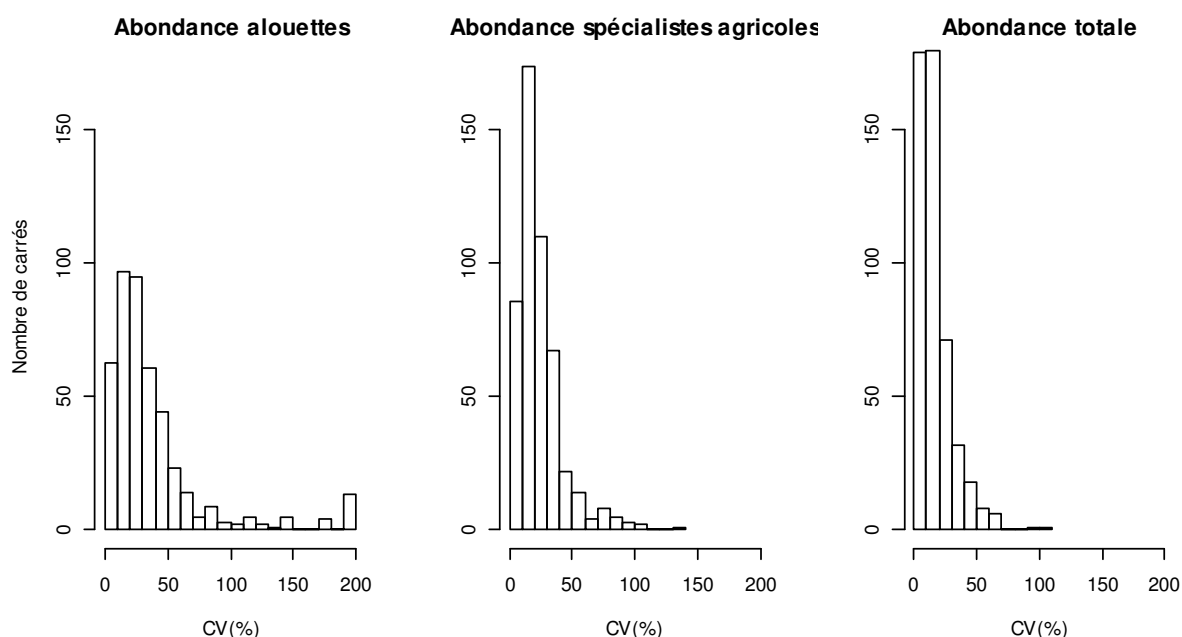


Figure 14. Histogrammes des coefficients de variation interannuels des abondances au niveau des carrés (%). Un carré suivi plusieurs années sera caractérisé par une abondance moyenne μ et un écart-type σ . Le coefficient de variation est le ratio σ/μ . Les histogrammes donnent les valeurs pour l'ensemble des quatre contextes.

III.2. Paysages

III.2.1. Composition

La Figure 15 montre la composition des éléments fixes des paysages. Sur notre échantillon de carrés, il n'existe pas de paysages simplifiés à l'extrême. Même en contexte *Openfield*, nous trouvons systématiquement des surfaces en herbe et quelques bosquets. Les interstices constituent des surfaces relativement importantes sur les quatre contextes (médiane=40 ha). Les cultures sont davantage présentes en *Bocage Ouest* (médiane=127 ha) que *Bocage Est* (53 ha), ce qui est cohérent avec le constat d'une communauté moins associée aux prairies (cf. supra).

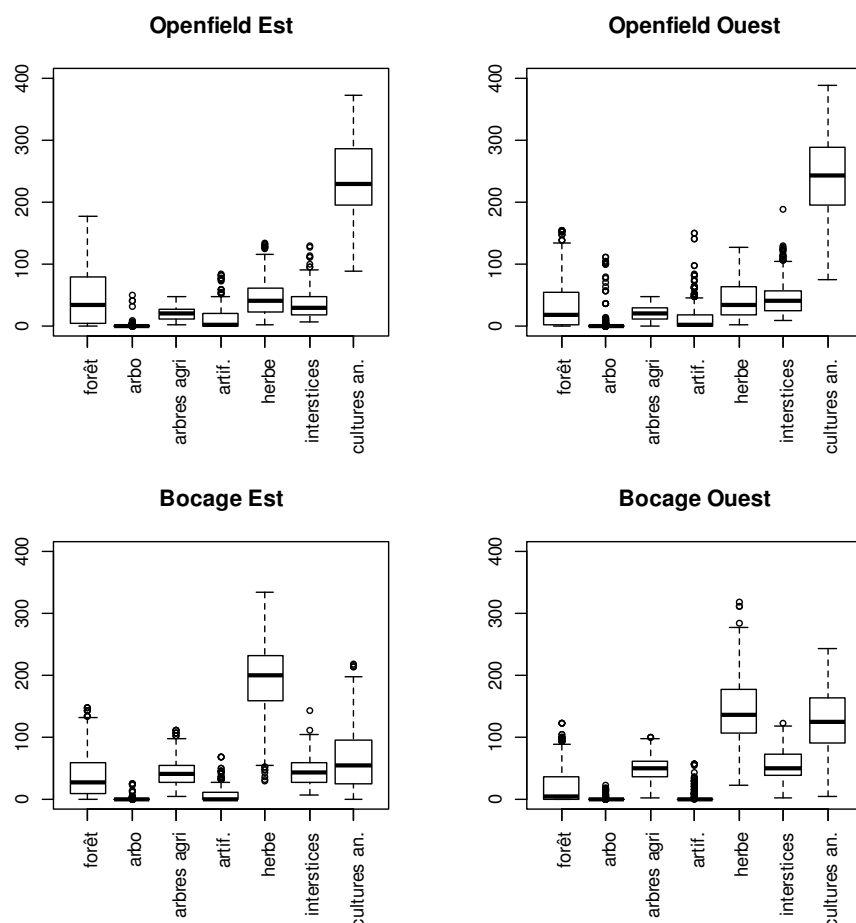


Figure 15. Gammes de variation des surfaces des éléments fixes du paysage par contexte (ha).

La composition des cultures est donnée par la Figure 16. Les paysages sont largement dominés par les céréales d’hiver, suivi par le maïs dont les surfaces peuvent être très importantes, même en *Openfield*. Les contextes *Bocage* sont très pauvres en cultures autres que maïs et céréales d’hiver. Les betteraves y sont quasiment inexistantes.

Les gammes de variations des éléments fixes et des cultures indiquent une grande diversité, une fois les contraintes de sélection et de stratification des carrés posées. Les valeurs observées pour les cultures sont cohérentes des contraintes rotationnelles plus ou moins sévères selon les cultures et leur importance dans la sole au niveau national. Hors cas des céréales d’hiver qui sont les cultures dominantes, nous pouvons distinguer le maïs, culture majeure sans contrainte rotationnelle, suivi du colza, autre culture majeure mais limitée par un délai de retour de trois ans, puis les autres cultures qui sont moins fréquentes.

Nous n’avons pas identifié de corrélations supérieures à 0.5 entre cultures et éléments fixes du paysage, ni entre éléments fixes, à l’exception des cas des surfaces en maïs et en betteraves avec le nombre d’îlots en *Openfield Est* (respectivement $r=0.51$ et $r=0.68$).

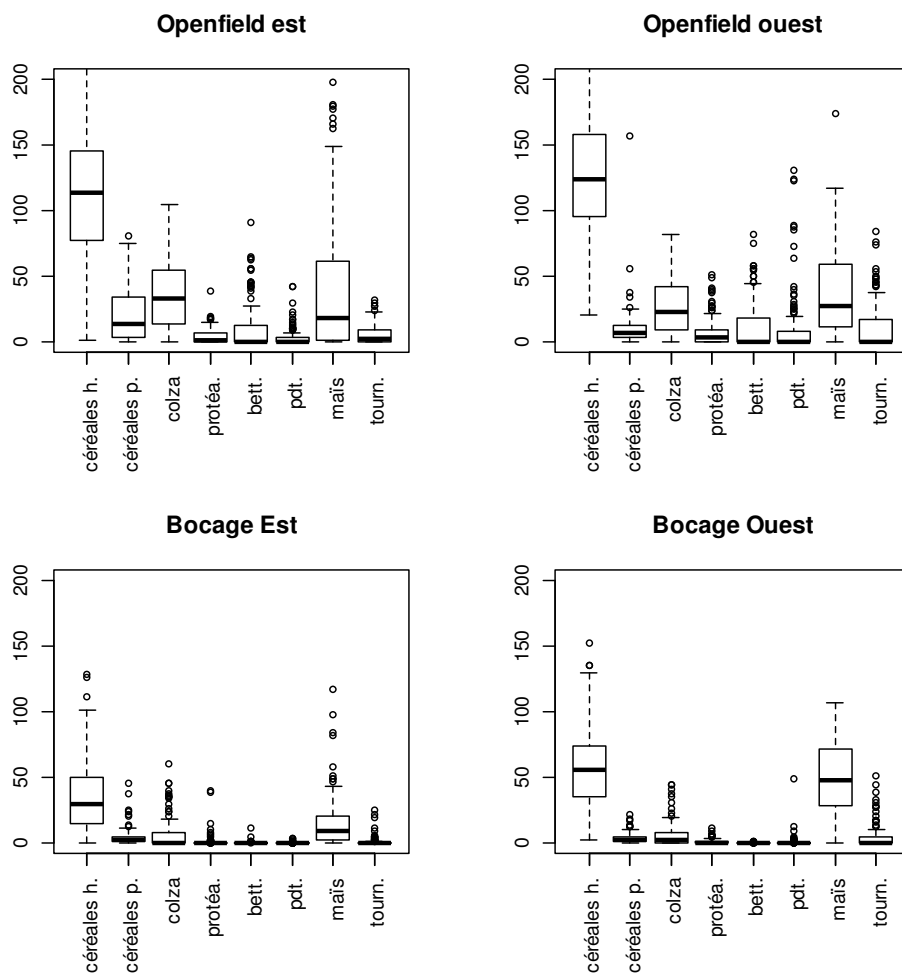


Figure 16. Gammes de variation des surfaces des cultures par contexte (ha).

III.2.2. Relations entre cultures

Les corrélations entre cultures (Tableau 11) révèlent une association entre céréales d’hiver et colza dans tous les contextes ($r > 0.66$), mais dans une moindre mesure en *Openfield Ouest* ($r = 0.46$). L’exclusion spatiale du maïs et des céréales d’hiver, i.e. le fait qu’une culture est d’autant plus présente que l’autre est rare, n’est manifeste qu’en *Openfield Est* ($r = -0.60$). Il n’y pas d’autre association notable entre culture, sauf cas de la relation entre autres cultures industrielles et céréales de printemps en *Openfield Est* ($r = 0.66$).

Tableau 11. Corrélations entre surfaces des cultures par contexte. Gras : corrélations supérieures à 0.5 en valeur absolue.

	Céréales hiver	Céréales printemps	Colza	Maïs	Prot..	Bett.	Pommes de terre
<i>Openfield Est</i>							
Céréales printemps	0.29						
Colza	0.68	0.33					
Maïs	-0.60	-0.52	-0.63				
Protéagineux	0.35	0.47	0.24	-0.30			
Betteraves	0.20	0.66	0.03	-0.25	0.42		
Pommes de terre	0.03	0.11	-0.22	0.07	0.02	0.21	
Tournesol	0.10	-0.25	-0.20	0.03	0.04	-0.13	0.05
<i>Openfield Ouest</i>							
Céréales printemps	0.19						
Colza	0.46	0.02					
Maïs	-0.45	-0.20	-0.35				
Protéagineux	0.38	0.05	0.20	-0.26			
Betteraves	0.46	0.24	-0.01	-0.40	0.30		
Pommes de terre	0.12	0.06	-0.31	-0.22	-0.09	0.37	
Tournesol	-0.10	-0.13	0.12	0.04	-0.17	-0.38	-0.25
<i>Bocage Est</i>							
Céréales printemps	0.39						
Colza	0.75	0.34					
Maïs	0.31	0.14	0.08				
Protéagineux	0.16	0.07	-0.04	-0.03			
Betteraves	0.02	0.03	-0.05	0.48	-0.01		
Pommes de terre	0.03	-0.01	-0.03	0.26	-0.05	0.31	
Tournesol	0.35	0.23	0.19	0.14	-0.07	-0.01	0.04
<i>Bocage Ouest</i>							
Céréales printemps	0.41						
Colza	0.65	0.12					
Maïs	0.06	-0.18	-0.19				
Protéagineux	0.33	0.12	0.22	-0.10			
Betteraves	0.01	-0.07	0.06	0.03	-0.02		
Pommes de terre	0.02	-0.08	-0.08	0.19	-0.04	0.03	
Tournesol	0.27	0.33	0.36	-0.07	0.06	0.13	-0.03

La Figure 17 illustre les relations entre diversité spatiale et temporelle des cultures pour chaque contexte. Les boxplots indiquent que les gammes de variation des diversités spatiale et temporelle sont semblables entre contextes, exception faite de deux carrés très peu diversifiés en *Openfield Est*. Les diversités spatiales médianes sont en légèrement plus élevées en contexte *Openfield* (médiane=2.0) que *Bocage* (médiane=1.7). Les relations entre diversités spatiales et temporelles sont assez lâches en contexte *Openfield Ouest* et *Bocage Est* ($r=0.43$ et 0.37 respectivement). Ces résultats sont d'autant plus étonnants que le calcul d'une diversité spatiale moyenne sur les carrés suivis plusieurs années devrait avoir tendance à lisser les variations interannuelles. Ces résultats montrent qu'à l'échelle des carrés, la diversité spatiale des cultures ne peut pas se déduire simplement de la diversité des successions. Cette incohérence n'est qu'apparente puisque la gestion des cultures dans le temps et l'espace

autorise des configurations variées. Par exemple, plusieurs parcelles en rotations synchronisées peuvent réduire la diversité spatiale et la coexistence de plusieurs parcelles en monoculture peut à l'inverse produire de la diversité spatiale. Notons enfin un possible effet de taille : un carré avec un faible nombre de parcelles verra sa diversité spatiale réduite mécaniquement, quelle que soit la diversité des successions de cultures. Cette analyse justifie notre choix de scinder les questions de l'effet de la diversité spatiale et temporelle des cultures.

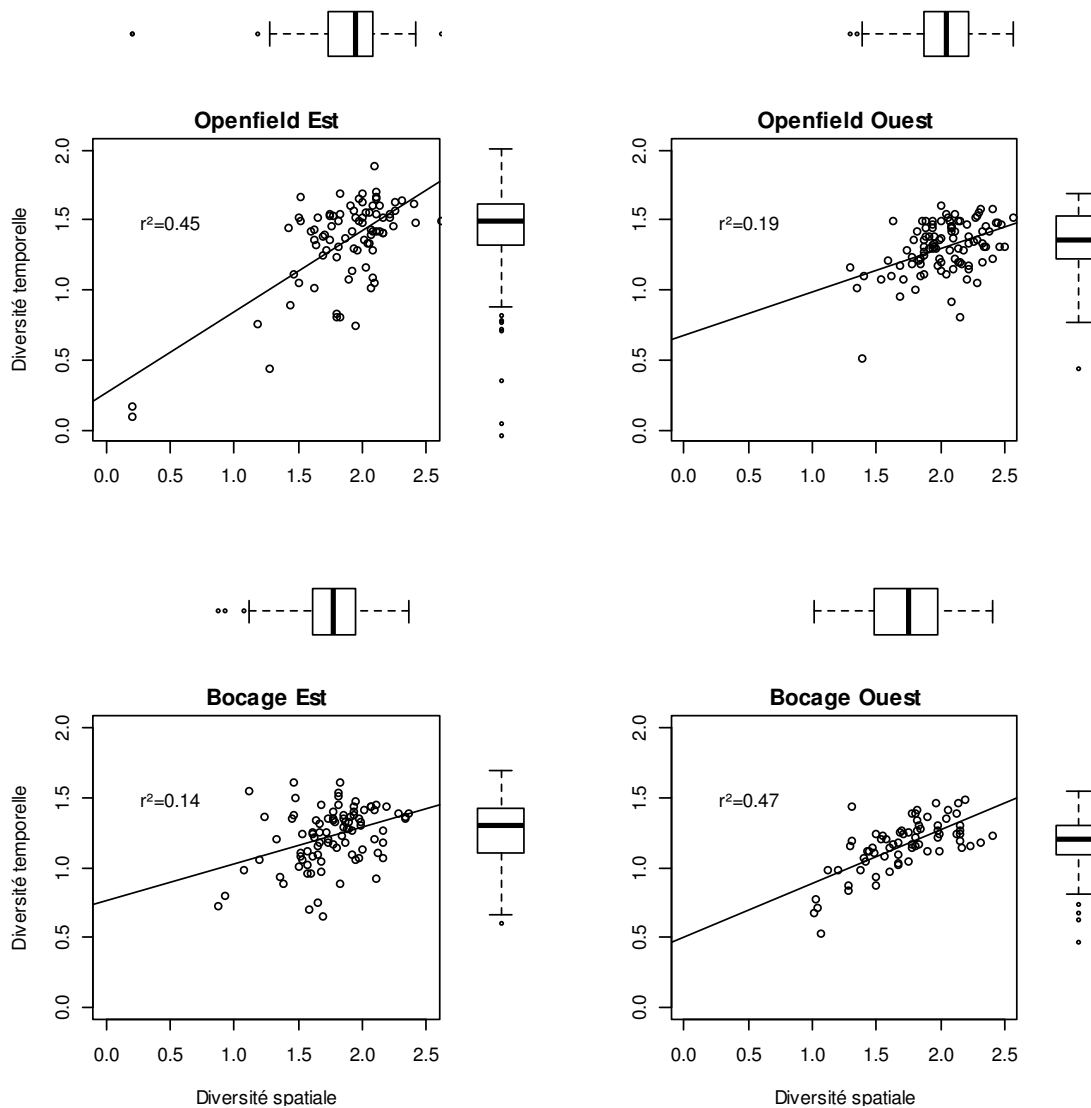


Figure 17. Relations entre diversité spatiale et temporelle des cultures par contexte. Les diversités spatiale et temporelle sont représentées par des indices de Shannon dont le mode de calcul est précisé dans le texte.

Le Tableau 12 indique les corrélations entre les surfaces des trois cultures principales (céréales d'hiver, colza et maïs), les diversités spatiale et temporelle, le nombre et la surface totale des cultures. Il permet dans une certaine mesure une lecture agronomique de la diversité des paysages agricoles.

En *Openfield Est*, céréales d'hiver et colza sont associés à une diversité temporelle élevée (respectivement $r=0.70$ et 0.57). Le maïs est associé dans ce contexte à une diversité spatiale et temporelle faible (respectivement $r=-0.59$ et -0.86), maïs est indépendant du nombre de cultures ($r=-0.08$). En *Openfield Ouest*, les tendances observées sur *Openfield Est* se retrouvent, mais de manière atténuée. En *Bocage Est*, les liens entre variables sont plutôt lâches et n'ajoutent rien aux conclusions issues du Tableau 11, à savoir l'association entre colza et céréales d'hiver et l'absence d'exclusion en maïs et céréales d'hiver. En *Bocage Ouest*, céréales d'hiver et colza sont associés à une diversité spatiale élevée (respectivement $r=0.63$ et 0.52). Le maïs est relativement indépendant de la diversité des cultures. Nous observons dans tous les cas que les diversités spatiale et temporelle sont peu corrélées avec la surface labourable ($r<0.45$), ce qui aurait pu induire une confusion d'effet. En revanche la diversité spatiale est systématiquement corrélée avec le nombre de cultures ($r>0.62$), ce qui n'est pas le cas de la diversité temporelle ($r>0.38$).

L'ensemble des résultats présentés dans cette partie permet de dresser la synthèse suivante :

En *Openfield*, la diversité spatiale des cultures est relativement élevée mais avec une gamme de variation assez faible. En région *Est*, nous pouvons toutefois observer un contraste entre paysages céréaliers diversifiés pauvres en maïs et paysages moins diversifiés riches en maïs. Ce contraste est beaucoup moins évident en région *Ouest*.

En *Bocage*, la diversité spatiale des cultures couvre une gamme de variation plus large. Les assolements avec céréales à paille et cultures assolées sont les plus diversifiés en région *Ouest*, et dans une moindre mesure en région *Est*. A noter toutefois que maïs et céréales d'hiver ne s'excluent pas mutuellement. Cela dénote probablement l'ubiquité du maïs, présent à la fois dans des rotations céréalières diversifiées et en monoculture.

Tableau 12. Corrélations entre surfaces des cultures, diversité spatiale et temporelle par contexte. Gras : corrélations supérieures à 0.5 en valeur absolue.

	Surface lab.	Céréales hiver	Colza	Maïs	Diversité spatiale	Diversité temporelle
<i>Openfield Est</i>						
Céréales d'hiver	0.66					
Colza	0.33	0.68				
Maïs	-0.04	-0.74	-0.65			
Diversité spatiale	0.09	0.43	0.10	-0.59		
Diversité temporelle	0.16	0.70	0.57	-0.86	0.67	
Nombre de cultures	0.28	0.21	-0.28	-0.08	0.62	0.15
<i>Openfield Ouest</i>						
Céréales d'hiver	0.90					
Colza	0.48	0.51				
Maïs	-0.14	-0.40	-0.40			
Diversité spatiale	0.37	0.35	0.10	-0.24		
Diversité temporelle	0.36	0.48	0.26	-0.53	0.47	
Nombre de cultures	0.44	0.45	-0.09	-0.21	0.72	0.35
<i>Bocage Est</i>						
Céréales d'hiver	0.92					
Colza	0.72	0.77				
Maïs	0.52	0.19	-0.03			
Diversité spatiale	0.31	0.35	0.20	0.01		
Diversité temporelle	0.29	0.43	0.45	-0.22	0.38	
Nombre de cultures	0.50	0.46	0.24	0.28	0.66	0.13
<i>Bocage Ouest</i>						
Céréales d'hiver	0.83					
Colza	0.51	0.62				
Maïs	0.56	0.13	-0.18			
Diversité spatiale	0.45	0.63	0.52	-0.30		
Diversité temporelle	0.28	0.53	0.43	-0.30	0.69	
Nombre de cultures	0.61	0.66	0.38	0.07	0.78	0.44

III.3 Conclusion du chapitre

Les indices de biodiversité aviaire forment deux groupes : l'abondance de l'alouette des champs, des spécialistes agricoles, la proportion de spécialistes prairiaux et dans une moindre mesure l'indice de spécialisation sont corrélés, ce qui pourrait s'expliquer par le poids de l'alouette des champs dans la communauté des spécialistes agricoles. L'abondance totale et la richesse spécifique forme un second groupe de variables relativement indépendantes du premier. Les gammes de variation de ces indices sont variables selon les contextes mais néanmoins assez étendues pour réaliser des analyses.

Les gammes de variation des descripteurs paysagers et la relative faiblesse des corrélations suggèrent un continuum de paysages, dans les contraintes imposées par 1) la sélection de carrés agricoles 2) les contextes openfield/bocage 3) des contraintes rotationnelles plus ou moins importantes. Ces dernières imposent néanmoins quelques tendances structurelles avec un rôle important du maïs.

En conclusion, les gammes de variation des cultures et de leurs diversités spatiales et temporelles autorisent des analyses de régression. Toutefois, les corrélations entre cultures peuvent impliquer un risque de confusion. L'autocorrélation spatiale des descripteurs de l'avifaune a justifié l'inclusion d'un terme d'autorégression.

Chapitre IV - Du champ au paysage : études de cas

L'article « Do the effects of crops on skylark (*Alauda arvensis*) differ between the field and landscape scales? » correspond au contenu de ce chapitre. L'article « Revue sur l'impact du colza sur l'avifaune » développe les connaissances relatives au cas du colza. Ces deux articles sont en annexe.

IV.1. Impact du colza et du maïs sur l'alouette des champs

IV.1.1. Des cultures en principe défavorables

Nous nous sommes penchés sur les cas des réponses de l'alouette des champs au colza et au maïs. Ces cultures présentent l'avantage d'être largement réparties et de présenter des caractéristiques fonctionnelles contrastées. Elles sont en outre au cœur des débats sur l'impact du développement des biocarburants. Nous avons vérifié si les résultats issus de la bibliographie sur l'intérêt de ces deux cultures pour l'alouette des champs à l'échelle du champ étaient cohérents avec les relations estimées à l'échelle du paysage à partir de notre base de données.

Les études au champ menées à Chizé dans l'Ouest de la France ont montré que le colza était moins sélectionné pour la nidification que les autres cultures (Miguet et al., 2013 ; Eraud & Boutin, 2002). Whittingham et al. (2003) ont abouti à la même conclusion dans deux des trois zones Britanniques qu'ils ont étudié, en notant que l'effet positif du colza dans une des zones coïncidait avec un faible développement de la culture en raison de problèmes d'implantation dans les champs échantillonnés. Chamberlain et al. (1999) ont montré que la probabilité de présence de l'alouette des champs était plus faible dans le colza que dans les céréales. Eraud & Boutin (2002) ont montré que le colza avait un effet négatif sur le succès reproducteur. Wilson et al. (1997) ont observé que l'alouette pouvait établir des territoires dans le colza, sans toutefois pouvoir y nicher en raison du développement rapide de la culture.

Ces résultats obtenus à l'échelle du champ ont été nuancés à l'échelle de paysages de 1km² par Siriwardena et al. (2012) qui ont mis en évidence une association neutre ou positive en colza et alouette des champs, selon les variables de contrôle prises en compte. Ces résultats ont été confirmés par Chamberlain & Gregory (1999), mais uniquement en début de saison de reproduction.

L'impact du maïs a été moins étudié en raison de la rareté de cette culture en Grande Bretagne, ou beaucoup d'études sur les spécialistes agricoles ont été menées. Eraud & Boutin (2002) ont montré à Chizé que le maïs avait un effet négatif sur la densité des territoires d'alouettes des champs. Dzierwiaty & Bernardy (2007) sont arrivés à la même conclusion en Allemagne, en qualifiant le maïs de trappe écologique.

Deux études Allemandes sur l'impact des biocarburants ont établi des scores de « *crop suitability* » pour la nidification et l'alimentation de l'alouette des champs, à partir de revues bibliographiques (Everaars et al., 2014 ; Brandt & Glemnitz, 2014). Ces études s'accordent sur l'impact négatif du colza à la fois pour la nidification et l'alimentation. Le maïs est jugé défavorable pour la nidification dans les deux études, mais pour l'alimentation dans une seule (Everaars et al., 2014).

L'ensemble de ces références sur l'impact du colza et du maïs ont été obtenues dans divers contextes agricoles Britanniques Français et Allemands, qui sont relativement comparables. Le colza y est cultivé en rotation dominée par les céréales à paille, tandis que le maïs peut être cultivé, ou pas, en monoculture. Les dates de semis et de récolte peuvent néanmoins varier selon la latitude avec des variations induites sur la gestion des intercultures. Sauf exception, les études citées ne font pas mention des conduites culturales pouvant être à l'origine de subtiles différences dans la structure du couvert et la production de ressources alimentaires (e.g. fertilisation, travail du sol...).

En résumé, la plupart des études ont montré le peu d'intérêt du colza et du maïs pour l'alouette des champs à l'échelle locale, mais les études menées à l'échelle du paysage en Grande Bretagne laissent planer un doute dans le cas du colza. Nous avons vérifié dans le contexte Français si le faible intérêt de ces cultures comme habitats se traduit bien par de plus faibles densités dans les paysages riches en ces cultures, et compte tenu des éléments fixes du paysage. L'analyse ne vise pas à comparer des tailles d'effet, mais à vérifier si les associations sont avérées à l'échelle du paysage et ont le même signe qu'à l'échelle locale.

IV.1.2. Cohérence avec les observations réalisées à l'échelle du paysage

Comme indiqué au chapitre II, nous avons travaillé sur des valeurs moyennes d'abondance et d'indicateurs paysagers, pour les carrés suivis au moins deux ans sur la période 2007-2010. Pour être certains que la culture est effectivement possible sur notre échantillon de carré, nous avons sélectionné les carrés où la culture est présente au moins une année entre 2007 et 2010. Aucune sélection n'a été opérée sur le critère de présence d'alouette des champs. En effet, chaque carré présentant une surface en culture arable est potentiellement apte à les accueillir.

Nous avons évalué les modèles emboîtés suivants :

abondance de l'alouette des champs ~ autocovariable

abondance de l'alouette des champs ~ autocovariable + éléments fixes

abondance de l'alouette des champs ~ autocovariable + éléments fixes + surface en colza (ou maïs)

avec éléments fixes = {arboriculture, arbres agricoles, artificialisée, bosquets, chemin, herbe, îlots, interstices, route majeure, route mineure, cultures annuelles}

Une forte sensibilité des résultats à l'échantillonnage n'est pas exclue, en raison d'effets de leviers imputables à certains carrés influents. Pour fiabiliser nos conclusions, nous avons répété 100 fois les analyses par rééchantillonnage sans remise portant sur 2/3 des effectifs.

Le Tableau 13 présente les caractéristiques des échantillons qui sont de taille légèrement inférieure aux échantillons complets décrits dans le chapitre II, i.e. sans exclusion des carrés dans lesquels le colza ou le maïs sont absents. Les gammes de variations des surfaces sont logiquement différentes pour le colza et le maïs, ce dernier pouvant être cultivé en monoculture. Le colza ne dépasse un tiers des surfaces, limite théorique avec une rotation de trois ans, que dans un cas. Les corrélations des surfaces indiquent une association entre colza et céréales importante en *Openfield Est* ($r=0.67$) et *Bocage Est* ($r=0.71$), tandis que l'exclusion spatiale entre maïs et céréales n'est importante qu'en *Openfield Est* ($r=-0.67$).

Tableau 13. Caractéristiques des échantillons de carrés retenus pour les analyses de l'effet des surfaces en colza et maïs sur l'abondance de l'alouette des champs.

Facteur	Colza (ha)				Maïs (ha)			
	<i>Openfield Est</i>	<i>Openfield Ouest</i>	<i>Bocage Est</i>	<i>Bocage Ouest</i>	<i>Openfield Est</i>	<i>Openfield Ouest</i>	<i>Bocage Est</i>	<i>Bocage Ouest</i>
Contexte								
Nombre de carrés	107	134	70	80	91	139	120	98
Variation du facteur	<1-103.7	<1-82	<1-67	<1-45	<1-315	<1-173	<1-118	1-112
Facteur / surface en cultures annuelles : maximum (%)	39	33	34	26	84	71	100	85
Echantillon								
Variation de la surface en cultures annuelles (ha)	119-368	76-387	10-225	9-240	119-356	76-387	<1-225	6-240
Abondance de l'alouette (médiane-maximum)	16-53	11-37	6-43	3-32	14-53	11-62	3-43	3-41
Corrélation avec le facteur								
Cultures annuelles (ha)	0.33	0.41	0.67	0.5	0.14	-0.18	0.61	0.45
Herbe (ha)	-0.18	-0.42	-0.52	-0.42	-0.21	0.35	-0.45	-0.30
Colza (ha)	/	/	/	/	-0.63	-0.35	0.09	-0.26
Maïs (ha)	-0.62	-0.37	-0.03	-0.31	/	/	/	/
Céréales (ha)	0.67	0.41	0.71	0.58	-0.68	-0.46	0.32	-0.02

Les résultats de la comparaison de modèles sont présentés par le Tableau 14. D'après les intervalles de confiance des coefficients, les réponses au colza peuvent être considérées nulles, sauf en *Bocage Ouest*. Les réponses au maïs peuvent être considérées nulles ou négatives dans les deux contextes *Bocage*. L'analyse de sensibilité montre néanmoins que la réponse positive au colza en *Bocage Ouest* est un peu moins probante que les réponses négatives au maïs (33% de cas douteux, contre 2 et 17% pour le maïs).

Tableau 14. Comparaison des modèles d'analyse de l'effet des surfaces en colza et maïs sur l'abondance de l'alouette des champs. / : le facteur n'est pas retenu dans le meilleur modèle.

Facteur	Contexte	Abondance ~ autocovariable	Abondance ~ éléments fixes+ autocovariable	Abondance ~ éléments fixes + facteur + autocovariable	Coefficient du facteur		Analyse de sensibilité (100 échantillons aléatoires des 2/3)	
		AICc	AICc du meilleur modèle	AICc du meilleur modèle	Intervalle de confiance inférieur	Intervalle de confiance supérieur	% intervalles de confiance inférieur > 0	% intervalles de confiance supérieur > 0
Surface en colza (ha)	<i>Openfield Est</i>	795.9	758.8	758.8	-2.85E-03	6.57E-03	2%	100%
	<i>Openfield Ouest</i>	906.3	867.7	867.7	-1.18E-03	8.72E-03	27%	100%
	<i>Bocage Est</i>	430.2	416.5	416.5	/	/	/	/
	<i>Bocage Ouest</i>	449.9	428.9	425.0	6.98E-03	4.90E-02	67%	100%
Surface en maïs (ha)	<i>Openfield Est</i>	651.4	620.8	620.8	/	/	/	/
	<i>Openfield Ouest</i>	959.6	912.2	912.2	/	/	/	/
	<i>Bocage Est</i>	633.5	608.7	590.2	-5.18E-02	-2.39E-02	0%	2%
	<i>Bocage Ouest</i>	535.5	520.8	515.3	-2.14E-02	-5.46E-03	0%	17%

IV.1.3. Discussion

Les résultats indiquent un manque de cohérence entre échelles du champ et du paysage. Cette incohérence est manifeste dans le cas du colza avec des réponses nulles, ou positives dans le contexte *Bocage Ouest*. L'analyse de sensibilité suggère toutefois une sensibilité à l'échantillonnage dans ce cas. L'incohérence est moindre dans le cas du maïs avec des réponses négatives attendues uniquement en contextes *Bocage*. Il convient de replacer ces résultats dans un cadre systémique intégrant les relations structurelle entre cultures : la réponse positive au colza en contexte *Bocage Ouest* ne peut pas être complètement distinguée d'un effet des céréales d'hiver, en raison de la corrélation entre surfaces de ces cultures (Tableau 13). Les résultats sur colza confirment néanmoins ceux obtenus précédemment en Angleterre par Siriwardena et al. (2012) et Chamberlain & Gregory (1999). La confusion avec l'effet d'autres cultures est moins probable dans le cas du maïs.

Le changement d'échelle du champ au paysage implique la prise en compte de niveaux d'organisation biologique et spatiaux supérieurs. Des interactions biotiques et abiotiques diverses peuvent exacerber ou bien diluer des effets locaux. Par exemple, d'après Bengtsson et al. (2005), l'intérêt de l'agriculture biologique diminue quand l'on passe du champ au niveau de l'exploitation.

Dans notre cas, les incohérences entre champ et paysage peuvent résulter d'une atténuation ou dilution de l'effet de la culture dans des paysages dominés par d'autres habitats majeurs. Par exemple, le colza ne peut pas dépasser, en raison de contraintes rotationnelles, plus d'un tiers de la sole et se trouve toujours associé avec des cultures plus favorables comme les céréales à paille. Le maïs n'est pas soumis à ce genre de contrainte et peut dominer le paysage sans de tels effets d'atténuation.

Ces effets d'atténuation sont compatibles avec l'hypothèse de simples effets additifs des surfaces cultivées. Ils peuvent expliquer une absence d'effet, ou du moins un effet négligeable, mais pas des effets contraires comme ceux du colza en *Bocage Ouest*. Il faut dans ce cas abandonner l'hypothèse d'effets additifs en considérant des processus plus complexes par exemple basés sur des interactions ou bien des effets dépendant des surfaces. Nous suggérons deux explications possibles :

1) des effets distants dans l'espace et le temps, le colza interagissant avec les habitats proches ou pouvant être à l'origine d'effets précédents sur les cultures le suivant dans la rotation. Le colza est réputé riche en insectes, car particulièrement appétant pour certains phytophages et attractifs pour les pollinisateurs (Hebinger, 2013). Un scénario de « *spill over* » du colza vers les cultures proches reste toutefois dans le domaine théorique. Les inventaires des ressources trophiques produites par les cultures et consommées par les oiseaux (Cléré & Bretagnolle, 2001 ; Stoate et al., 1998 ; Moreby & Southway, 2002 ; Holland et al., 2012) sont rares et difficilement comparables en raison de méthodologies différentes. Le feuillage de colza est une ressource consommable par l'alouette pendant la période critique de l'hiver (Powolny, 2012). Pour les populations résidentes, la présence de colza peut en conséquence se traduire par un avantage visible lors de la saison de nidification. Ce type d'effet a été observé par Whittingham et al. (2005) dans le cas de populations résidentes de bergeronnette printanière avec une association positive entre abondance au printemps et jachère en hiver. Selon cette hypothèse, l'effet du colza doit être pris en compte sur l'ensemble du cycle cultural, et pas seulement au printemps, comme c'est le cas de la plupart des études. Ce mécanisme dépend du comportement migratoire de l'alouette des champs qui est assez mal connu, les populations pouvant être résidentes ou bien migrer à longue distance. Un mélange des deux comportements a été observé aux Pays Bas (Hegemann et al., 2010).

2) un effet de la culture proportionnel à sa superficie, un effet positif pouvant devenir négatif à mesure que la surface s'accroît. Ce type de réponse en cloche est compatible par exemple avec un processus de complémentation alimentaire (Dunning et al., 1992)

suivi d'une perte d'habitat approprié pour la nidification à mesure que la surface augmente. Ce scénario peut être complexifié en y ajoutant une dimension temporelle : la structure du couvert du colza peut permettre une nidification précoce en avril dans certains contextes, mais la croissance de la culture cause la fuite de l'alouette dans d'autres cultures plus favorable à mesure que la saison avance (Chamberlain & Gregory, 1999).

En conclusion, les cas de ces deux cultures majeures que sont le colza et de maïs suggèrent que les effets des cultures ne sont pas simplement additifs quand on passe du champ au paysage, mais les mécanismes sous-jacents restent incertains. Une compréhension plus fines de ces processus implique de prendre en compte des interactions et de tester d'autres formes de réponse.

IV.2. La faune aux cultures d'hiver ?

IV.2.1. Les cultures d'hiver sont un habitat plus défavorable que celles de printemps

L'accroissement des cultures d'hiver au détriment des cultures de printemps est avancé comme une des raisons du déclin des spécialistes agricoles (Chamberlain et al., 2000 ; Newton, 2004). Deux processus sont habituellement évoqués :

1) les surfaces en culture d'hiver concurrencent les chaumes nus favorables à l'alimentation des spécialistes agricoles en hiver (Gillings et al., 2005).

2) les cultures d'hiver ont un couvert plus dense que les cultures de printemps et sont donc plus défavorables à la nidification, comme cela a été observé pour l'alouette des champs dans le contexte Britannique (Wilson et al., 1997 ; Donald et al., 2002). Pour le vérifier en Suède, Eggers et al. (2011) ont comparé des paires de sites blé d'hiver / orge de printemps. Ils ont montré que la densité des oiseaux se nourrissant au sol et la richesse spécifique étaient défavorisées par les céréales d'hiver, et qu'une forte proportion de ces dernières dans le paysage pouvait déprimer la richesse spécifique dans les sites en céréales de printemps. Le cas des alouettes des champs se distingue dans cette étude par une évolution des préférences au cours de la saison, des céréales d'hiver vers celles de printemps, ce qui a été également confirmé par Hiron et al. (2012). Les cultures d'hiver sont d'autre part moins favorables, selon Marshall et al. (2003), à des adventices printanières particulièrement importantes pour l'avifaune (*Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, *Polygonum persicaria*). Cela a été également établi en France par Fried (2007). Ces adventices fournissent des ressources directes (graines), mais aussi indirectes (insectes).

Notre dispositif permet de vérifier cette seconde assertion sur l'alouette des champs, considérée comme idéotype des spécialistes des espaces ouverts, particulièrement sensible au processus étudié. Nous faisons l'hypothèse qu'une invariance d'effet du

champ au paysage implique un effet défavorable de la proportion de cultures d'hiver sur la capacité d'accueil du carré pour l'alouette des champs, estimée par son abondance.

IV.2.2. Cohérence avec les observations réalisées à l'échelle du paysage

Les réponses sont estimées à l'aide du modèle suivant sur les moyennes 2007-10 : l'abondance de l'alouette des champs dépend de l'autocovariable, des éléments fixes y compris la surface labourable, et de la proportion en cultures d'hiver (colza et céréales à paille). Comme pour l'analyse des cas maïs et colza, nous avons comparé les modèles emboîtés :

abondance de l'alouette des champs ~ autocovariable

abondance de l'alouette des champs ~ autocovariable + éléments fixes

abondance de l'alouette des champs ~ autocovariable + éléments fixes + proportion de cultures d'hiver

avec éléments fixes \in {arboriculture, arbres agricoles, artificialisée, bosquets, chemin, herbe, îlots, interstices, route majeure, route mineure, cultures annuelles}

Pour évaluer la fiabilité des résultats, nous avons répété 100 fois les analyses par rééchantillonnage sans remise portant sur 2/3 des effectifs.

Le Tableau 15 présente les caractéristiques des échantillons. Nous constatons une gamme de variation des proportions de cultures d'hiver proche du maximum. Les valeurs médianes sont proches avec des paysages plutôt dominés par les cultures d'hiver, sauf en *Bocage Ouest* (médiane = 50%), probablement sous l'effet de la prégnance du maïs comme indiqué au chapitre III. Les corrélations de la proportion de cultures d'hiver avec les surfaces en culture ou en herbe sont faibles dans tous les cas (entre -0.21 et 0.11). Ces deux déterminants majeurs des populations d'alouettes des champs ne viendront pas perturber l'estimation de l'effet du facteur étudié.

Tableau 15. Caractéristiques des échantillons de carrés retenus pour les analyses de l'effet de la proportion de surfaces en cultures d'hiver sur l'abondance de l'alouette des champs.

Contexte		<i>Openfield Est</i>	<i>Openfield Ouest</i>	<i>Bocage Est</i>	<i>Bocage Ouest</i>
Echantillon	Nombre de carrés	108	141	132	102
	Proportion de cultures d'hiver (%) minimum - maximum (médiane)	1-97 (64)	1-95 (65)	1-99 (67)	1-97 (50)
	Abondance de l'alouette des champs maximum (médiane)	53 (16)	62 (11)	43 (4)	41 (3)
Corrélations avec la proportion de cultures d'hiver	Cultures annuelles (ha)	-0.05	0.02	0.02	0.11
	Herbe (ha)	0.09	-0.21	0.07	-0.06

Le Tableau 16 présente l'estimation des coefficients pour la variable « proportion de cultures d'hiver ». Des effets positifs sont manifestes en contexte *Bocage*. L'effet positif en *Openfield Ouest* est douteux, en raison de la différence limite d'AICc (2.1) entre les modèles avec et sans facteur d'intérêt et de l'analyse de sensibilité par rééchantillonnage. L'effet est inexistant en *Openfield Est*.

Tableau 16. Comparaison des modèles de réponse de l'abondance de l'alouette de champs à la proportion de cultures d'hiver. / : le facteur n'est pas retenu dans le meilleur modèle.

Groupe	Abondance ~ autocovariable	Abondance ~ éléments fixes+ autocovariable	Abondance ~ éléments fixes + facteur + autocovariable	Coefficient du facteur		Analyse de sensibilité (100 échantillons aléatoires des 2/3)	
	AICc	AICc du meilleur modèle	AICc du meilleur modèle	Intervalle de confiance inférieur	Intervalle de confiance supérieur	% intervalles de confiance inférieur > 0	% intervalles de confiance supérieur > 0
<i>Openfield Est</i>	801.3	765.1	765.1	/	/		
<i>Openfield Ouest</i>	972.9	928.5	926.4	0.04	1.44	37	100
<i>Bocage Est</i>	716.5	685.8	670.6	1.23	3.00	98	100
<i>Bocage Ouest</i>	566.3	550.1	543.1	0.72	3.01	81	100

IV.2.3. Discussion

Les résultats contredisent l'hypothèse de départ d'un effet dépressif de la proportion de cultures d'hiver de manière claire en *Bocage* (effets contraires) et nuancée en *Openfield* (absence d'effet en *Est* ou effet contraire en *Ouest*).

Une première explication possible tient à la définition des groupes de cultures. L'effet des cultures d'hiver est indissociable de celui des cultures de printemps complémentaires. Or ce groupe peut varier, car il combine des cultures très différentes vis-à-vis des dates de semis et donc de la dynamique de couverture du sol. Il est ainsi possible de distinguer cultures semées tôt (pois, betterave) de celles semées plus tard (maïs et tournesol) parfois dénommées cultures d'été. Nous avons vu dans le chapitre précédent l'effet dépressif des surfaces en maïs en contexte *Bocage*. Ceci pourrait expliquer nos résultats : dans le contexte agricole français, les surfaces en maïs sont importantes, et notre échantillon ne déroge pas à la règle. Hors cette culture présente des spécificités fortes. Les travaux Britanniques et Suédois cités plus haut ont été réalisés dans un contexte agronomique différent ou le maïs occupe une place relativement mineure (196 000 ha en Grande Bretagne en 2013, source : DEFRA). L'erreur pourrait donc résider dans l'implicite sur la définition des cultures de printemps.

Une autre explication possible et non exclusive tient au déroulement des processus de sélection dans le temps. Il faut en effet tenir compte de la dynamique de développement

des cultures. Nous pouvons proposer le scénario suivant observé par Hiron et al. (2012) et Eggers et al. (2011) dans le contexte Suédois : les alouettes des champs sélectionnent leurs territoires à un moment où les cultures d'hiver sont peu développées et probablement plus attirantes que les cultures de printemps qui n'ont pas encore été semées. Puis elles recherchent de nouveaux territoires riches en cultures de printemps à mesure que les cultures d'hiver se développent et se ferment. Le choix initial de territoires riches en cultures d'hiver pourrait agir dans ce cas comme un cliquet produisant un phénomène de trappe écologique, les alouettes des champs se retrouvant « coincées » avec peu de possibilités de choix pour une seconde nichée, et pour conséquence une faible productivité. Le fait que les alouettes des champs soient assez casanières (*breeding dispersal*²¹ estimée à 700 m selon Paradis et al. (1998)) joue en faveur de ce scénario qui implique néanmoins une condition : l'abondance observée doit résulter de l'attractivité du carré et non d'effets démographiques cumulés, auquel cas, les carrés riches en culture d'hiver finiraient par être défavorables.

Cette conclusion concerne le carré en saison de nidification. L'hypothèse d'un effet dépressif des cultures d'hiver en hiver reste d'actualité. Mais des études à ce sujet devraient élargir le cadre d'analyse en traitant de l'impact de la couverture du sol. Cela implique de prendre en compte les évolutions réglementaires récentes d'obligation de couverture hivernal ainsi que la forte variabilité des pratiques de gestion de l'interculture.

IV.3. La diversité des cultures est-elle la clé ?

IV.3.1. Les diversités spatiale et temporelle des cultures favorisent l'avifaune, en principe...

L'hétérogénéité des habitats est présentée comme la « clé » de la conservation de la biodiversité en zone agricole (Benton et al., 2003). Les cultures ont dans ce cadre un rôle particulier à jouer, car les pratiques de rotation et d'assolement génèrent de l'hétérogénéité dans le temps et l'espace. Ces deux termes peuvent être présentés comme interchangeable : simplification des rotations et homogénéisation des paysages sont alors considérés comme les deux facettes d'un même phénomène conduisant à un appauvrissement de la biodiversité en général (Benton et al., 2003) et de l'avifaune en particulier (Donald et al., 2001 ; Atkinson et al., 2002). Il s'agit cependant d'un point de vue très général. Les travaux sur l'impact de la diversité des cultures se réfèrent à deux cadres d'interprétation distincts selon que l'on considère sa dimension spatiale ou temporelle.

²¹ Distance à laquelle les adultes reviennent établir leur nid d'une année à l'autre.

Impact de la diversité spatiale

Les études sur l'impact de la diversité spatiale des cultures s'inscrivent dans le cadre de l'écologie du paysage : les cultures doivent être décrites comme autant de tâches d'habitats dont la nature, la taille, l'agencement dans l'espace et les relations avec d'autres éléments paysagers sont susceptibles d'expliquer les variations de biodiversité (Fahrig et al., 2011). Des processus de complémentation et supplémentation doivent en principe générer un effet positif, mais qui dépendra de l'échelle considérée.

Ce principe général est cependant questionné dans le cas des spécialistes agricoles. En effet, ces derniers sont globalement défavorisés par l'hétérogénéité des paysages assimilable à un état fragmenté Devictor et al. (2008). En contexte agricole, Bonthoux et al. (2013) ont montré que les paysages diversifiés riches en éléments arborés ne sont pas favorables à la spécialisation de la communauté, contrairement à la richesse spécifique. Les éléments verticaux type haie peuvent avoir impacté négativement les spécialistes des espaces ouverts, en raison de l'obstacle visuel qu'ils représentent. Ces études intègrent les cultures au sein d'une catégorie unique « espace cultivé ». Cet effet dépressif de l'hétérogénéité vaut-il aussi pour les cultures ? Leur prise en compte explicite est peu fréquente jusqu'à présent, comme cela a été évoqué dans le chapitre 1.

Des études Britanniques ont étudié l'effet de l'hétérogénéité des paysages agricoles sur l'abondance de l'avifaune sur des carrés de 1km², mais en traitant les différentes cultures au même titre que les espaces en herbe et non cultivés : elles ont montré que l'hétérogénéité des paysages était défavorable dans le cas de l'alouette des champs en contexte *lowland* (Chamberlain et al., 1999), et plus généralement dans celui des spécialistes des espaces ouverts (Pickett & Siriwardena, 2011). En Finlande, Vepsäläinen (2007) a montré que l'hétérogénéité des couverts cultivés, y compris jachère et prairies, n'avait aucun effet sur l'abondance des spécialistes agricoles à l'échelle de 25 ha, mais qu'en revanche, le nombre d'espèce de ces spécialistes était favorisé. Cet effet semble local. Sur des territoires de 16km² répartis en Europe Billeter et al. (2008) n'ont pas mis en évidence un effet du nombre de cultures sur la richesse spécifiques, ce qui rejoint les conclusions de Hiron et al. (2015) sur l'absence de relation entre hétérogénéité des couverts cultivés et richesse spécifique α et γ sur des paysages de 25 km².

Ces différentes études sur la diversité spatiale sont difficilement comparables. Les échelles sont différentes variant du spot d'observation au cas du paysage de 1 km². D'autre part, les cultures ne sont pas caractérisées de manière homogène, avec l'emploi de catégorie agrégées (classiquement « *winter cereals* » « *spring cereals* » « *broad leaves crops* » chez Vepsäläinen (2007)) ou ambiguës (« brassicas »). Enfin, la prise en compte conjointe des cultures et des espaces non cultivés ou des jachères non semées peut obscurcir la contribution spécifique de la diversité des cultures.

L'étude de Miguet et al. (2013) est à notre connaissance la seule présentant les caractéristiques requises pour une comparaison des effets propres aux cultures, aux

niveaux du spot d'observation et du paysage. Elle indique que la sélection du territoire de nidification de l'alouette des champs est favorisée par la diversité des cultures, mais dans un rayon maximum de 200 m. L'absence d'effet au-delà de ce rayon est attribuée au manque de variabilité de la diversité des cultures autour des spots d'observation. Ces résultats vont dans le sens d'une vision du paysage agricole comme système hiérarchique ou la fragmentation de l'espace en grands types d'habitats (cultures, arbres...) joue en défaveur de ce spécialiste des espaces ouverts, mais où la diversité des cultures au sein de l'espace cultivé joue en sa faveur.

Impact de la diversité temporelle

Les études sur l'impact de la diversité temporelle des cultures se réfèrent à un autre cadre d'interprétation : les variations d'abondance/fréquences entre parcelles supportant des rotations plus ou moins diversifiées, sont reliées à une qualité d'habitat. Par exemple, Shrubbs (1988) a montré que les vanneaux huppés préfèrent le blé suivant un colza plutôt que le blé suivant un blé, et relie ce comportement à un effet des amendements organiques apportés sur colza favorables à la faune du sol consommée par ces oiseaux. Le cadre d'analyse peut être plus large et englober un effet global du système de cultures. Par exemple, Henderson et al. (2009) ont réalisé un essai de 6 ans pour évaluer les bénéfices sur l'avifaune d'une diversification des cultures (blé de printemps et jachère non semée au détriment du blé d'hiver) associée à une baisse d'utilisation des intrants, sur un bloc de parcelles de 61 ha comparé à un témoin de 80 ha. Les résultats montrent une augmentation de la population de la plupart des espèces et en particulier des spécialistes agricoles, principalement lors des trois premières années. Ce dispositif ne permet cependant pas de distinguer effets de la diversité spatiale et temporelle des cultures. La comparaison de paires de parcelles conduites en agriculture biologique et conventionnelle intègre l'effet des successions culturales, mais aussi des pratiques sur chaque culture de la succession. Ce genre de dispositif produit des résultats mitigés en raison de l'interférence du contexte paysager (Bengtsson et al., 2005). L'impact des rotations sur l'avifaune peut également être abordé indirectement par inférence à partir leur effet sur les ressources trophiques. La flore adventice est ainsi considérée comme une ressource clé dont l'appauvrissement sous l'effet de rotations simplifiées associés à un désherbage plus efficace pourrait être à l'origine des tendances négatives observées sur les spécialistes agricoles (Marshall et al., 2003). L'évolution défavorable en France de la flore consommable par les oiseaux s'explique par un mécanisme d'adaptation de la flore à des rotations pauvres en cultures de printemps (Fried & Reboud, 2007). Les insectes sont une autre ressource clé pour les spécialistes agricoles, mais, comme nous l'avons vu précédemment, les études sur les liens entre cultures et insectes consommables (Cléré & Bretagnolle, 2001 ; Holland, et al., 2012 ; Moreby & Southway, 2002 ; Stoate, et al., 1998) sont trop rares et hétérogènes pour pouvoir déterminer si le calcul d'effets moyens par culture a un sens.

Pour résumer, diversités spatiale et temporelle des cultures ont en principe un effet positif sur l'avifaune, mais pour des raisons différentes : mécanismes paysagers de synergies entre habitats dans un cas, amélioration de la qualité des cultures comme habitats dans l'autre. Les preuves empiriques sont néanmoins peu probantes. Pour y voir clair, il faudrait d'une part pouvoir séparer effets des diversités spatiale et temporelle, d'autre part extraire ce qui relève des cultures proprement dites, indépendamment des autres éléments du paysage.

Notre jeu de données permet de traiter séparément les deux questions de la diversité spatiale et temporelle culture, ces termes étant liés, mais pas interchangeables comme le montre leur corrélation médiocre quel que soit le contexte (chapitre III). La principale originalité de ce travail est la prise en compte de la diversité temporelle des cultures à l'échelle des carrés STOC, grâce aux données sur les séquences de cultures fournies par l'ODR. Nous avons ainsi pu étudier les relations entre diversité spatiale et temporelle des cultures sur les carrés et comparer leur impact compte tenu du contexte paysager local et régional. La diversité des cultures concerne ici la portion du paysage en surface labourable à l'exclusion des surfaces en herbe ou en jachères.

La question du changement d'échelle peut être posée dans le cas de la préférence de l'alouette des champs pour des cultures spatialement diversifiées, à l'échelle de son domaine vital (Miguet et al., 2013). Cette préférence doit en principe se traduire par une plus grande abondance dans les paysages aux cultures diversifiées. Nous avons également réalisé les investigations sur les autres indices de biodiversité aviaire. Pour ces cas, la formulation d'hypothèses ne peut être que générale, basée sur la théorie et des éléments épars. Notre approche sera dans ce cas plus exploratoire, visant à observer des relations à l'échelle du paysage. Nous pouvons nous essayer aux pronostics suivants : la diversité temporelle doit en principe favoriser la qualité des parcelles comme habitat et par agrégation la qualité du paysage agricole. Un effet positif est donc attendu sur les abondances de l'alouette des champs, des spécialistes et l'abondance totale. La richesse spécifique devrait augmenter en raison d'un nombre supérieur de cultures et d'une production de ressources plus importante. Il est en revanche difficile de prédire l'évolution de la spécialisation de la communauté. Le pronostic est identique pour la diversité spatiale : tous les indices devraient être favorisés, mais le cas de l'indice de spécialisation est douteux. Nous pouvons cependant estimer qu'une confirmation d'un effet favorable sur l'alouette des champs irait dans le sens d'un rôle spécifique des cultures parmi les autres éléments paysagers, et donc d'un effet globalement positif.

IV.3.2. Réponses aux deux types de diversité à l'échelle du paysage

Les réponses sont estimées à l'aide du modèle suivant, sur les moyennes 2007-10 : l'indice de biodiversité aviaire dépend de l'autocovariable, des éléments fixes y compris la surface labourable, et de l'indice de diversité des cultures, soit :

indice ~ autocovariable + éléments fixes + diversité spatiale ou temporelle

avec éléments fixes \in {arboriculture, arbres agricoles, artificialisée, bosquets, chemin, herbe, îlots, interstices, route majeure, route mineure, cultures annuelles}

Les analyses ont été menées pour l'ensemble de nos indices de biodiversité aviaire.

Le Tableau 17 présente les résultats sous forme synthétique. Nous considérerons comme indices de réponse les coefficients dont l'intervalle de confiance exclut 0. L'abondance de l'alouette des champs, des spécialistes agricoles et la proportion des spécialistes prairiaux expriment des réponses uniquement en *Bocage* mais avec des nuances selon les indices. L'alouette de champs réagit positivement dans tous les cas sauf pour la diversité temporelle en région *Ouest*. Les spécialistes agricoles ne bénéficient que de la diversité temporelle en région *Est*. La proportion de spécialistes prairiaux réagit négativement à la diversité temporelle en région *Est* et à la diversité spatiale en région *Ouest*.

Les indices intégrateurs montrent des réponses variées et semblent particulièrement sensibles en *Openfield Est*, avec un effet positif des deux diversités sur l'abondance totale, et un effet positif de la diversité temporelle sur la richesse. L'indice de spécialisation se trouve amélioré par la diversité spatiale des cultures sauf en *Bocage Est*, et par la diversité temporelle uniquement en *Bocage Est*.

Tableau 17. Estimation des réponses à la diversité spatiale et temporelle des cultures. Les coefficients sont estimés par *model averaging* en partant du modèle complet intégrant éléments fixes du paysage autocovariable et indice de diversité spatiale ou temporelle. Gras : l'intervalle de confiance ne contient pas 0. Vide : variable non sélectionnée.

Indice	Diversité	<i>Openfield Est</i>	<i>Openfield Ouest</i>	<i>Bocage Est</i>	<i>Bocage Ouest</i>
Ab. alouette des champs	Spatiale		0.18	0.78	1.38
	Temporelle	0.15		2.01	1.22
Prop. spécialistes prairiaux	Spatiale	-0.06	-0.11	-0.09	-0.23
	Temporelle	-0.03	-0.11	-0.31	-0.14
Ab. spécialistes agricoles	Spatiale	0.15	0.32		0.37
	Temporelle	0.29		0.68	-0.39
Ab. totale	Spatiale	0.18	-0.18	0.13	
	Temporelle	0.19	-0.18	0.12	-0.32
Richesse	Spatiale	3.42	-4.43	-2.11	-3.08
	Temporelle	6.39	-8.50	5.81	-8.68
Indice de spécialisation	Spatiale	0.06	0.09	0.03	0.07
	Temporelle	0.05		0.10	-0.05

IV.3.3. Discussion

Ces résultats nous conduisent à affiner la proposition générale d'un effet favorable de la diversité des cultures sur l'avifaune.

Diversité spatiale

Notre hypothèse d'un effet favorable de la diversité spatiale des cultures sur l'alouette des champs n'est vérifiée qu'en contexte *Bocage*. Si l'on considère plus globalement le cas des spécialistes agricoles, les effets positifs de la diversité des cultures sur leur abondance (*Bocage Ouest*), et particulièrement sur la spécialisation de la communauté (sauf en *Bocage Est*) suggèrent que les cultures contribuent au paysage différemment des éléments fixes. Ainsi, la diversité des cultures n'engendrerait pas de fragmentation du paysage, ce qui supporte l'idée qu'il existe deux diversités « emboîtées » aux effets différents. Mais les cas d'absence d'effets ne permettent pas d'éliminer un scénario de neutralisation, d'effets positifs et négatifs. Nous pouvons également avancer deux autres facteurs expliquant l'absence d'effet. Les cultures peuvent présenter des contrastes atténués au moment de l'arrivée des oiseaux (cultures d'hiver encore basses et phase semis levée pour les cultures de printemps). D'autre part, les sélections à l'échelle du domaine vital et d'un paysage plus étendu ne sont pas de même nature : les oiseaux choisissent un paysage selon des clés générales (présence de cultures) puis établissent leur territoire selon des clés précises (diversité des cultures).

Ni la richesse spécifique ni l'abondance totale ne bénéficient de la diversité spatiale des cultures, sauf pour l'abondance totale en *Openfield Est*. Ce cas peut sembler étonnant. D'autres espèces que les spécialistes agricoles seraient-elles impliquées ? En *Bocage Ouest*, l'absence d'effet contraste avec l'amélioration du statut des spécialistes agricoles. Il n'y a ni production d'oiseaux supplémentaire en raison d'une meilleure qualité d'habitat, ni augmentation du nombre d'espèce.

Diversité temporelle

Même si les réponses à la diversité spatiale et temporelle ne sont pas toujours identiques, il n'y a pas de réponses manifestement opposées. Diversité spatiales et temporelles restent en effet corrélées dans une certaines mesures (chapitre III) et il n'est pas possible d'isoler leurs effets respectifs. Le contraste est néanmoins remarquable pour l'indice de spécialisation, avec une neutralité de la diversité temporelle, sauf en *Bocage Est*. Sur l'ensemble des indices, les réponses sont plus souvent absentes, ce qui contredit l'idée d'une amélioration universelle de la qualité d'habitat.

La diversité de la diversité

Nous voyons deux explications possibles à l'absence d'effet attendus, liées aux limites méthodologiques de notre étude : les diversités des cultures ne sont pas les mêmes et

n'ont donc pas le même effet ; ou bien la diversité des cultures entre en interaction avec des facteurs connus ou inconnus portés par le contexte (structures paysagères, prédateurs...). Cette dernière explication ne peut pas être prouvée. En revanche, la première explication est assez vraisemblable. En effet, des études locales ont montré que la diversité des cultures pouvait tout aussi bien être associée à une « extensification » qu'à une « intensification », exprimant un ensemble de facteurs affectant la biodiversité. Par exemple, l'irrigation habituellement considérée comme facteur d'intensification, autorise la diversification des cultures dans certaines zones de Beauce en levant les contraintes sur des cultures de printemps fortement consommatrices d'eau (Lejars et al., 2012 ; Joannon et al., 2008). L'intérêt de ce type de diversification pour l'avifaune est ambigu. Dans le cas de la perdrix grise, l'irrigation peut causer des dommages directs aux nids et est souvent associée à des parcelles dont la grande taille est en principe défavorable (Joannon et al., 2008). D'autre part, certaines cultures à forte valeur ajoutée permises par l'irrigation comme les pommes de terre ou les légumes de plein champ justifient une utilisation accrue d'intrants, et l'allongement des rotations induit peut réduire le stock de graines d'adventices et en conséquence la disponibilité de ressources alimentaires pour l'avifaune. A ce scénario de diversification « néfaste » peut être opposé un scénario de diversification « vertueuse » où elle est un outil de gestion agronomique permettant de réduire l'utilisation des pesticides de synthèse, voire de s'en passer comme en agriculture biologique. Cette diversité des systèmes de production est déconcertante, et remet en cause des idées reçues sur l'intensification agricole. C'est notamment la conclusion d'Herzog et al. (2006) qui ont constaté que l'utilisation de pesticides n'était pas corrélée en Allemagne du Nord à la faible complexité des paysages agricoles et à la spécialisation des fermes en grandes cultures. Selon ce raisonnement, les réponses différentes de l'alouette des champs en contexte *Openfield* et *Bocage* pourraient s'expliquer par des profils de diversification différents dans les deux cas.

Distinguer les différents types de diversification implique une description complète des systèmes agricoles selon les trois axes proposés par Firbank et al. (2008) Figure 2, page 23 : non seulement *large scale land use* et *landscape structure and diversity*, mais aussi les pratiques culturales. Mais cela revient à résoudre une quadrature du cercle méthodologique : rester précis dans la description des systèmes de cultures, mais sur une large étendue. Les quelques travaux menés en France dans ce domaine concernent le lien entre pratiques culturales et systèmes de culture au niveau national, mais sans spatialisation (Schmidt et al., 2010), ou bien l'organisation spatiale des systèmes de cultures à l'échelle d'une grande région, mais à la résolution grossière du canton (Mignolet et al., 2004).

IV.4. Conclusion du chapitre

Nos résultats remettent en cause l'usage du concept de « *crop suitability* » pour conclure à l'effet des cultures à l'échelle du paysage. Le changement d'échelle du champ au

paysage se traduit selon les cas par des effets attendus (maïs et diversité en *Bocage*), une dilution (nombreux cas), voir des effets contraires (colza en *Bocage Est* et proportion de cultures d'hiver).

Nous voyons rétrospectivement, a posteriori, principalement deux causes à cet état de fait. Les cadres habituels d'analyse utilisent des objets agrégés trop simples pour rendre compte de la complexité des processus et de la spécificité des contextes agronomiques (cas de la proportion des cultures d'hiver, de la diversité des cultures). D'autre part, des effets systémiques à l'échelle du paysage sont probables, à la fois du côté de l'agronomie en raison des contraintes portant sur les combinaisons de cultures, et de l'écologie avec des possibles interactions entre cultures.

Une autre conclusion importante est la prédominance des effets en contexte *Bocage*. La surface labourable y est généralement plus réduite qu'en *Openfield* (chapitre III). Cette rareté des surfaces rend la combinaison des cultures d'autant plus stratégique. En particulier, l'effet positif de la diversité des cultures pourrait y être dû à un rôle clé des systèmes céréaliers en rotation, y compris avec maïs.

Chapitre V - Modéliser et estimer les réponses aux cultures

V.1. Présentation de la démarche

Contrairement aux chapitres précédents qui se cantonnent à la connaissance de l'impact d'un seul facteur conditionnellement aux éléments fixes du paysage, nous traitons ici de l'impact de la totalité des cultures, décrites individuellement. L'approche est exploratoire et vise à prendre en compte l'influence réciproque des cultures pour répondre à la question de la forme et de l'intensité de la réponse de l'avifaune à la variation d'une culture compte tenu non seulement des éléments fixes, mais aussi des autres cultures.

Pour répondre à cette question, nous avons adopté une démarche en trois temps. La première étape a été l'identification d'un modèle pertinent, jugé selon sa capacité à mimer notre jeu de données. Nous nous sommes penchés ici sur les problèmes de la classification des cultures et de l'intégration de leurs effets dans l'espace, en comparant plusieurs hypothèses alternatives pour chacun de ces deux problèmes. Ces comparaisons n'ont pas pu être réalisées simultanément (i.e. en testant toutes les combinaisons « classification * intégration ») en raison du temps de calcul nécessaire. C'est pourquoi nous avons adopté une démarche progressive. Nous avons d'abord comparé différentes modalités de classification des cultures avec un modèle simple additif conditionnel aux éléments fixes du paysage. La modalité la plus plausible a été ensuite utilisée pour comparer différentes modalités d'intégration de l'effet des cultures. Cette démarche nous a permis finalement d'identifier un modèle plausible de réponse aux cultures. Dans un second temps, nous avons examiné le degré d'ajustement aux données et la capacité prédictive de ce modèle. Dans un dernier temps, l'examen des coefficients et des simulations sur quelques cas nous ont permis de répondre à notre question.

L'avifaune est ici utilisée comme indicatrice de l'état de santé écologique du paysage. Nous avons choisi pour ce faire de présenter simultanément nos quatre indices de biodiversité complémentaires : l'abondance des spécialistes agricoles, l'abondance totale de l'avifaune, l'indice de spécialisation de la communauté et la richesse spécifique. Les résultats obtenus sur l'abondance de l'alouette des champs et la proportion de spécialistes prairiaux sont également présentés, pour faire le lien avec les autres chapitres et d'autres résultats issus de la littérature. La procédure de sélection d'un modèle plausible de réponse aux cultures a été menée uniformément pour l'ensemble des indices et des contextes : un seul modèle a finalement été sélectionné, même si dans certaines situations un modèle alternatif aurait été légèrement supérieur.

V.2 Choix du modèle

V.2.1. Comment décrire les cultures ?

Critères de classification des cultures et difficultés afférentes

La classification fonctionnelle des cultures s'oppose à la classification structurelle, basée sur l'apparence des cultures perçue par les observateurs humains. Elle consiste à adopter le point de vue des oiseaux et à juger des cultures selon les ressources qu'elles fournissent, nourriture et sites de nidification, aux moments clés de l'hiver et de la période de reproduction. La classification fonctionnelle des cultures doit rendre les modèles espèce-habitat lisibles en termes de processus, et en améliorer la généralité (Butler & Norris, 2013).

Les connaissances obtenues à l'échelle du champ ont permis d'établir certains critères de distinction entre cultures. La distinction entre cultures d'hiver et de printemps est importante car elle conditionne la fourniture de ressources hivernales et les possibilités ultérieures de nidification. Wilson et al. (2005) insistent sur la structure du couvert comme critère intégrateur des processus écologiques affectant l'avifaune. La hauteur du couvert en est une forme simplifiée et opérationnelle utilisée dans le modèle de Eggers, et al., 2011. L'association de ressources trophiques aux cultures fournit un autre critère de distinction. Fahrig et al. (2011) proposent un exemple de clé combinant différents critères (densité du couvert, insectes, graines) correspondant aux besoins écologiques des spécialistes agricoles.

Les méthodes de classification proposées posent des problèmes pratiques, car elles nécessitent une expertise exhaustive sur tous les types d'espaces, et suffisamment détaillée pour ne pas oublier de processus importants. En pratique, la distinction des cultures peut être limitée par la disponibilité des données qui impose une agrégation des cultures en catégories imprécises (e.g. catégorie « brassica » dans la description des habitats associée au BBS).

L'attribution de caractéristiques fixes aux cultures peut sembler étrange aux agronomes dont l'activité consiste à étudier la variabilité de l'état des cultures en fonction des pratiques et des milieux. Si certains critères ne sont pas contestables, comme par exemple les périodes d'implantation des cultures, d'autres, comme l'association à des niveaux de ressources trophiques le sont beaucoup plus. Les preuves empiriques sont trop peu nombreuses et produites avec des méthodologies trop différentes pour pouvoir conclure, ou du moins estimer des distributions pour calculer des moyennes ou classer les cultures dans une large gamme de conditions techniques et pédoclimatiques (e.g. Tableau 2, page 33). D'autre part, la rapide évolution des couverts en cours de campagne peut amener les oiseaux à réviser leur jugement sur les cultures. Hiron et al. (2012) ont ainsi observé que les alouettes des champs pouvaient apprécier les céréales d'hiver en début de saison de nidification pour ensuite se reporter sur les céréales de printemps.

Un autre problème est la prise en compte de pratiques nouvelles. Ainsi, l'implantation de couverts hivernaux en interculture est de nature à brouiller la distinction entre couvert de printemps et d'hiver. Cette information n'est pas disponible dans les bases de données, et ne peut être déduite des observations des cultures réalisées en saison de nidification. Des pratiques comme les couverts associés et les cultures sous couvert sont à même de changer les caractéristiques fonctionnelles des cultures.

Comparaison des options

A partir de la base de données, nous avons opéré trois regroupements, sur la base du cycle cultural, de la famille botanique et du croisement cycle*famille.

Les regroupements par cycle et famille correspondent aux classifications utilisées par l'outil d'évaluation multicritères des systèmes de culture MASC (Craheix et al., 2011) pour le calcul d'indicateurs de biodiversité relatifs à l'entomofaune (famille botanique) et à la flore (cycle cultural). Ces indicateurs ont un sens du point de vue des spécialistes agricoles, car les insectes et les graines d'adventices constituent deux ressources alimentaires majeures. D'autre part, le cycle des cultures donne une indication sur l'état de surface des parcelles aux moments-clés de l'hiver et de la période de nidification. Les classifications de MASC ont subi deux adaptations dans notre cas :

- Cycle : les classes « semis d'automne moyennement précoce » et « semis culture d'hiver tardif » de MASC ont été regroupées car ce critère de distinction implique davantage d'information que la simple connaissance des cultures disponibles dans notre base de données, e.g. un blé d'hiver peut appartenir à l'une ou l'autre classe, selon la variété, la région, etc.
- Famille : les poacées regroupent céréales à paille et maïs. Nous avons jugé utile de séparer ces deux types de cultures qui présentent des différences morphologiques et physiologiques importantes. En définitive, la classification suit une logique de similitude de structure du couvert, selon les recommandations de Wilson et al. (2005). Les familles recoupent les types de cultures.

En croisant les deux classifications, nous obtenons un regroupement « cycle*famille » proche de grands types de cultures. A ces trois regroupements, nous avons joint la classification de départ exprimant la totalité de l'information sur les cultures disponible dans la base de données. Le Tableau 18 montre les différentes classifications testées. Les classifications par cycle et famille sont partiellement imbriquées. En effet la classification par familles porte une information sur les cycles de cultures.

Les classes « semences », « autres oléagineux », « plantes à fibre » et « riz » n'ont pas été prises en compte dans l'analyse en raison des faibles superficies en jeu, et de l'incertitude sur l'affectation de ces classes.

Tableau 18. Différentes options de classification des cultures testées. Entre parenthèses : nombre de modalités ; - : catégorie non prise en compte, en raison soit d'une occurrence trop faible ou nulle (plantes à fibre, autres oléagineux et riz), soit d'une incertitude trop importante sur la classification (e.g. semences peut correspondre à n'importe quel cycle ou famille). * : résulte de la fusion des classes de MASC « automne moyennement précoce » et « automne tardif ».

Base de données	Interprétation	Classifications			
		Pas de regroupement (15)	Cycle (4)	Famille (7)	Famille*cycle (9)
Autres céréales hiver		Autres céréales hiver	Automne*	Poacee - Céréales à paille	Céréales à paille hiver
Autres céréales printemps		Autres céréales printemps	Printemps précoce	Poacee - Céréales à paille	Céréales à paille printemps
Autres cultures industrielles	Betterave	Autres cultures industrielles	Printemps précoce	Chenopodiacee	Betterave
Blé tendre hiver		Blé tendre hiver	Automne*	Poacee - Céréales à paille	Céréales à paille hiver
Blé tendre printemps		Blé tendre printemps	Printemps précoce	Poacee- Céréales à paille	Céréales à paille printemps
Colza		Colza	Automne précoce	Brassicacee	Colza
Gel industriel	Colza	Gel industriel	Automne précoce	Brassicacee	Colza
Légumes fleurs	Pomme de terre	Légumes fleurs	Printemps tardif	Solanacee	Pomme de terre
Légumineuses grains	Lentille, vesce	Légumineuses grains	Printemps précoce	Fabacee	Protéagineux printemps
Maïs		Maïs	Printemps tardif	Poacee – Maïs	Maïs
Orge hiver		Orge hiver	Automne*	Poacee - Céréales à paille	Céréales à paille hiver
Orge printemps		Orge printemps	Printemps précoce	Poacee - Céréales à paille	Céréales à paille printemps
Plantes à fibres	Lin, chanvre textile	-	-	-	-
Protéagineux	Pois, féverolle, lupin	Protéagineux	Printemps précoce	Fabacee	Protéagineux printemps
Semences	Toutes cultures	-	-	-	-
Tournesol		Tournesol	Printemps tardif	Asteracee	Tournesol
Autres oléagineux	Lin, chanvre oléagineux	-	-	-	-
Riz		-	-	-	-

Pour chaque classification et chaque contexte, nous avons évalué les modèles sur les moyennes 2007-10 :

indice ~ autocovariable + éléments fixes + cultures

avec éléments fixes = {arboriculture, arbres agricoles, artificialisée, bosquets, chemin, herbe, îlots, interstices, route majeure, route mineure}

En raison du grand nombre de variables, nous avons gardé l'intégralité des éléments fixes et l'autocovariable pour toutes les combinaisons des différents modèles évalués. La procédure de sélection de modèle n'a donc concerné que les cultures.

Les différentes classifications donnent des résultats proches (Tableau 19). L'absence de regroupement permet de minimiser l'AICc dans le plus grand nombre de cas (18 sur 24, contre moins de 12 sur 24 pour les autres classifications). Cette solution intègre cependant un nombre de variables incompatible avec la phase ultérieure de comparaison de modèles qui implique la prise en compte d'interactions. Si on exclut l'absence de regroupement, les trois autres classifications présentent des performances quasiment identiques. Nous avons en conséquence choisi d'utiliser dans les phases suivantes le regroupement « famille*cycle », qui a en outre l'avantage d'une meilleure lisibilité agronomique.

Tableau 19. AICc des meilleurs modèles sélectionnés pour chaque classification des cultures. Gras : AICc minimale (+-2) classification « pas de regroupement » exclue ; souligné : AICc minimale (+-2) classification « pas de regroupement » incluse.

		Ab. Alouet.	Prop. prair.	Ab. Spécial.	Ab. totale	Ind spec.	Richesse
<i>Openfield Est</i>	Pas de regroupement	788.5	-183.6	936.5	<u>1227.6</u>	-205.5	<u>718.4</u>
	Cycle	<u>785.0</u>	<u>-186.0</u>	<u>932.8</u>	<u>1227.6</u>	<u>-212.8</u>	733.8
	Famille	<u>786.1</u>	<u>-184.2</u>	936.1	<u>1227.6</u>	<u>-211.4</u>	722.3
	Famille*cycle	788.9	-181.4	936.9	<u>1227.6</u>	-209.6	722.3
<i>Openfield Ouest</i>	Pas de regroupement	<u>940.6</u>	-141.5	<u>1220.9</u>	<u>1675.2</u>	<u>-253.0</u>	<u>986.7</u>
	Cycle	942.9	<u>-143.3</u>	1226.9	1681.2	<u>-246.0</u>	<u>984.7</u>
	Famille	943.4	<u>-144.7</u>	<u>1222.3</u>	1679.8	<u>-247.0</u>	987.2
	Famille*cycle	942.5	<u>-143.3</u>	<u>1221.5</u>	1679.8	-244.6	987.1
<i>Bocage Est</i>	Pas de regroupement	<u>674.4</u>	<u>-137.6</u>	<u>1090.1</u>	<u>1554.1</u>	<u>-320.5</u>	<u>842.6</u>
	Cycle	680.2	<u>-135.0</u>	1094.3	1558.7	<u>-318.5</u>	859.1
	Famille	677.9	<u>-135.9</u>	<u>1091.1</u>	1557.1	<u>-318.7</u>	846.0
	Famille*cycle	676.8	<u>-135.5</u>	<u>1091.3</u>	1557.1	<u>-318.5</u>	845.2
<i>Bocage Ouest</i>	Pas de regroupement	<u>550.1</u>	<u>-51.2</u>	827.2	<u>1206.7</u>	<u>-183.7</u>	<u>705.2</u>
	Cycle	552.7	<u>-51.9</u>	<u>825.0</u>	1208.8	<u>-181.5</u>	<u>706.8</u>
	Famille	556.6	-49.0	833.6	<u>1206.7</u>	<u>-182.3</u>	<u>707.0</u>
	Famille*cycle	554.0	<u>-50.7</u>	828.1	<u>1206.7</u>	<u>-182.3</u>	<u>706.8</u>

V.2.2. Comment intégrer l'effet des cultures au sein de la mosaïque de cultures ?

Options pour les méthodes d'intégration de l'effet des cultures

Une première méthode d'intégration de l'effet des cultures consiste à faire l'hypothèse d'effets additifs. Pour une espèce donnée, la qualité du paysage, mesurable par exemple par l'abondance de l'espèce, sera proportionnelle à la quantité de chaque culture au prorata de sa valeur comme habitat. En prenant comme exemple un paysage composé uniquement de deux cultures de surface S_A et S_B , cela peut être traduit par le modèle :

$$\text{Abondance} = \alpha * S_A + \beta * S_B \text{ eq.(1)}$$

avec $S_A + S_B = \text{constante}$

A ce concept d'invariance d'échelle, l'écologie du paysage en oppose un autre basé sur les effets de l'hétérogénéité des tâches d'habitats composant le paysage causé par les processus écologiques décrits par Dunning et al. (1992) (cf. chapitre I). L'hétérogénéité du paysage peut être mesurée par des variables de composition, e.g. un indice de Shannon reflétant le nombre et l'équitabilité des habitats (cultures), et des variables de configuration intégrant la géométrie des tâches d'habitats (parcelles) et leur agencement réciproque. En écologie du paysage, ces variables sont habituellement intégrées aux modèles comme facteurs à part entière. En reprenant notre paysage à deux cultures, ce mode de représentation aboutit par exemple au modèle :

$$\text{Abondance} = \alpha * S_A + \beta * S_B + \gamma * \text{Shannon} \text{ eq.(2)}$$

avec $S_A + S_B = \text{constante}$,

$$\text{et Shannon} = - \left(\frac{S_A}{(S_A + S_B)} * \log_2 \left(\frac{S_A}{(S_A + S_B)} \right) + \frac{S_B}{(S_A + S_B)} * \log_2 \left(\frac{S_B}{(S_A + S_B)} \right) \right)$$

L'intégration de l'effet des cultures est possible également par l'introduction d'interactions. Ce type de représentation a par exemple été mise en œuvre par (Brotons et al., 2005) pour mettre en évidence un processus de complémentarité chez l'alouette des champs en zones mixant steppe et prairies. Nous obtenons dans ce cas l'équation suivante :

$$\text{Abondance} = \alpha * S_A + \beta * S_B + \gamma * S_A * S_B \text{ eq.(3)}$$

avec $S_A + S_B = \text{constante}$

Selon l'interprétation des coefficients, l'interaction peut se lire de deux manières :

1) comme processus dépendant uniquement du comportement des oiseaux qui pourront profiter ou pas des ressources environnantes selon leurs capacités. C'est une interprétation classique (Wiens et al., 1993) qui considère implicitement stables les caractéristiques fonctionnelles des habitats.

2) comme processus affectant les caractéristiques fonctionnelles des cultures. En effet l'équation précédente peut aussi s'écrire sous la forme :

$$\text{Abondance} = \left(\alpha + \left(\frac{\gamma}{2} \right) * S_B \right) * S_A + \left(\beta + \left(\frac{\gamma}{2} \right) * S_A \right) * S_B$$

Si l'on interprète les coefficients comme grandeur proportionnelle au rôle fonctionnel des cultures, cette équation fait dépendre la valeur d'une culture de sa valeur intrinsèque additionnée d'un « bonus » ou « malus » proportionnel à la surface de la culture complémentaire. Cette idée est familière en agronomie avec les concepts ou les synergies entre cultures qui peuvent s'exprimer dans l'espace (régulation de flux de matières, d'organismes ou de propagules), mais aussi dans le temps (« effets précédents »).

Les trois modèles décrits ci-dessus sont représentés graphiquement par la Figure 18.

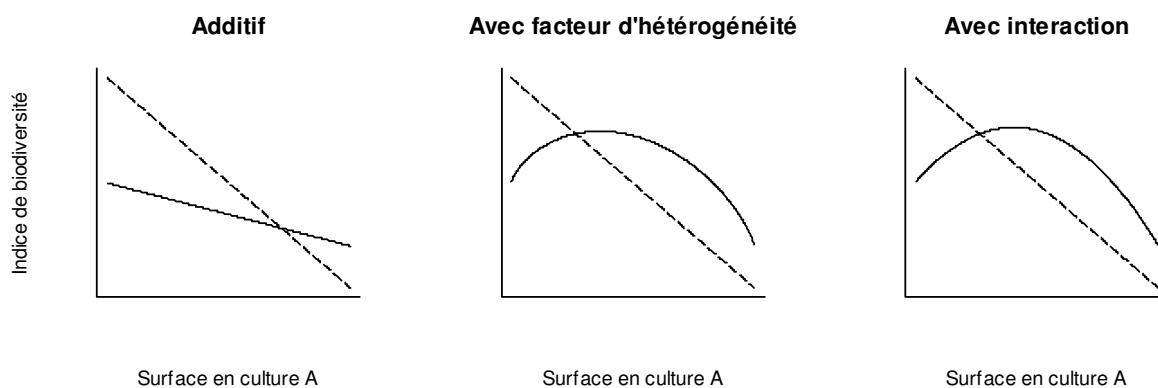


Figure 18. Simulations numériques des modèles correspondant aux équations (1) (2) (3). Pointillés : surface en culture B. La culture A est moins favorable que la culture B et l'hétérogénéité des cultures est favorable.

Le modèle additif est probablement le plus faux des trois, mais il présente l'énorme avantage de la simplicité, ce qui explique son succès (e.g. les Surfaces d'Intérêt Ecologiques, SIE, imposées par la PAC n'ont pas à être localisées intelligemment, seule leur quantité totale compte). Le modèle additif corrigé est largement employé en écologie du paysage. Il sous-tend la mesure de diversification des assolements au titre de la conditionnalité des aides PAC : la nature des cultures importe peu, l'essentiel étant qu'elles soient différentes. Le modèle avec interactions est employé à l'occasion pour répondre à des questions spécifiques dans le domaine de la recherche, comme indiqué plus haut.

Comparaison des options

Suivant l'analyse développée plus haut, nous avons comparé plusieurs modèles. Nous avons d'abord considéré comme témoin, pour évaluer l'effet de la prise en compte des cultures, un modèle simple (M_{land}) faisant dépendre les indices de biodiversité des éléments fixes du paysage dont la surface labourable et de l'autocovariable prenant en compte l'autocorrélation spatiale. Dans les modèles prenant en compte explicitement les cultures, l'autocovariable et les éléments fixes sont conservés, mais la surface labourable est remplacée par les surfaces des différentes cultures. Nous avons repris les trois possibilités exposées plus haut : la première fait l'hypothèse d'un effet additif des cultures (M_{add}). La seconde fait l'hypothèse d'un effet additif corrigé par l'ajout d'un terme de diversité spatiale des cultures ($M_{add'}$). Ce terme est un indice de Shannon. La troisième possibilité fait l'hypothèse d'interactions entre cultures (M_{int}).

Comme indiqué dans le chapitre III, à chaque modèle correspond un set de variables candidates, et notre méthode implique d'estimer les modèles résultant de toutes les combinaisons possibles de variables pour chacun des sets, soit 2^n combinaisons, n étant le nombre de variables. En raison des contraintes de temps de calcul, nous avons pris uniquement en compte les interactions entre cultures et céréales à paille d'hiver pour les modèles M_{int} . D'autre part, nous avons gardé l'intégralité des éléments fixes et l'autocovariable pour toutes les combinaisons des différents modèles évalués. Le Tableau 20 détaille les sets de variables intégrées dans chaque modèle.

Le Tableau 21 montre que la prise en compte des cultures en lieu et place de la surface labourable est favorable ou neutre, sauf dans trois cas où le modèle avec les seuls éléments fixes est clairement supérieur : abondance de l'alouette des champs et des spécialistes agricoles, et proportion de spécialistes prairiaux en *Openfield Est*. Dans tous les autres cas, le modèle avec interaction est supérieur ou équivalent aux modèles alternatifs. De même, si nous restreignons la comparaison aux modèles $M_{add'}$ et M_{int} qui figurent deux possibilités de prise en compte de la diversité des cultures, nous constatons que les interactions apportent un gain supérieur ou égal à l'indice de Shannon dans tous les cas.

Pour la suite des analyses, nous utiliserons le modèle avec interactions M_{int} , sauf dans les trois cas cités plus haut où les effets des différentes cultures seront considérés comme nuls.

Tableau 20. Sets de variables correspondant aux modèles testés pour comparer les modes d'intégration de l'effet des cultures. x : variable incluse d'office dans toutes les comparaisons. (x) : variable non incluse d'office. * somme des surfaces des cultures annuelles listées en seconde partie du tableau. M_{land} : modèle sans détail des cultures ; M_{add} : modèle avec cultures ; M_{add'} : modèle avec cultures et indice de diversité de Shannon ; M_{int} : modèle avec cultures et interactions entre cultures.

	M _{land}	M _{add}	M _{add'}	M _{int}
Autocovariable	x	x	x	x
Arbo	x	x	x	x
Arbres agricoles	x	x	x	x
Artificialisée	x	x	x	x
Bosquets	x	x	x	x
Chemin	x	x	x	x
Herbe	x	x	x	x
Îlots	x	x	x	x
Interstices	x	x	x	x
Route majeure	x	x	x	x
Route mineure	x	x	x	x
Surface labourable*	x			
Betteraves		(x)	(x)	(x)
Colza		(x)	(x)	(x)
Pommes de terre		(x)	(x)	(x)
Protéagineux		(x)	(x)	(x)
Maïs		(x)	(x)	(x)
Céréales hiver		(x)	(x)	(x)
Céréales printemps		(x)	(x)	(x)
Tournesol		(x)	(x)	(x)
Indice de Shannon de diversité des cultures			(x)	
Betteraves:céréales hiver				(x)
Colza:céréales hiver				(x)
Pommes de terre:céréales hiver				(x)
Protéagineux:céréales hiver				(x)
Maïs:céréales hiver				(x)
Céréales de printemps:céréales hiver				(x)
Tournesol:céréales hiver				(x)

Tableau 21. Comparaison des modèles alternatifs d'intégration de l'effet des cultures sur les indices de biodiversité aviaire. Gras : AICc minimum (+-2). Souligné : AICc minimum (+-2) uniquement entre $M_{add'}$ et M_{int} . M_{land} : modèle sans détail des cultures ; M_{add} : modèle avec cultures ; $M_{add'}$: modèle avec cultures et indice de diversité de Shannon ; M_{int} : modèle avec cultures et interactions entre cultures.

		Ab. Alouet.	Prop. prairiaux	Ab. Spécial.	Ab. Totale	Ind spec.	Richesse
<i>Openfield Est</i>	M_{land}	778.5	-189.8	928.9	1229.0	-185.9	734.3
	M_{add}	788.9	-181.4	936.9	1227.6	-209.6	722.3
	$M_{add'}$	786.2	-181.4	936.9	1227.6	-209.6	715.8
	M_{int}	<u>782.6</u>	<u>-184.3</u>	<u>934.7</u>	1227.6	-222.5	713.2
<i>Openfield Ouest</i>	M_{land}	943.9	-139.9	1226.0	1683.5	-248.3	984.2
	M_{add}	942.5	-143.3	1221.5	1679.8	-244.6	987.1
	$M_{add'}$	<u>942.5</u>	-144.5	1221.5	1679.2	-244.6	987.1
	M_{int}	942.5	-146.6	1218.5	1675.4	-246.5	984.5
<i>Bocage Est</i>	M_{land}	702.2	-133.4	1114.8	1560.6	-316.8	861.1
	M_{add}	676.8	-135.5	1091.3	1557.1	-318.5	845.2
	$M_{add'}$	676.8	-135.5	<u>1091.3</u>	<u>1557.1</u>	-318.5	845.2
	M_{int}	669.2	-139.2	1089.4	1557.1	-318.5	845.2
<i>Bocage Ouest</i>	M_{land}	564.7	-38.9	838.9	1213.0	-179.4	711.9
	M_{add}	554.0	-50.7	828.1	1206.7	-182.3	706.8
	$M_{add'}$	<u>554.0</u>	<u>-50.7</u>	<u>828.1</u>	<u>1206.1</u>	-183.3	704.4
	M_{int}	552.9	-51.5	826.7	1206.1	-182.3	701.6

V.3. Performances du modèle retenu

Pour étudier les performances du modèle M_{int} choisi à l'issue des étapes précédentes, nous avons calculé la corrélation entre réponses prédites et observées, qui indique la qualité de l'ajustement. Cet indicateur présente l'inconvénient d'être d'autant plus élevé que le nombre de variables est important. Nous avons réalisé d'autre part une validation croisée « *leave one-out* » dans le cas de l'abondance des spécialistes agricoles pris comme exemple, pour estimer la capacité prédictive de ce modèle sur de nouvelles observations, en utilisant comme critère le biais relatif : $|(valeur\ observée - valeur\ prédite)/valeur\ prédite|$.

Le Tableau 22 présente les corrélations pour les meilleurs modèles avec interactions M_{int} , comprenant au plus 25 variables. Elles sont logiquement plus importantes pour les abondances de l'alouette des champs et des spécialistes agricoles que pour l'abondance totale, ces espèces étant plus sensibles à la gestion des espaces agricoles. Les corrélations sont plus élevées pour l'indice de spécialisation que pour la richesse spécifique.

Tableau 22. Corrélations entre prédictions et observations pour les modèles M_{int} avec interactions, pour chaque indice de biodiversité aviaire.

Indice	<i>Openfield Est</i>	<i>Openfield Ouest</i>	<i>Bocage Est</i>	<i>Bocage Ouest</i>
Ab. alouettes	0.79	0.65	0.75	0.86
Prop. prairiaux	0.78	0.69	0.76	0.58
Ab. spécialistes	0.86	0.69	0.72	0.74
Ab. totale	0.56	0.67	0.53	0.65
Richesse	0.76	0.49	0.68	0.67
Spécialisation de la communauté	0.88	0.79	0.71	0.74

La capacité prédictive des modèles est modeste, comme le montrent les fréquences cumulées des erreurs de prédiction estimées par les biais relatifs (Figure 19). La distribution des erreurs est dissymétrique : la plupart des carrés sont correctement prédits (73% des carrés ont un biais inférieur à 50% en *Openfield Est*, 71% en *Bocage Est* et 66% en *Bocage Ouest*), mais un faible nombre présentent des erreurs de prédiction parfois très importantes.

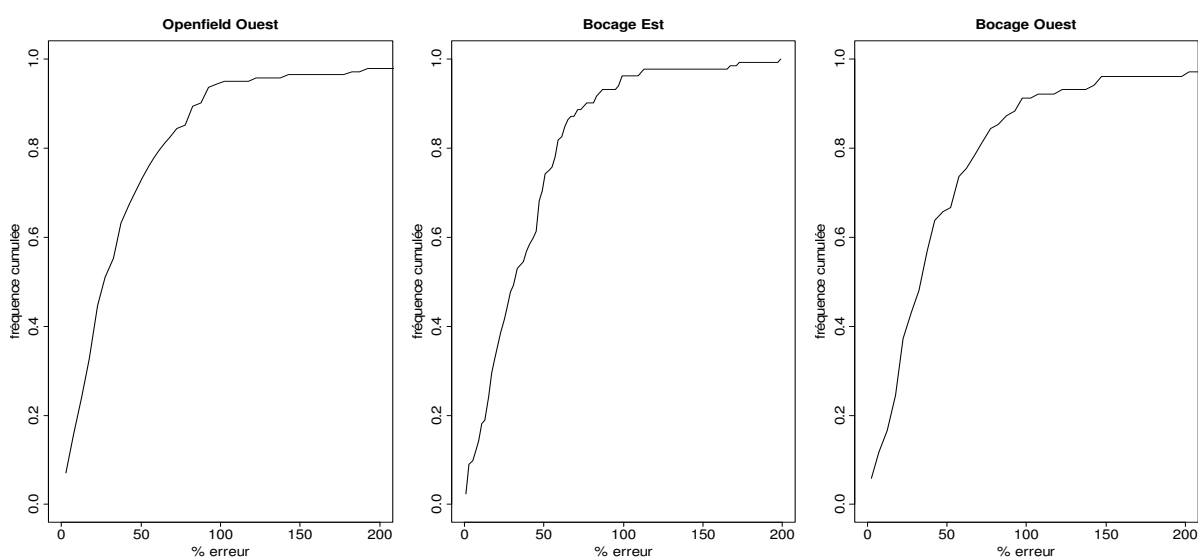


Figure 19. Résultats de validation croisée « leave one-out » des modèles M_{int} pour l'abondance des spécialistes agricoles. L'erreur est estimée par le biais relatif. Lecture : en Openfield Ouest, 73% des prédictions présentent un biais relatif inférieur à 50%.

V.4. Réponses à des scénarios de substitution de cultures

Nous avons estimé les coefficients des modèles M_{int} par *model averaging*. Le Tableau 23 présente ces coefficients en précisant si leur intervalle de confiance inclut 0, auquel cas nous les considérerons comme négligeables. Ces résultats doivent toutefois être interprétés avec prudence, car les corrélations entre variables sont potentiellement source d'instabilité dans l'estimation des coefficients. Nous pouvons observer quelques motifs caractéristiques pour les éléments fixes et les cultures.

Nous avons vu dans le chapitre III que l'abondance des alouettes de champs, des spécialistes agricoles, et l'indice de spécialisation, formaient un groupe de variables corrélées. Nos modèles en rendent compte avec des réponses globalement cohérentes : nous constatons un effet négatif des éléments arborés en zone agricole (arbres agricoles et nombre de bosquets). Les effets des cultures sont logiquement plus souvent positifs que négatifs, et les interactions variées en termes de cultures impliquées et de signes. Les coefficients des cultures plus rares (betteraves et pommes de terre) peuvent être relativement élevées, mais sont assez mal estimés (larges intervalles de confiance). La proportion de spécialistes prairiaux suit des réponses globalement inverses à celles des trois indices cités plus haut, aussi bien pour les éléments fixes que pour les cultures. En revanche, les réponses de l'abondance totale et de la richesse spécifique ne suivent pas de schémas déterminés.

Nous remarquons des réponses déconcertantes, comme celles positives de l'indice de spécialisation aux surfaces artificialisées dans les contextes *Opendfield Ouest* et *Bocage Est*. Ces surfaces sont en effet en principe signe de fragmentation des habitats, défavorable aux spécialistes.

Tableau 23. Estimation des coefficients de régression pour les modèles synchroniques avec interactions (M_{int}). Les coefficients sont estimés par *model averaging*. Gras : l'intervalle de confiance ne contient pas 0, i.e. une valeur non nulle du coefficient est plausible. Vide : variable non sélectionnée. Grisé : le modèle avec les seuls éléments fixes est supérieur. OE : *Openfield Est* ; OO : *Openfield Ouest*; BE : *Bocage Est*; BO : *Bocage Ouest*.

Variable	Ab. Alouette des champs				Prop. prairiaux				Ab. spécialistes agricoles				Ab. totale				Richesse spécifique				Indice de spécialisation			
	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO
Autocovariable		0.016	0.199	0.088		-0.034	0.888	1.183		0.017	0.026	0.028	0.005	0.003	0.001	0.003	-0.005	0.551	0.920	0.936	-0.100	0.486	0.515	1.105
Arboriculture		-0.002	0.035	0.053		0.001	-0.013	-0.004		0.004	0.034	0.025	-0.013	0.001	0.026	-0.002	-0.178	0.004	0.339	-0.021	-0.000	-0.000	0.001	-0.005
Arbres agricoles		-0.014	-0.022	-0.012		0.004	0.002	0.002		-0.010	-0.007	-0.007	-0.003	-0.001	-0.001	-0.000	0.059	0.065	-0.087	-0.046	-0.003	-0.004	-0.001	-0.001
Artificialisée		-0.000	-0.007	0.004		-0.001	-0.000	-0.002		0.004	-0.003	0.003	0.004	0.003	0.003	0.001	0.034	0.017	-0.051	0.049	0.001	0.002	0.001	0.002
Bosquets		-0.004	-0.004	-0.005		0.001	0.000	0.001		-0.002	-0.002	-0.001	0.002	0.001	-0.000	0.000	0.066	0.015	-0.004	-0.005	0.000	-0.001	-0.000	-0.000
Chemin		-0.000	-0.000	-0.000		0.000	0.000	0.000		-0.000	-0.000	-0.000	0.000	-0.000	-0.000	0.000	-0.000	0.000	-0.000	0.000	0.000	-0.000	-0.000	-0.000
Herbe		-0.001	-0.002	0.008		0.001	0.000	-0.000		0.002	0.000	0.003	0.001	0.000	-0.001	0.004	0.042	-0.025	-0.052	0.027	0.001	-0.000	0.000	0.001
Ilots		-0.000	0.007	0.005		-0.000	-0.000	-0.001		0.002	0.004	0.000	-0.000	-0.002	-0.004	-0.002	0.018	-0.061	-0.076	0.008	0.000	-0.000	0.001	-0.000
Interstices		0.002	0.004	-0.001		-0.002	-0.002	-0.002		0.004	0.003	-0.000	0.002	0.003	0.005	0.000	-0.021	-0.031	0.115	0.034	0.001	0.001	0.001	0.001
Route majeure		0.000	-0.000	0.000		-0.000	-0.000	-0.000		0.000	-0.000	0.000	-0.000	0.000	0.000	0.000	-0.000	0.000	-0.000	0.001	-0.000	-0.000	-0.000	0.000
Route mineure		0.000	0.000	-0.000		0.000	-0.000	0.000		-0.000	0.000	-0.000	0.000	-0.000	-0.000	0.000	0.000	-0.000	-0.000	0.000	0.000	-0.000	0.000	-0.000
Betterave				0.609		-0.012	-0.019	-0.106			-0.495	0.369			-0.034	0.032	0.100	-0.392	2.691		-0.003		0.007	0.051
Colza				0.031				-0.010		0.004	0.009	0.016			0.003	0.015	0.004		0.042		0.176		-0.003	
Pommes de terre		-0.002		0.019			-0.194	-0.004			0.798				-0.001	0.086	0.091	-0.038	-2.292		0.002			
Protéagineux				0.130		-0.005		-0.008		0.053		0.049	0.005	0.031		0.002	0.335			-1.533				
Maïs		0.002	-0.063	-0.007			0.006			0.007	-0.019		-0.000		-0.002	0.004	-0.030	0.016	-0.119		0.001		-0.000	
Céréales hiver		0.004	-0.000	0.010		-0.002	-0.000	0.002		0.005	0.005	-0.002		-0.001	0.001	0.001	0.033	-0.019	-0.033	-0.058	0.001	0.000	0.000	
Céréales printemps			-0.019	0.164				-0.022				0.068				-0.010	0.332		-0.200		0.002	0.001	0.001	
Tournesol		0.005					-0.005			0.007		0.021		-0.002	-0.006	0.025	0.303	0.308		0.807	0.003	0.001		0.002
Betterave:céréales h.						0.000					0.015			0.000	0.009		-0.003	0.003			0.000			
Colza:céréales h.											-0.000				-0.000							0.000		
Pommes de terre:céréales h.		-0.000					0.005				-0.022				-0.016									
Protéagineux:céréales h.				-0.002		0.000				-0.000				-0.000		0.001				0.022				
Maïs:céréales h.			0.001				-0.000			-0.000	0.000							-0.001			-0.000			
Céréales p.:céréales h.				-0.001				0.000				-0.001			0.000		-0.002		0.004					
Tournesol:céréales h.										-0.000		-0.001				-0.000	-0.003	-0.003		-0.009				

En raison de l'effet combiné des cultures et de leurs interactions, de tels modèles impliquent des réponses de l'avifaune complexes. Nous avons donc complété l'examen des coefficients avec des simulations illustrant l'influence des cultures. Les réponses sont susceptibles de varier selon les assolements initiaux. Un scénario de remplacement d'une culture par une autre, simulé sur deux carrés différents, pourrait ainsi produire des réponses différentes. Nous avons choisi pour cette raison de travailler sur notre échantillon de carrés, dont nous estimons qu'ils représentent une bonne diversité des conditions agricoles en métropole. Nous avons appliqué les modèles sur l'ensemble des carrés de notre échantillon et par contexte, pour tester des scénarios d'augmentation du colza ou du maïs de 20 ha au détriment des céréales d'hiver, ci-après scénarios « colza » et « maïs ». Ces deux cultures présentent l'avantage de présenter une gamme de variation suffisante dans notre base de données, pour l'estimation des modèles. Nous avons d'autre part testé un scénario supplémentaire incluant des éléments fixes, pour comparer l'influence (i.e. taille d'effet) de ces derniers et des cultures : augmentation des arbres en zone agricole de 20 ha au détriment des céréales d'hiver, ci-après scénario « arbres ». Pour les cas où le modèle avec les seuls éléments fixes (M_{land}) s'est avéré supérieur (abondance des alouettes des champs, de spécialistes agricoles et proportion de spécialistes prairiaux en *Openfield Est*), l'effet de la substitution de cultures est considéré nul, ou bien, dans le cas du scénarios « arbres », nous avons utilisé le modèle M_{land} en considérant que l'augmentation de la surface en arbres se faisait au détriment de la surface labourable.

Les résultats sont présentés sous forme de graphiques radars montrant les évolutions relatives de nos indices de biodiversité aviaire. Ces scénarios ont une vocation exploratoire. L'objectif n'est pas de statuer sur l'impact de certaines cultures, mais d'explorer comment le modèle réagit et d'estimer des tailles d'effet. Nous avons retenu pour cette analyse les carrés contenant plus de 20 ha de céréales d'hiver, afin d'éviter des surfaces négatives à l'issue des substitutions de cultures. Les modèles étant appliqués sur un échantillon de carrés, les résultats sont exprimés en valeur de réponses médianes, avec examen des distributions dans le cas de la réponse de l'abondance des spécialistes agricoles au scénario « colza », pris comme exemple. Des sorties graphiques permettent de visualiser la forme des réponses entre 0 et 20 ha pour ce même scénario et l'ensemble des indices.

La Figure 20 donne les valeurs médianes des réponses obtenues avec nos trois scénarios. Les abondances de l'alouette des champs et des spécialistes agricoles sont les indices qui réagissent le plus, suivis par la proportion de spécialistes prairiaux. Les autres indices montrent des réponses nulles ou minimales. Les réponses les plus vives sont observées en contextes *Bocage*.

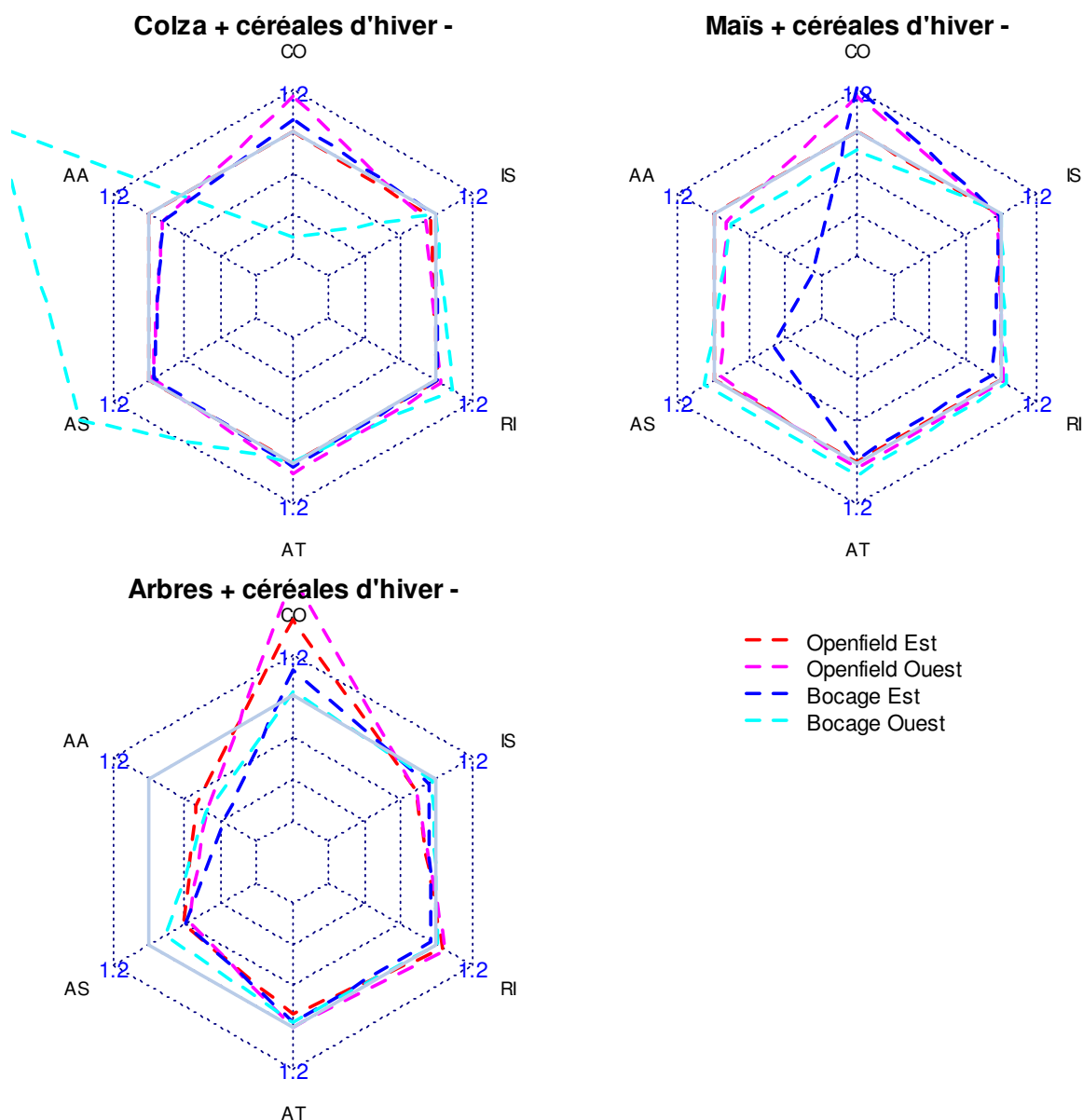


Figure 20. Réponses médianes des indices de biodiversité aviaire à trois scénarios d'évolution des surfaces cultivées appliqués à l'ensemble des carrés STOC : augmentation de 20 ha du colza du maïs ou des arbres au détriment des céréales d'hiver. AA : abondance de l'alouette des champs, AS : abondance des spécialistes agricoles, AT : abondance totale, CO : proportion de spécialistes prairiaux, IS : indice de spécialisation de la communauté, RI : richesse spécifique. L'hexagone gris représente la situation initiale (base 1). Pour les cas de l'abondance de l'alouette des champs, des spécialistes agricoles et de la proportion de spécialistes prairiaux en *Openfield Est*, l'effet de la substitution de culture a été considéré nul, ou bien les céréales à paille ont été remplacées par la surface labourable.

Si l'on observe ces tendances médianes, on observe une réponse positive de l'alouette des champs et des spécialistes agricoles au scénario « colza » en *Bocage Ouest* (respectivement +86% et +38%), et négative au scénario « maïs » en *Bocage Est* (respectivement -56% et -33%). Le scénario « arbres » montre quant à lui un effet dépressif sur les abondances de l'alouette de champs et des spécialistes agricoles, quel

que soit le contexte (respectivement et au pire -42% et -22%), et dans une moindre mesure sur l'indice de spécialisation (au pire -12%). Cet effet dépressif est logiquement accompagné d'un accroissement de la proportion de spécialistes prairaux (entre 1 et 57%). Le scénario « maïs » présente globalement le même profil de réponse en *Bocage Ouest* que le scénario « arbres ».

Les scénarios « maïs » et « colza » pour l'alouette des champs peuvent être rapprochés des résultats obtenus précédemment (chapitre IV) ou nous n'avons estimé que l'effet des cultures prises individuellement. Les réponses sont globalement cohérentes, c'est-à-dire sans opposition de signe. Les tailles d'effets peuvent sembler importantes, mais elles sont exprimées ici en valeurs relatives, ce qui exacerbe les réponses en *Bocage* compte tenu de la faiblesse des effectifs, en particulier pour l'alouette des champs.

La Figure 21 illustre la forme des réponses au scénario « colza » dans le cas de l'abondance des spécialistes agricoles. L'effet des interactions négatives apparaît au travers des formes légèrement concaves. En pratique les relations sont quasiment linéaires.

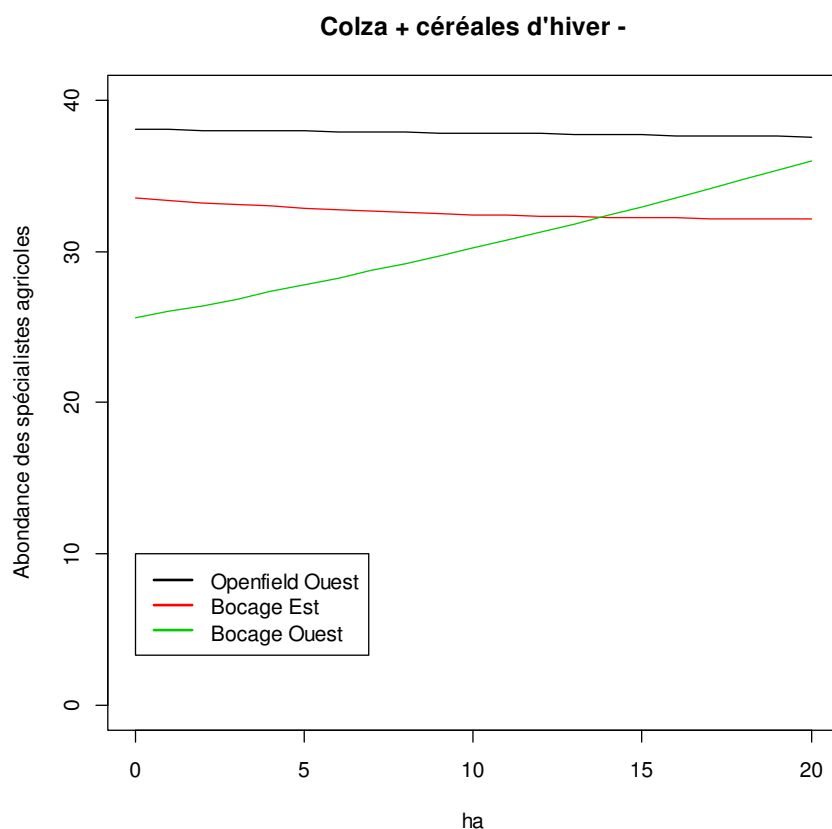


Figure 21. Simulations des réponses de l'abondance des spécialistes agricoles au scénario « colza » réalisées avec le modèle M_{int} sur des carrés moyens représentant chaque contexte. Une surface de x ha correspond à x ha de colza en plus et x ha de céréales d'hiver en moins par rapport à la situation de référence (0 ha).

Les distributions des réponses (Figure 22) sont caractérisées par des queues longues, constituées de résultats de simulation manifestement aberrants, i.e. le scénario appliqué réellement sur ces carrés donnerait des résultats très probablement atténués. Ces résultats résultent du jeu des interactions sur des carrés probablement atypiques. Les variations de +/- 20 ha sont probablement inadaptées sur les carrés pauvres en cultures. Nonobstant ces cas, la Figure 22 montre clairement que les réponses sont variables non seulement selon les contextes, mais aussi au sein de chaque contexte. Autrement dit, les réponses dépendent de l'assolement de départ, avec de possibles inversions, notamment dans le cas *Openfield Ouest*, où les réponses peuvent être négatives ou positives.

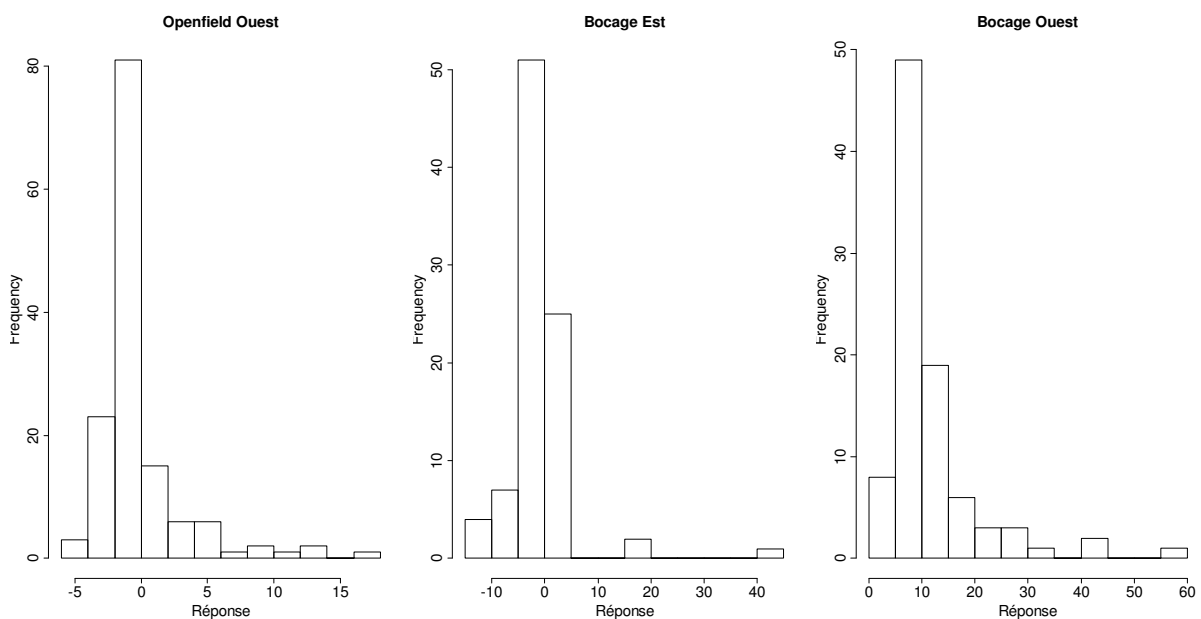


Figure 22. Distribution des réponses au scénario « colza » avec le modèle M_{int} , dans le cas de l'abondance des spécialistes agricoles. Les réponses sont exprimées en nombre d'oiseaux.

V.5. Discussion

V.5.1. Choix d'un modèle

Nos résultats sur le choix d'un modèle sont intéressants dans un contexte de prédiction. Les résultats suggèrent qu'il convient dans ce cas d'utiliser la meilleure résolution thématique disponible plutôt que se baser sur des classifications fonctionnelles disponibles a priori. Cette conclusion contredit l'opinion de Fahrig, et al. (2011) et Butler & Norris (2013) qui conseillent d'opérer des regroupements, en se basant sur des arguments théoriques sans toutefois comparer différentes options. Nos résultats sont d'autant plus étonnants que les groupes cultures du RPG correspondent à une réalité administrative parfois assez éloignée des désignations usuelles des cultures. Les oiseaux ne sont pas censés connaître les arcanes de la Politique Agricole Commune. Nous en

concluons que les groupes du RPG portent des différences subtiles au-delà de notre compréhension du moment. Les connaissances de terrain sont insuffisantes, ou trop peu accessibles, pour en rendre compte. L'explication de ce résultat pourrait résider dans des corrélations cachées entre certaines classes du RPG et des facteurs non contrôlés affectant l'avifaune. En effet, les classifications fonctionnelles sont basées sur des critères simples (hauteur, couverture du sol, cycle) qui n'ont pas nécessairement de lien avec certaines pratiques culturelles importantes associées aux cultures. Par exemple, un pois pourra être assimilé à une pomme de terre, sans considération des opérations de binage, voire de l'irrigation qui ont potentiellement un impact sur les oiseaux nicheurs. Ou alors il faut admettre que les classes PAC rendent compte d'effets biologiques réels liés au critère fonctionnel recherché, mais que les études préalables n'ont pas détecté ou ont mal estimé. Par exemple, Fahrig et al. (2011) qualifient le colza de « court », et le classent avec le blé en opposition au maïs et au tournesol, ce qui est assez déconcertant. Les propositions de classifications proposées par Fahrig et al. (2011) et Butler & Norris (2013) sont probablement trop grossières pour figurer l'ensemble des processus reliant avifaune et cultures. Elles ne correspondent pas à la richesse des connaissances de terrain. Cet avis rejoint la critique de Siriwardena et al. (2014) dans leurs commentaires de Butler & Norris (2013).

Nous avons montré l'intérêt de prendre en compte dans les modèles prédictifs non seulement les cultures, ce qui rejoint la conclusion de Siriwardena et al. (2012), mais aussi leurs interactions. Cette conclusion est toutefois davantage valable en *Bocage* qu'en *Openfield*, où le modèle prenant simplement en compte la surface labourable s'avère supérieur pour l'abondance des alouettes de champs des spécialistes agricole et de la proportion de spécialistes prairiaux. Dans les modèles avec interactions, ces dernières remplacent avantageusement un facteur d'hétérogénéité des cultures comme l'indice de Shannon. C'est un point de vue empirique. Mais une base biologique est plausible. Nous avons vu plus haut que les modèles avec interactions pouvaient être interprétés de deux façons.

La première stipule que la valeur des cultures comme habitat est stable, et que les interactions entre cultures résultent du comportement des oiseaux qui, selon leur capacité de déplacement, seront aptes ou pas à profiter de la complémentarité entre cultures.

La seconde interprétation stipule que la valeur elle-même de la culture comme habitat peut être modifiée par la proximité des cultures environnantes. Il faut considérer dans notre cas non seulement la proximité spatiale, mais aussi, dans une certaine mesure, la proximité temporelle au sein du système de culture. En effet, nous avons travaillé sur des surfaces moyennes sur la période 2007-2010, et la diversité spatiale des cultures est liée, quoique modestement, à la diversité temporelle. A notre connaissance, le seul cas de synergie de ce type entre cultures dans le cas des oiseaux a été relevé par Shrubbs

(1988), à propos de l'effet précédent du colza sur le blé qui le suit, du point de vue des vanneaux huppés (§ IV.3).

Cette interprétation en termes de « valeur variable » est compatible avec les difficultés à établir des valeurs moyennes de niveau de ressources par culture pour les modèles de déplétion relevées par exemple par Butler et al. (2010). Elle pose cependant un problème conceptuel : la valeur des habitats est-elle modifiée à cause de la diversité des cultures, ou bien la diversité des cultures est-elle l'indice d'autres facteurs modifiant la valeur des habitats ? L'exemple donné par Shrubbs (1988) montre que ce n'est pas le colza en lui-même qui modifie la valeur du blé qui le suit, mais le système de production local du Sussex qui associe cultures et élevage et implique l'épandage de fumier après colza. Cet exemple montre que la diversité des cultures ne peut pas être isolée facilement des pratiques qui lui sont associées.

Au final, nous obtenons un modèle dont l'ajustement aux données est élevé. A titre de comparaison, Siriwardena et al. (2012) ont obtenu sur un dispositif similaire à l'échelle de 1 km² une corrélation de 0.51 pour l'alouette des champs avec un modèle complet sans interaction, intégrant l'ensemble des variables disponibles décrivant les éléments fixes et les cultures (31 variables pour 686 observations). Leur but était de contribuer à l'amélioration des modèles prédictifs. En appliquant le modèle complet sans interaction M_{add} à la même espèce sur l'ensemble des contextes pour obtenir un nombre de degrés de liberté similaire (18 variables pour 484 observations), nous obtenons une corrélation de 0.75. Une telle différence peut être due à une meilleure description des paysages. En effet, Siriwardena et al. (2012) ont décrit les cultures, les éléments arborés et les voies de communication à l'aide de transects sans estimation des surfaces. D'autre part, ils ont travaillé sur les paysages de surface moins importante (100 ha). Enfin, l'analyse n'a été réalisée qu'avec les données d'une seule année.

Il convient toutefois de rappeler que la capacité prédictive des modèles reste modeste. Il s'agit d'un aspect qui est rarement abordé dans les études mobilisant des modèles espèces-habitat, selon Ponce et al. (2014). D'autre part, ces modèles sont susceptibles de produire des réponses variées entre contextes et au sein de chaque contexte, pour des changements identiques.

V.5.2. Réponses aux cultures

L'interprétation des coefficients est délicate car la corrélation de certaines variables est de nature à fausser l'estimation des coefficients. Cet avertissement étant posé, nous constatons que les modèles sont globalement cohérents en ce qui concerne les structures paysagères, avec un effet globalement négatif des éléments arborés en zone agricole sur l'abondance des spécialistes agricoles (Bas et al., 2009), qui semble en lien avec une baisse de la spécialisation de la communauté signe d'homogénéisation biotique.

Pour ce qui concerne les cultures, les résultats enrichissent ceux obtenus dans le chapitre précédent. Nos modèles suggèrent des réponses complexes : les cultures forment un système clôt (la somme de leur surface est constante) et entrent en interaction. A cette complexité il faut ajouter l'importance du contexte paysager et régional. Nous obtenons au final des réponses variées en forme et en intensité qui sont globalement cohérentes avec celles issues du chapitre IV en ce qui concerne l'impact du colza et du maïs sur l'alouette des champs en contexte *Bocage*.

Un résultat intéressant est la similarité des réponses aux scénarios « maïs » et « arbres agricoles » qui indiquent une exclusion des spécialistes agricoles, et plus particulièrement ceux des espaces ouverts. Nous pouvons interpréter ce résultat comme similarité fonctionnelle en raison de la hauteur du maïs qui peut provoquer un effet d'écran ou de barrière identique à celui d'une haie.

Un autre résultat frappant est l'absence ou la faiblesse des réponses en *Openfield*. Notre dispositif ne permet que de formuler des hypothèses rétrospectivement sur l'origine de ce résultat. Nous voyons deux solutions possibles.

La première consiste à dire que les cultures présentent peu de variation comme habitats. Mais cela ne semble pas cohérent avec les informations obtenues à l'échelle du champ relayée par la bibliographie (chapitre IV), ni avec nos résultats obtenus en *Bocage*. Selon la seconde, les surfaces labourables sont loin de leur capacité d'accueil et les cultures favorables ne sont pas une ressource limitante. Les oiseaux sont « dilués » dans le paysage. Cela signifie que les facteurs limitant le niveau des populations sont extérieurs aux carrés et à la période considérée. Autrement dit, les niveaux de population ne dépendent pas de la productivité, mais d'autres drivers démographiques, e.g. la mortalité hivernale. Ou bien, si l'on explique les populations observées uniquement par la sélection, l'offre de territoire est supérieure à la demande.

Cette hypothèse est difficile à vérifier avec notre dispositif. Il serait tentant de comparer les abondances sur les carrés STOC avec des densités potentielles obtenues en multipliant tailles de territoires et surface agricole. Les abondances mesurées à l'échelle des carrés STOC sont des estimations dont il est raisonnable de penser qu'elles sont proportionnelles aux abondances réelles.

Un point important à éclaircir est la nature des interactions entre cultures, dont la prise en compte constitue une nouveauté dans ce genre d'étude.

Les interactions mises en évidence sont la plupart du temps négatives, ce qui contredit l'hypothèse commune d'un effet positif de la diversité des cultures. Comment interpréter une interaction négative entre cultures ? Nous avons évoqué plus haut (chapitre IV) la possibilité d'une médiation des pratiques culturales, la coexistence de cultures pouvant être l'indice de pratiques défavorable (e.g. irrigation causant la destruction de nids). Selon l'interprétation littérale du modèle, nous pouvons également invoquer un niveau

moins élevé de ressources. La diversification des cultures par le biais de l'allongement des rotations est en effet une stratégie globale de diminution du stock semencier. L'effet sur les insectes ravageurs est plus indirect via une dilution des cultures hôtes dans le paysage. La question à ce niveau est de comprendre les rapports entre ressources trophiques pour les oiseaux et organismes ennemis des cultures. Des efforts ont été entrepris dans le cas des adventices, pour définir des stratégies de gestion des systèmes de culture multi-objectifs (Mézière et al., 2015), mais pas à notre connaissance dans celui des insectes. Par exemple, les inventaires de l'entomofaune consommable par les oiseaux de (revue de Holland et al., 2006) ne font pas de distinction fonctionnelle entre organismes pour séparer les prédateurs, les auxiliaires, et les « neutres » vis-à-vis des cultures.

Les interactions positives peuvent être dues aux effets induits de la diversité des ressources propres aux cultures (graines et feuilles, abris...), ou associées (flore, insecte), sous réserve que ces associations ressources-cultures soient stables. C'est le cadre d'interprétation privilégié par la théorie écologique. Comme cela a été évoqué plus haut, l'intervention des pratiques culturales comme variables implicites peut expliquer des scénarios de diversification « vertueuse », c'est-à-dire intégrée à un ensemble de pratiques favorable. Enfin une interaction positive peut survenir quand une nouvelle culture favorable vient contester l'hégémonie d'une culture dominante défavorable. Ce pourrait être le cas en *Bocage Est* avec l'introduction de céréales à paille dans un paysage dominé par le maïs. Cette idée trouve un écho chez Robinson et al. (2001) qui ont montré que l'intensité de la réponse de l'alouette à la surface labourable était d'autant plus importante que le ratio surface labourable/prairie était faible. Autrement dit, en cas de rareté d'un espace favorable, l'alouette « sur-réagit » à la disponibilité de cet espace.

D'aucun voudrait voir dans la diversité des réponses selon les scénarios et contextes, l'effet des systèmes de cultures. Il ne fait pas de doute que ces derniers présentent des contrastes importants au sein de nos quatre contextes et entre contextes. Nous manquons d'informations pour autoriser une telle interprétation.

Les réponses à une augmentation des surfaces en colza au détriment des céréales à paille en contexte *Bocage* sont contrastées entre régions *Est* et *Ouest*. Il semble certes y avoir une association un peu plus marquée entre colza céréales à paille et diversité des cultures en régions *Ouest*, de même que l'exclusion spatiale entre colza et maïs (chapitre III). L'explication par les systèmes de culture est séduisante, mais nous ne disposons pas des informations pour y répondre. Ces informations peuvent concerner le carré proprement dit : les colzas sont-ils conduits de la même manière avec les conséquences que cela peut avoir sur l'état des couverts ? Par exemple, l'apport d'amendements organiques a des conséquences non seulement sur l'état du colza (développement automnal de « gros » colza avec moins d'apport d'insecticides), mais aussi sur les cultures suivantes. Ces informations peuvent aussi concerner des processus opérant à

des échelles de temps et d'espace dépassant les limites du carré STOC au printemps ? Par exemple, comme cela a été souligné dans le chapitre IV, un effet du colza en hiver n'est pas exclu, avec des conséquences variables selon les habitudes migratoires des oiseaux, qui peuvent dépendre des populations. Les hypothèses ne manquent pas. Les vérifier impliquerait l'articulation avec des dispositifs locaux plus précis (investigations complémentaires sur des carrés « atypiques », ou bien échantillonnage de nouveaux carrés sur la base de caractéristiques agronomiques).

Sur la question de savoir quels systèmes de cultures sont favorables à l'avifaune et par extension à la biodiversité, et comment les améliorer précisément, nos résultats ne permettent pas de conclure. Nous pouvons tout au plus souligner que les contextes *Bocage* expriment une plus forte sensibilité avec probablement un rôle pivot du maïs.

V.6. Conclusion du chapitre

Nos résultats montrent globalement que l'assolement peut impacter les espèces spécialistes agricoles, mais très peu l'avifaune dans son ensemble. Cet impact n'est substantiel qu'en contexte *Bocage*. Selon notre cadre d'interprétation, nous ne pouvons pas tirer de conclusions sur l'état de santé des paysages agricoles. L'intérêt des résultats relève plutôt de la biologie de la conservation.

La principale originalité du travail réside dans le choix préalable des modes de représentation des cultures et d'intégration de leurs effets. Les performances proches de différents regroupements des cultures sur une base fonctionnelle incitent à une certaine humilité. La prise en compte explicite des interactions apporte en revanche une amélioration et soutient la vision d'une influence réciproque des cultures capable de modifier leur valeur comme habitat.

Chapitre VI - Questions de rythme

VI.1. Attractivité ou capacité d'accueil ?

Les associations espèce-habitat observées sur un échantillon de sites distants ne disent rien sur la dynamique de changement. Un doute subsiste sur la nature des associations : révèlent-elles un véritable effet démographique causé par l'usage des habitats (qualité d'habitat), ou bien simplement une sélection des habitats qui ne préjuge pas nécessairement d'un gain démographique (Jones, 2001) ? La question est généralement considérée à l'échelle locale. A l'échelle du paysage défini par un carré STOC, qui est notre objet d'étude, le problème reste le même étant donné le potentiel des oiseaux à prospecter au-delà de cette limite. Une sélection à l'échelle du paysage est possible et une densité élevée sur un carré pourrait être sans conséquence dans la durée, si l'attractivité du paysage n'est pas un indicateur de sa qualité. Une action sur une ferme isolée serait dans ce cas inutile voire contre-productive. Cette absence de compréhension des processus à l'origine des associations observées induit un doute sur la possibilité d'utiliser les modèles synchroniques sur l'occupation du sol pour réaliser des pronostics sur la qualité des paysages.

Des études menées sur des sites suivis à plusieurs dizaines d'années d'intervalle ont montré qu'une interprétation en termes de substitution '*space for time*'²² peut être biaisée, en ce sens qu'elle a tendance à surestimer l'impact des variations d'occupation du sol (Bonthoux et al., 2013).

Pour évaluer par enquête l'effet des modifications d'assolement sur l'avifaune, l'idéal serait d'analyser des données de suivi de long terme. STOC est disponible depuis une vingtaine d'années, mais les bases de données nationales permettant de caractériser précisément les assolements sont relativement récentes. La mise en place du RPG nous a permis, plus modestement, d'analyser les variations de l'avifaune des carrés STOC d'une année à l'autre sur la période 2007-2010 en fonction des variations interannuelles d'assolements. En conséquence, l'étude se limite ici à la détection d'éventuels effets de court terme. Nous avons mené les investigations sur l'ensemble de nos indices de biodiversité aviaire. L'alouette des champs est utilisée ici comme organisme modèle étroitement inféodé aux habitats cultivés, dont la biologie est bien connue, tandis que les autres indices donnent un point de vue intégrateur sur la qualité des espaces agricoles. Nous avons estimé l'impact sur les variations des indices d'une année à l'autre des variations des surfaces des cultures annuelles : céréales d'hiver, céréales de printemps,

²² Nous rappelons l'hypothèse « *space for time* » : si une relation entre une espèce et un habitat est observée grâce à un modèle statistique exploitant la variabilité entre stations distantes, alors favoriser l'habitat dans une situation donnée améliorera le statut de l'espèce.

colza, maïs, protéagineux, tournesol, pomme de terre, et, en contexte *Openfield* uniquement, betterave.

Notre cadre d'interprétation (chapitre I) est que les analyses diachroniques permettent d'estimer l'attractivité immédiate des carrés pour des oiseaux établissant des territoires. La comparaison entre scénarios diachroniques et synchroniques permet en conséquence de déduire ce qui conditionne les niveaux de population observés sur des carrés distants, selon les règles suivantes :

- si, à scénario identique, les réponses synchroniques sont bien supérieures aux réponses diachroniques, alors les réponses synchroniques expriment des effets cumulés dans le temps, révélateurs de la qualité du carré comme habitat.
- si les réponses sont de signes opposés, alors l'attractivité du carré ne préjuge pas de sa qualité comme habitat. Il peut y avoir effet de trappe (réponse diachronique positive et synchronique négative : les oiseaux sont attirés par un carré riche en une culture donnée, mais sont perdants à long terme), ou bien un effet distant ou différé (réponse diachronique négative et synchronique positive : les oiseaux sont rebutés, mais profitent au final de la présence de la culture)
- si les réponses sont identiques, les effets ne peuvent pas être distingués.

VI.2. Relations entre variations interannuelles de l'avifaune et de l'assolement

Les effectifs de carrés suivis d'une année à l'autre sont donnés par le Tableau 8, page 62. Les variations d'abondance peuvent être modélisées grâce à un modèle autorégressif : l'abondance en année n dépend avant tout de l'abondance en année $n-1$, sous l'hypothèse plausible que les carrés soient fréquentés par les mêmes populations. A ce modèle simple nous pouvons ajouter une tendance annuelle reflétant notamment l'effet global des conditions climatiques, et enfin les variations d'assolement dont nous cherchons à connaître les effets. Les autres éléments du paysage ne connaissent pas de variation et sont considérés comme neutres. Toutefois, nous pouvons considérer que la stratification des carrés selon les contextes paysagers les intègre indirectement, avec la possibilité de détecter des réponses différenciées. Pour évaluer l'effet des variations d'assolement, nous avons donc comparé deux modèles linéaires autorégressifs emboîtés :

1) *l'abondance de l'année n dépend de l'abondance de l'année $n-1$ et de l'année (variable catégorielle)*

2) *l'abondance de l'année n dépend de l'abondance de l'année $n-1$, de l'année, et des variations de chaque culture étudiée.*

Préalablement aux analyses, nous avons vérifié les corrélations entre variations des surfaces des cultures. Nous avons également vérifié que les variations de surface des

cultures dans les carrés et dans des buffers concentriques de 2000 et 4000 m autour des carrés n'étaient pas corrélées (Figure 23). Cela signifie que l'évolution d'une culture donnée sur un carré est indépendante de son évolution dans les environs du carré, et que les oiseaux sont bien en situation de choix entre paysages, sous l'hypothèse raisonnable qu'ils reviennent nicher dans la même région chaque année. D'autre part, l'extension de la surface de 2000 à 4000 m autour des carrés ne garantit pas une diminution des variations d'assolement aussi forte qu'attendue (i.e. le jeu des rotations aurait du tamponner les variations interannuelles avec l'accroissement du nombre de parcelles).

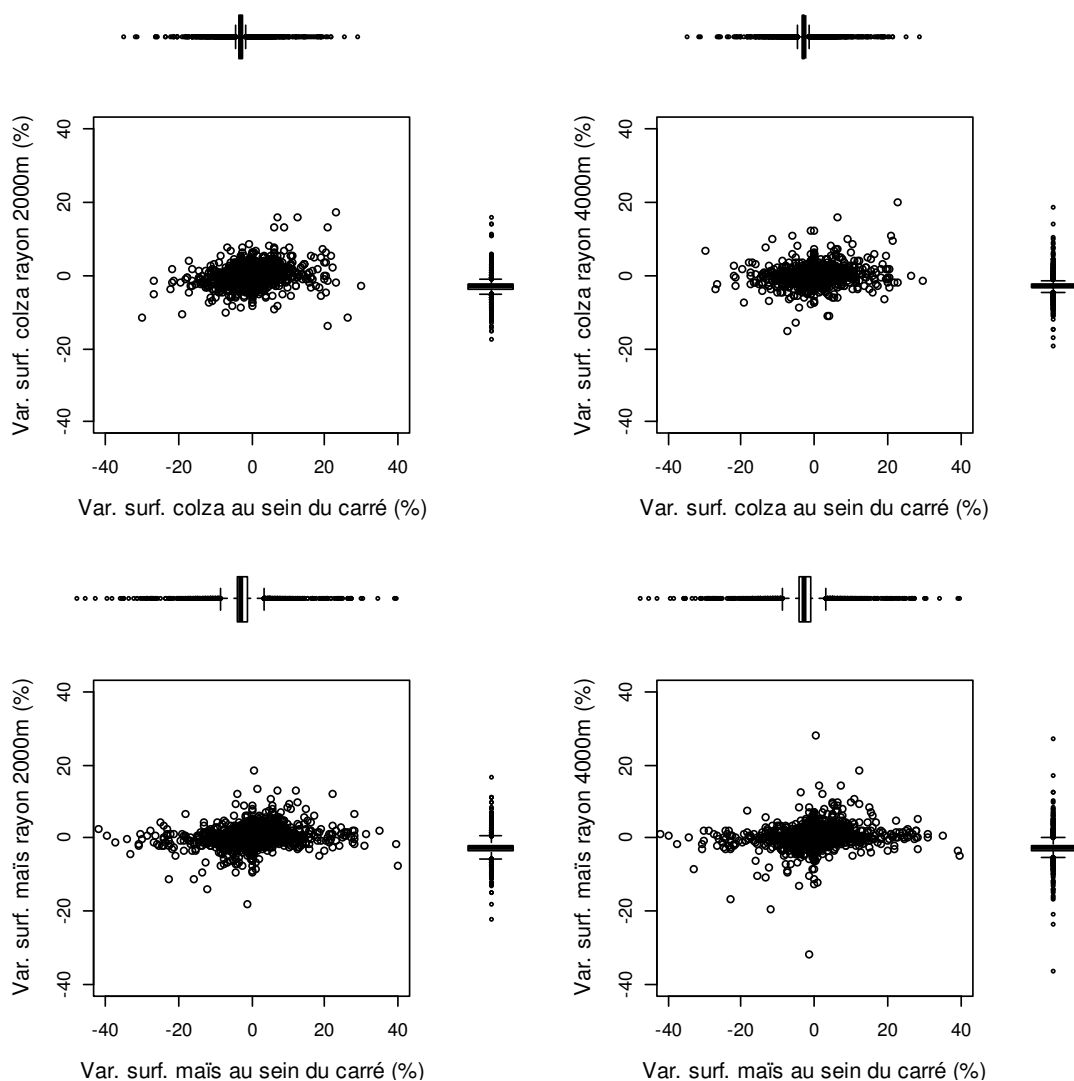


Figure 23. Relations entre variation de surface de maïs ou de colza d'une année à l'autre au niveau du carré (0m) et au niveau du carré plus un buffer de 2000 ou 4000 m. Les variations sont exprimées en pourcentage de la superficie totale (4, 33 ou 86 km²).

Les corrélations négatives entre céréales d’hiver et autres cultures (Tableau 24) indiquent des substitutions dans le cadre des rotations. La substitution est plus marquée pour le colza ($r < -0.55$) ce qui correspond bien à son statut de tête de rotation dans les systèmes de culture céréaliers. Les variations des cultures autres que les céréales d’hiver, que nous avons prises en compte dans les modèles de régression, sont peu corrélées ($|r| < 0.5$). Les variations des surfaces en colza et maïs sont assez importantes relativement aux 400 ha des carrés (Figure 24). Elles sont logiquement plus accentuées dans les contextes *Openfield* qui abritent une plus grande proportion de surface labourable. Les variations des autres cultures sont moindres.

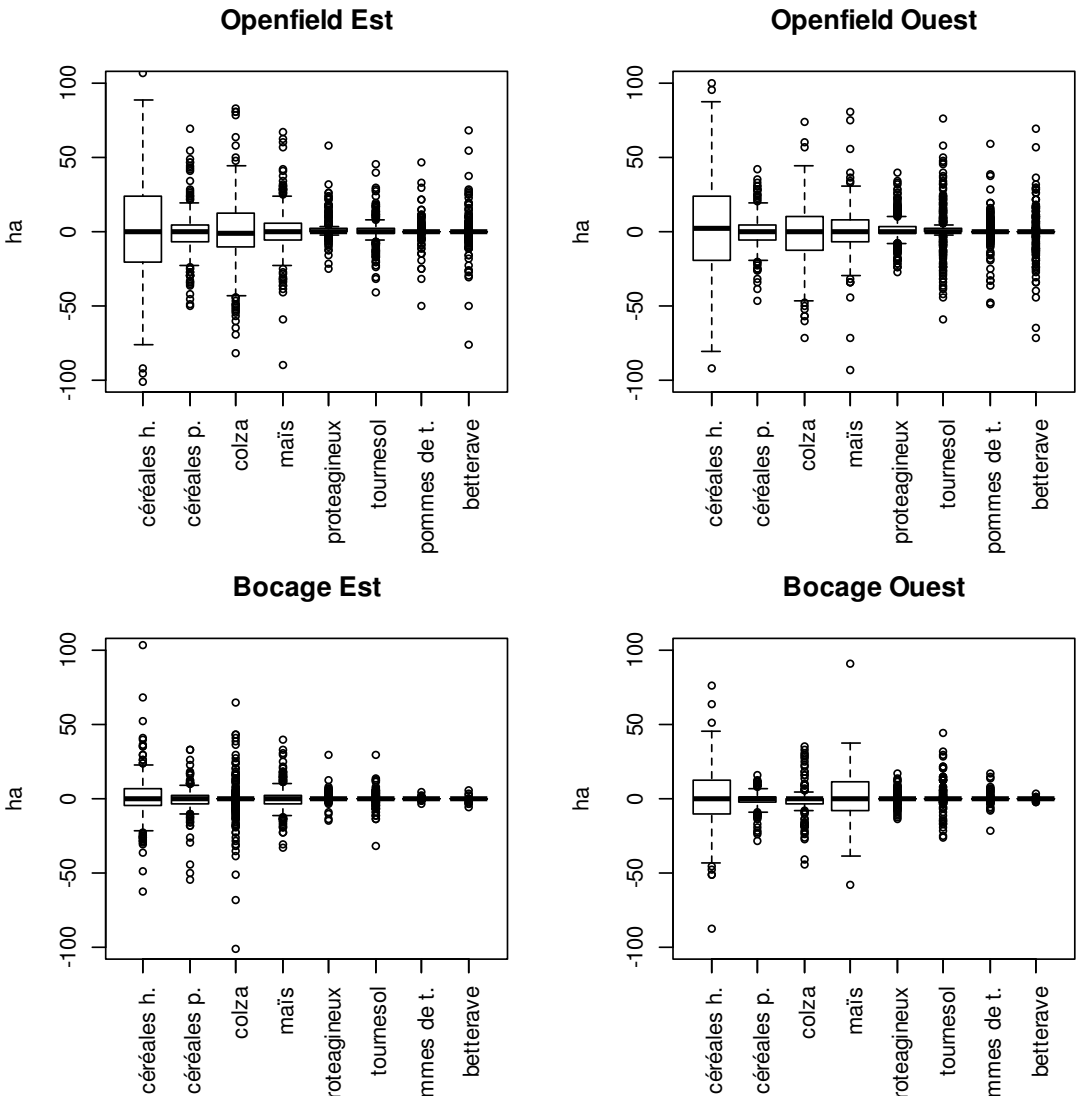


Figure 24. Variations interannuelles des surfaces des cultures, par contexte.

Tableau 24. Corrélations entre variations interannuelles des surfaces des cultures par contexte. Gras : |corrélation| > 0.5.

	Céréales h.	Céréales p.	Colza	Maïs	Prot.	Tournesol	P. de t.
<i>Openfield Est</i>							
Céréales printemps	-0.14						
Colza	-0.65	-0.21					
Maïs	-0.29	-0.07	-0.03				
Protéagineux	-0.28	-0.11	0.00	-0.01			
Tournesol	-0.21	-0.08	-0.02	-0.08	0.09		
Pommes de terre	-0.05	-0.08	-0.09	0.05	0.10	0.00	
Betterave	-0.35	-0.13	0.18	-0.07	0.24	0.07	-0.07
<i>Openfield Ouest</i>							
Céréales printemps	-0.16						
Colza	-0.55	-0.06					
Maïs	-0.31	-0.12	-0.02				
Protéagineux	-0.28	-0.12	0.09	-0.18			
Tournesol	-0.41	0.06	-0.06	-0.04	0.02		
Pommes de terre	-0.22	-0.03	0.01	0.03	-0.05	-0.04	
Betterave	-0.27	-0.10	-0.04	-0.04	0.11	-0.02	-0.03
<i>Bocage Est</i>							
Céréales printemps	-0.23						
Colza	-0.70	-0.24					
Maïs	-0.20	-0.20	-0.03				
Protéagineux	0.03	-0.10	-0.05	-0.07			
Tournesol	-0.18	0.13	-0.10	-0.04	0.05		
Pommes de terre	-0.03	0.01	0.00	-0.06	0.13	-0.01	
Betterave	0.10	-0.28	0.03	-0.01	0.00	-0.07	-0.13
<i>Bocage Ouest</i>							
Céréales printemps	-0.20						
Colza	-0.44	-0.02					
Maïs	-0.59	-0.14	-0.05				
Protéagineux	-0.19	0.12	0.12	-0.02			
Tournesol	-0.26	-0.03	0.02	0.00	-0.17		
Pommes de terre	0.02	0.00	0.05	-0.14	0.03	-0.03	
Betterave	0.01	-0.02	-0.11	0.09	0.02	-0.01	-0.23

Les variations d'abondance sont logiquement proportionnelles aux abondances, avec davantage de variation pour l'ensemble de l'avifaune, que pour les spécialistes agricoles et enfin l'alouette des champs (Figure 25).

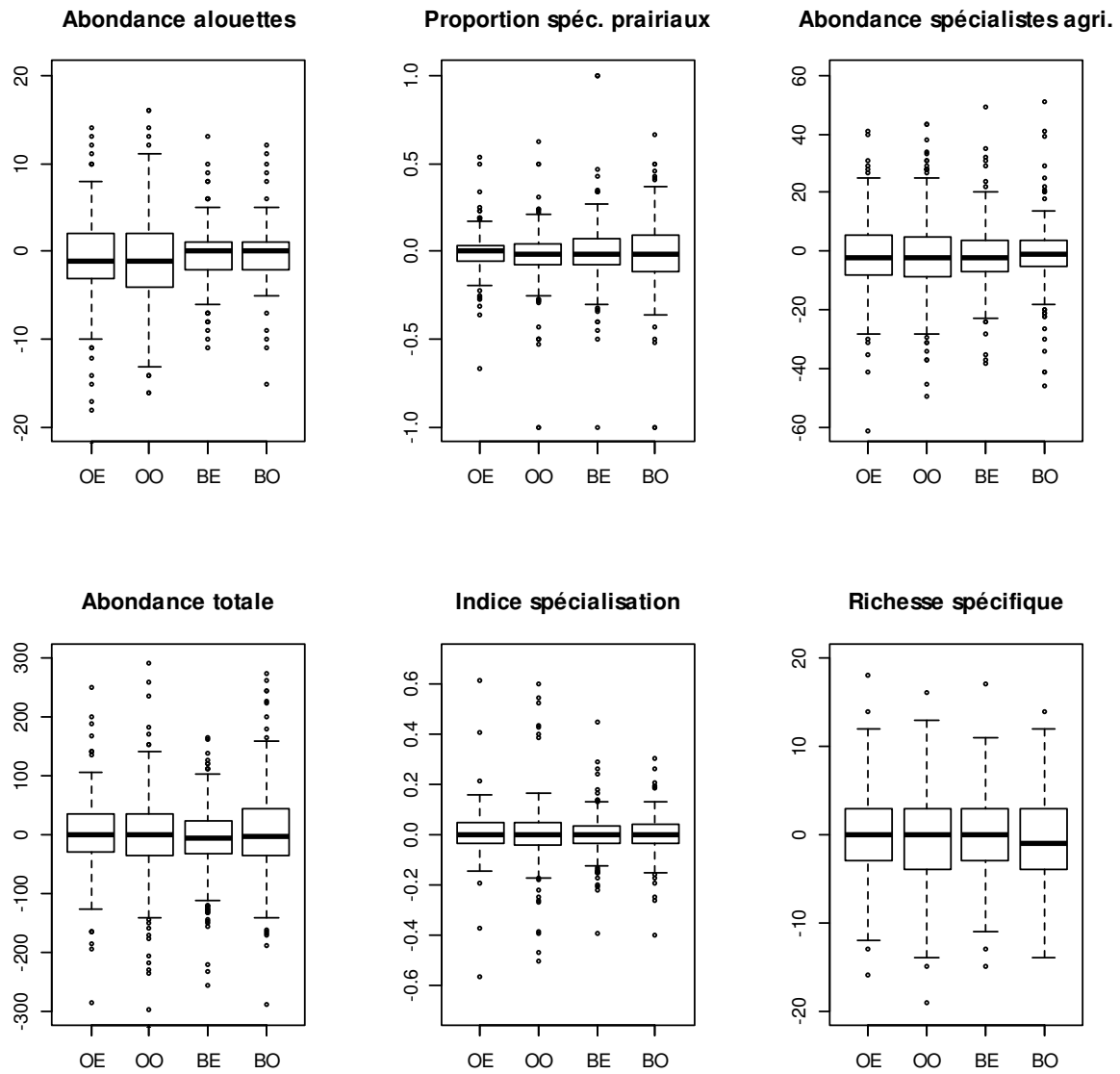


Figure 25. Variations interannuelles des indices de biodiversité aviaire par contexte. Abondances en nombre d'oiseaux; richesse en nombre d'espèces, indice de spécialisation de la communauté et proportion de spécialistes prairiaux sans unités. BE : Bocage Est ; BO : Bocage Ouest ; OE : Openfield Est ; OO : Openfield Ouest.

En dépit de ces variations, les réponses de l'avifaune aux variations d'assolement d'une année à l'autre sont assez peu fréquentes. Le Tableau 25 montre que les variations des cultures n'apportent globalement un gain d'AIC que dans moins de la moitié des cas. L'abondance de l'alouette des champs est l'indice qui réagit le plus, sauf en *Bocage Ouest*. La richesse spécifique ne montre aucune réponse. Le Tableau 26 présente les modèles correspondants. Les valeurs d'indice sont comme attendu influencées par leur valeurs l'année précédente, mais beaucoup moins par l'année. Seuls quatre coefficients concernant les cultures peuvent être considérés comme différents de zéro : protéagineux en *Openfield Est* (-0.10) et maïs (0.04) en *Bocage Est* pour l'abondance de l'alouette des champs ; pommes de terre en *Openfield Ouest* pour l'abondance des spécialistes agricoles (-0.19) et tournesol en *Openfield Ouest* pour l'abondance totale (1.05).

Tableau 25. Comparaison, basée sur les valeurs d'AICc, des modèles de variations interannuelles des indices de biodiversité aviaire avec ou sans variations de cultures. En gras, les AICc les plus faibles avec une tolérance de 2.

Modèle	<i>Openfield Est</i>	<i>Openfield Ouest</i>	<i>Bocage Est</i>	<i>Bocage Ouest</i>
Abondance des alouettes de champs				
Sans variations des cultures	1366.2	2082.4	1359.0	1216.7
Avec variations des cultures	1362.1	2080.1	1352.3	1216.7
Proportion de spécialistes prairiaux				
Sans variations des cultures	-337.0	-396.6	-297.0	-140.4
Avec variations des cultures	-341.1	-396.8	-298.7	-144.0
Abondance des spécialistes agricoles				
Sans variations des cultures	1779.4	2581.8	2086.0	1880.7
Avec variations des cultures	1778.9	2578.9	2084.7	1879.0
Abondance totale				
Sans variations des cultures	2639.4	3923.6	3127.7	2630.5
Avec variations des cultures	2639.1	3918.8	3127.7	2629.9
Richesse spécifique				
Sans variations des cultures	1378.3	1917.5	1618.6	1310.1
Avec variations des cultures	1378.1	1916.6	1618.6	1310.1
Indice de spécialisation de la communauté				
Sans variations des cultures	-473.6	-474.0	-687.8	-512.0
Avec variations des cultures	-473.6	-477.5	-694.8	-513.7

Tableau 26. Estimation des coefficients de régression pour les modèles diachroniques. Les coefficients sont estimés par *model averaging*. Gras : l'intervalle de confiance ne contient pas 0, i.e. une valeur non nulle du coefficient est plausible. Vide : variable non sélectionnée. Grisé : le modèle avec les seuls éléments fixes est supérieur. OE : *Openfield Est* ; OO : *Openfield Ouest*; BE : *Bocage Est*; BO : *Bocage Ouest*.

Variable	Ab. Alouette des champs				Prop. prairiaux				Ab. spécialistes agricoles				Ab. totale				Richesse spécifique				Indice de spécialisation			
	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO	OE	OO	BE	BO
Indice n-1	0.90	0.61	0.85		0.86			0.64		0.81				0.79								0.70	0.70	
Année 2009	-1.96	-0.96								-3.83				-48.16										
Année 2010	-0.73	0.72								-0.12				7.24										
Céréales hiver		0.02			0.00			0.00		0.02				-0.10										-0.00
Céréales printemps	-0.01	0.06	-0.02		-0.00			-0.00		0.05				-0.74								-0.00	-0.00	
Colza	-0.00	-0.02	0.00					-0.00		-0.04				0.22										0.00
Maïs	0.03	0.04	0.04																					0.00
Tournesol	0.04		-0.03		-0.00			-0.00		-0.03				1.05								-0.00		
Protéagineux	-0.10	0.07	0.03					0.00						0.28								0.00		
Pommes de terre	0.03				-0.00			-0.00		-0.19				0.71										0.01
Betteraves	-0.03	-0.03	0.21		-0.00			-0.02		-0.05				-0.45								-0.00	-0.01	

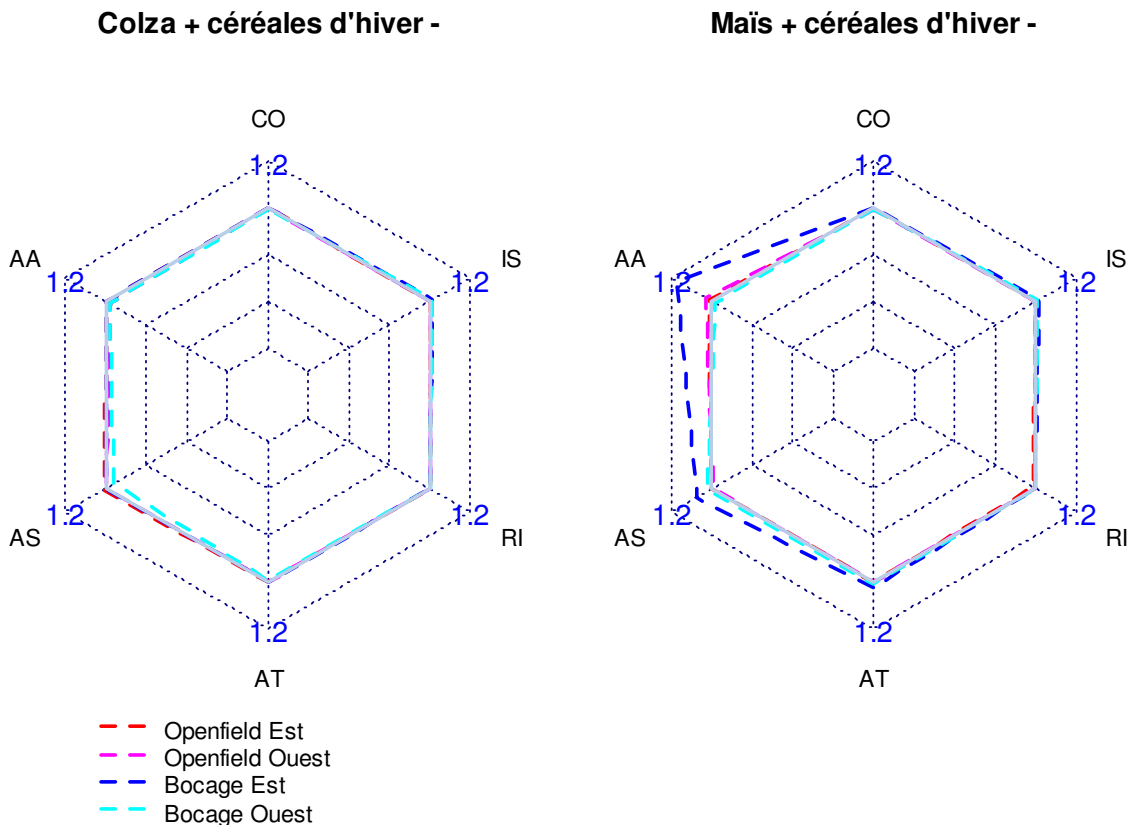


Figure 26. Réponses des indices de biodiversité aviaire à deux scénarios d'évolution des surfaces cultivées d'une année à l'autre : augmentation de 20 ha de colza ou de maïs au détriment des céréales d'hiver. AA : abondance de l'alouette des champs, AB : abondance des spécialistes agricoles, AT : abondance totale, CO : proportion de spécialistes prairaux, IS : indice de spécialisation de la communauté, RI : richesse spécifique. L'hexagone gris représente la situation initiale (base 1).

En vue d'évaluer les tailles d'effet et de comparer les réponses avec celles issues des modèles synchroniques, nous avons réalisé des simulations de scénarios similaires à ceux développés dans le chapitre précédent, à savoir l'accroissement des surfaces en colza ou maïs de 20 ha au détriment des céréales d'hiver. Les seuls effets visibles concernent l'abondance de l'alouette des champs et l'abondance des spécialistes agricoles qui réagissent positivement au scénario maïs en *Bocage Est* (Figure 26). Les tailles d'effet sont toutefois modestes. Les autres indices montrent des réponses négligeables ou nulles.

Le Tableau 27 compare les résultats diachroniques et synchroniques. Les réponses de l'alouette des champs et des spécialistes agricoles ne sont pas cohérentes avec celles issues des modèles synchroniques (Figure 20): Le scénario « maïs » montre un effet diachronique légèrement positif du maïs sur l'alouette des champs en *Bocage Ouest* contrastant avec l'effet synchronique négatif. Le scénario « colza » ne montre pas d'effet substantiel, ce qui contraste avec l'effet synchronique positif en *Bocage Est*. Ces schémas sont globalement inversés dans le cas de la proportion de spécialistes prairiaux.

Tableau 27. Comparaison des résultats des scénarios synchroniques et diachroniques pour l'abondance de l'alouette des champs et la proportion de spécialistes prairiaux. Les évolutions des indices sont exprimées en pourcentage par rapport à la situation de référence. *Lecture : le remplacement de 20 ha de céréales à paille d'hiver par 20 ha de colza diminue l'abondance de l'alouette des champs de 8%. En gras : différences supérieures à 20%.

Indice	Analyse	Scénario	<i>Openfield Est</i>	<i>Openfield Ouest</i>	<i>Bocage Est</i>	<i>Bocage Ouest</i>
Ab. alouette	Synchronique	+ 20 ha colza contre	0	-8*	-8	86
	Diachronique	céréales d'hiver	-1	-3	0	0
	Synchronique	+20 ha maïs contre	0	-8	-56	-10
	Diachronique	céréales d'hiver	1	3	17	0
Prop. prair.	Synchronique	+ 20 ha colza contre	0	16	50	-52
	Diachronique	céréales d'hiver	-1	0	0	-1
	Synchronique	+20 ha maïs contre	0	16	21	-9
	Diachronique	céréales d'hiver	-1	0	0	-1

VI.3. Discussion

Les scénarios diachroniques montrent que les variations d'assolement d'une année à l'autre ne sont pas susceptibles d'affecter l'avifaune de manière importante, du moins dans une gamme de variation raisonnable des surfaces (+- 20 ha) par rapport à la pratique représentée par notre échantillon (Figure 24). Le cas surprenant du maïs sur l'alouette des champs en *Bocage Est* est le seul effet substantiel.

Nous pouvons tout au plus proposer rétrospectivement plusieurs explications non mutuellement exclusives à cette absence d'effet : 1) les préférences pour certaines cultures observées à l'échelle du champ n'ont pas de conséquence à l'échelle de paysages complexes où les cultures coexistent avec des éléments semi-naturels et voient leurs superficies contraintes par des règles rotationnelles (effet de dilution) 2) les oiseaux arrivent à un moment où les cultures ne sont pas encore semées (maïs) ou peu développées (colza) et ne préjugent pas de leur valeur ultérieure comme habitat. 3) les oiseaux reviennent nicher sur les mêmes carrés, ce qui implique une contrainte spatiale. Selon cette dernière hypothèse, ils n'agiraient pas en situation de choix, en décidant par exemple de s'expatrier de quelques kilomètres en raison d'un carré devenu moins

intéressant. Les passereaux sont en effet connus pour être plutôt philopatrics avec des *breeding dispersal* réduites, e.g. 700 m en moyenne pour l'alouette des champs (Paradis et al., 1998).

Se pose la question de savoir si ces changements cumulés peuvent aboutir à une modification substantielle des populations et de la communauté. Nous avons comparé pour ce faire ces résultats avec ceux issus des scénarios synchroniques. Notre cadre d'analyse fait l'hypothèse que les scénarios diachroniques révèlent l'attractivité immédiate des carrés. Les résultats peuvent poser un problème d'interprétation de ce point de vue. En effet, dans la mesure où cultures « favorables » comme les céréales et « défavorables » comme le maïs ou le colza se substituent les unes aux autres, nous ne pouvons pas exclure un scénario de compensation entre effet démographique positif la première année (haute productivité due à la surface importante de la culture favorable) et un effet négatif sur la sélection du carré l'année suivante (les oiseaux ne reviennent pas en raison de l'accroissement de la culture défavorable). Ce scénario de neutralisation systématique d'effets agissant sur la démographie et la sélection d'habitats semble toutefois assez improbable. Il ne peut être complètement exclu dans le cas du colza, dont les variations sont corrélées à celles des céréales d'hiver. Mais une telle compensation des surfaces entre cultures n'est pas observée dans les cas du maïs. Nous pouvons donc conclure que les analyses diachroniques donnent bien une estimation de l'attractivité des carrés sous l'effet des cultures.

Selon notre cadre d'interprétation conjointe des analyses synchroniques et diachroniques développé en début de chapitre, et pour prendre les deux cas les plus frappants, le scénario colza en *Bocage Ouest* est l'indice que cette culture affecte peu l'attractivité du paysage, mais affecte sa qualité. Le scénario maïs en *Bocage Est* indique en revanche une situation où l'attractivité du carré ne préjuge pas de sa qualité avec un possible effet de trappe.

Dans la mesure où les études synchroniques basées sur des comparaisons de paysages montrent que l'assolement a une influence réelle, quoique modérée, sur les abondances des spécialistes agricoles (chapitre V), l'absence d'effet visible à court terme plaide pour un effet à long terme des cultures. Cela signifierait que les populations mettent un certain temps à s'adapter, en raison de leurs capacités de dispersion et/ou d'effets ténus sur la démographie, et que les études synchroniques à l'échelle des paysages reflètent davantage le poids de l'histoire, une « empreinte » des systèmes de cultures, que de réelles préférences pour certains assolements. Cette conclusion est compatible avec l'effet de *time lag* entre modifications des habitats et réponse de l'avifaune mis en évidence dans d'autres contextes (Ernault et al., 2006 ; Metzger, et al., 2009). Elle n'est toutefois valable à condition que les assolements n'aient pas trop évolué sur les carrés dans le passé récent. L'utilisation de valeurs moyennes pour les analyses synchroniques permet de limiter cet effet. L'évolution des systèmes de production est d'autre part

habituellement incrémentale, avec transition sur plusieurs années et non modification radicale d'une année à l'autre.

Il s'agit toutefois d'une hypothèse qui ne pourra être vérifiée que par des suivis de long terme sur des paysages subissant des évolutions de leurs systèmes de culture (e.g. transition vers une monoculture ou bien développement de nouvelles cultures), là où nous sommes contents d'évaluer des changements de court terme correspondant au régime de croisière de la gestion des rotations. Quelque soient les résultats de ces futures études, nos résultats incitent à la prudence : il ne faut pas attendre de résultats spectaculaires et immédiats d'une modification d'assolement.

VI.4. Conclusion du chapitre

Les réponses diachroniques d'une année à l'autre peuvent être interprétées comme variation de l'attractivité du paysage sous l'effet des cultures. Contrairement aux réponses synchroniques, ces réponses sont peu détectables. Dans le cas de l'impact du maïs sur l'abondance de l'alouette des champs, la réponse peut être contraire à celle exprimée par l'analyse synchronique. Ces incohérences sont le signe que l'attractivité du paysage ne préjuge pas de sa qualité, et que les effets des assolements sur les populations s'expriment à long terme.

Chapitre VII - Discussion générale

La discussion est composée de trois parties. La première traite des acquis scientifiques au regard de nos questions de départ. Elle peut être qualifiée de classique. Les deux suivantes sont plus prospectives et en partie indépendantes des résultats. Elles sont relatives au contexte de la thèse professionnelle et aux valorisations qui pourront en être faites. Se posent en effet les questions du discours à tenir en tant qu'expert, et des perspectives d'utilisations des résultats de nos travaux. En particulier la base de données sur les paysages, qui peut être considérée comme un « résultat », est d'ores et déjà employée pour d'autres études corrélatives mobilisant des données sur la biodiversité issues du projet CASDAR INDIBIO et du réseau Vigicultures® d'épidémiosurveillance. La discussion vise à replacer ces utilisations dans une perspective plus large.

VII.1. Qu'avons-nous appris ?

Comment s'articulent les processus aux échelles du local/court terme et du paysage/long terme ?

Une originalité de notre travail tient à l'estimation de l'avifaune à l'échelle du paysage, et aux analyses diachroniques sur les variations conjointes de l'avifaune et des assolements d'une année à l'autre. Cette démarche nous a permis d'aborder les questions du changement d'échelle du champ au paysage, et du rythme des réponses de l'avifaune. La mise en commun des résultats relatifs à ces deux questions permet de mieux comprendre comment s'articulent les processus locaux de court terme, et ceux se déployant à plus large échelle spatiale et temporelle. Ces processus ont toutefois été estimés de manière indirecte. Notre étude est corrélative et ne permet pas de les mettre en évidence comme pourrait le faire une étude démographique ou des expérimentations. Le recouplement des informations issues de nos différentes analyses permet néanmoins, et en particulier dans le cas de l'alouette des champs utilisée comme modèle biologique, de donner des indices :

- Les scénarios synchroniques (chapitre V) et diachroniques (chapitre VI) ne racontent pas la même histoire. Nous avons simulé l'impact d'une substitution aux céréales à paille d'hiver du colza ou du maïs sur des carrés distants d'une part (synchroniques), et d'une année à l'autre sur des carrés identiques d'autre part (diachroniques). Nous avons des effets inversés flagrants pour les scénarios « colza » en *Bocage Ouest* et « maïs » en *Bocage Est*. Dans les autres cas, les signaux détectés sont trop faibles pour conclure à une cohérence ou une incohérence. Les modèles diachroniques révélant des effets de court terme d'attractivité à l'échelle du carré sous l'effet des cultures (différente de l'attractivité à l'échelle du champ), nous déduisons de

ces incohérences que 1) les modèles synchroniques intègrent des effets à long terme relatifs à la qualité du carré comme macro-habitat 2) l'attractivité du paysage ne préjuge pas de sa qualité. Autrement dit, les alouettes des champs peuvent se tromper, du moins en matière agricole.

- **Les réponses de l'avifaune aux échelles du champ et du carré ne sont pas toujours identiques (chapitre IV).** Nous avons testé l'effet de certaines variables (culture particulière, diversité des cultures, proportion de cultures d'hiver) conditionnellement à celui des éléments fixes du paysage. Ces analyses ont montré que certaines préférences au niveau de la parcelle ou bien du domaine vital mises en lumière par d'autres études ne se traduisent pas nécessairement par des effets visibles au niveau d'un carré STOC. La cohérence n'est manifeste que pour le maïs en *Bocage* et pour la diversité des cultures en *Bocage Ouest*. Cette cohérence est compatible avec des effets additifs des cultures. En revanche il y a incohérence pour le cas du colza en *Bocage Est*, et pour la proportion de cultures d'hiver dans trois contextes sur quatre. Ces incohérences peuvent être interprétées différemment selon les cas : une différence de contexte agricole pour la proportion de cultures d'hiver (cette variable n'a pas la même signification si les cultures complémentaires sont des orges de printemps ou du maïs) ; de possibles effets à distance ou décalés dans le temps dans le cas du colza. Dans les autres cas, les réponses au niveau du paysage sont trop faibles, ce qui peut être interprété comme « dilution » : d'autres facteurs interviennent et atténuent les effets. C'est en particulier le cas des contraintes propres à la gestion des assolements, qui limitent les surfaces des cultures en rotation avec les céréales à paille.

- **Ces incohérences d'échelle dépendent du contexte paysager et géographique.** Ce dernier peut porter d'autres effets potentiellement importants pour les oiseaux, mais que nous n'avons pas caractérisé (pratiques culturales, irrigation...). Mais le contexte peut également affecter les processus que nous venons d'évoquer aux deux points précédents : par exemple, un paysage d'openfield où les céréales à paille sont présentes en abondance favorisera un effet de dilution. Ou bien la présence de populations résidentes dans certains contextes favorisera la prise en compte de l'effet des cultures en hiver.

Ces incohérences spatiales et temporelles sont une semi-surprise en raison du principe de hiérarchie. Mais la prépondérance des études menées à l'échelle locale du champ ou du point d'écoute tend à faire perdre de vue ce principe, ce qui peut aboutir à une hypothèse implicite d'invariance d'échelle pour juger de l'effet « dans l'absolu » de telle culture, ou bien bâtir des modèles simplificateurs. Le concept de « *crop suitability* » doit être manié avec prudence. Nous pouvons au final proposer le scénario suivant d'articulation des processus du local/court terme vers le paysage/long terme:

Les oiseaux ne sont pas des individus se mouvant librement et sans contraintes pour exercer leur liberté de choix. Ils sont inféodés à un territoire. Les distances de dispersion

des jeunes et des adultes sont une estimation de cette contrainte spatiale, dont le poids augmente à mesure que l'échelle d'observation augmente. Pour cette raison, l'avifaune observée sur un carré résulte principalement d'effets démographiques cumulés exprimant une qualité d'habitat, et dans une moindre mesure de l'attractivité du carré. C'est l'inverse à l'échelle du point d'observation où l'attractivité prime sur la démographie (cette dernière jouera sur le pool d'oiseaux disponible). Cela implique qu'il existe un décalage temporel entre modification des systèmes de cultures et évolution des populations à l'échelle du paysage. Cette déduction est corroborée par le fait que plusieurs études ont mis en évidence des décalages temporels entre modifications des habitats et réponse de l'avifaune (Ernoul et al., 2006 ; Metzger et al., 2009). D'autre part, le contexte agricole est particulièrement favorable à une dissociation entre attractivité des habitats et impact démographique. La croissance rapide des cultures ne permet pas aux oiseaux de prévoir leurs avantages et inconvénients (abris, ressources...), et des pratiques culturales occasionnent des perturbations importantes et soudaines du milieu (récolte, travail du sol) qui peuvent causer des effets de trappe.

Ces considérations sont valables pour les spécialistes agricoles et peuvent être importantes pour la conservation d'espèces nichant dans les cultures comme l'alouette des champs. Par exemple, nos résultats suggèrent qu'en *Bocage* le maïs n'empêche pas cette espèce de s'établir, car il n'est encore semé à cette période. Mais il mime sur le long terme l'effet des éléments arborés avec exclusion de l'alouette des champs qui est peu adaptée aux paysages riches en éléments verticaux. Dans le cas du colza en *Bocage Ouest*, le potentiel du colza en période hivernal pour limiter la mortalité pourrait expliquer un effet positif au printemps, visible si les populations sont résidentes.

Une modification d'assolement d'une année à l'autre peut produire un effet conjoncturel immédiat et de faible ampleur mais donner lieu à un effet cumulé plus important à long terme, et qui n'ira pas obligatoirement dans le même sens. Or c'est ce dernier qu'il faut évaluer dans une optique de gestion. Les méthodes d'investigations actuelles sur les relations entre cultures et avifaune visent principalement à estimer des préférences locales, alors que les conséquences de ces préférences à des échelles de temps et d'espace supérieures ne coulent pas de source.

Une question importante est de savoir combien de temps mettent les populations à s'adapter sous l'effet d'évolution des systèmes de cultures. Les décalages temporels évoqués par Ernoul et al. (2006) et Metzger et al. (2009) se mesurent en dizaine d'années, mais concernent des modifications de la structure des paysages. L'augmentation spectaculaire de l'abondance des spécialistes agricoles obtenus après seulement trois ans par Henderson et al. (2009) suite à une extensification des systèmes de culture pourrait nous faire croire à la possibilité d'adaptation rapide. Mais ce changement n'a été mis en œuvre que sur un bloc de 61 ha, ce qui pose un problème d'interprétation : et s'il ne s'agissait que d'une réallocation des oiseaux ? La question du temps d'adaptation de la capacité d'accueil à l'échelle du paysage reste entière. Il faut

considérer de ce point de vue un double délai 1) la modification des systèmes de culture est habituellement incrémentale, du moins à l'échelle d'un paysage 2) cette modification génère une évolution décalée des populations d'oiseaux. Mais il faut garder à l'esprit que d'autres processus inscrits dans le temps sont également susceptibles d'intervenir : des facteurs à court terme, principalement les variations climatiques entre années qui jouent sur la mortalité et la productivité de manière substantielle, et à long terme, e.g. le changement climatique peut modifier les aires de répartition.

Comment se construit l'effet de l'assolement ?

Nous avons examiné jusqu'à présent la situation du point de vue des oiseaux. Examinons maintenant les cultures vues comme (micro)habitat et l'impact de leur combinaison (macro-habitat). Les études locales nous disent que leur valeur intrinsèque peut varier : un maïs sera moins favorable qu'un blé pour l'alouette des champs. Mais un blé vaut-il un seigle, ou un triticales ? Nous avons donc du aborder cette question préalable, apparemment triviale, mais nécessaire pour opérer un choix afin de mener à bien nos analyses : qu'est-ce qui distingue les cultures les unes des autres du point de vue des oiseaux ? Notre travail n'avait pas pour but d'y répondre. Nous avons dû toutefois prendre position en explorant différentes possibilités (§ V.2.).

Nous avons montré que la plus haute résolution thématique pour la caractérisation des cultures, disponible à partir de notre base de données, produisait de meilleurs résultats que des regroupements sur la base de connaissances biologiques, cycles et/ou familles botaniques. Et ceci malgré un travail à une échelle assez vaste, le paysage, où les détails sont en principe moins importants que pour l'étude de processus locaux. L'utilisation de l'AICc pour départager les modèles nous a pourtant prémunis du risque de surajustement lié à la multiplication des classes de cultures. Cela suggère de se méfier des simplifications abusives dues à des idées reçues sur le fait que certaines cultures se valent ou se ressemblent. En cas d'utilisation des modèles pour tester des scénarios ou évaluer des paysages, de telles simplifications peuvent augmenter le biais de prédiction. Cette mise en garde n'est pas nouvelle. Un examen attentif de la littérature, et notamment celle traitant d'observations locales, montre que nous sommes loin du compte pour proposer une classification fonctionnelle exhaustive des cultures. Qui aurait pu prédire qu'un blé de colza²³ est différent d'un blé de blé, du point de vue des vanneaux huppés sans les observations Shrubbs (1988), ou bien que les trains de pulvérisateur des cultures traitées pouvaient présenter un intérêt pour les alouettes des champs Odderskaer et al. (1997) ? «*The answer lies in details*» notent Whittingham Whittingham et al. (2007) qui s'interrogent sur les problèmes de transférabilité géographique des modèles. Ce genre de détails amène Siriwardena et al. (2014) à critiquer la classification fonctionnelle proposée par Butler & Norris (2013). Quelle classification, et quelles approximations peut-on tolérer ? Ces questions restent

²³ Blé suivant un colza dans la rotation.

ouvertes. Les réponses ne pourront venir que d'un travail conjoint entre agronomes et naturalistes.

Un autre choix a concerné la façon d'intégrer l'effet des cultures. Qu'est ce qui varie ? La capacité des oiseaux à profiter de la diversité des cultures ou bien les valeurs des cultures comme habitat ? L'agronomie nous incite à examiner la seconde hypothèse. En effet, la diversité des cultures au sein des rotations et des paysages est un outil pour apporter des modifications au milieu (structure du sol, pression des bioagresseurs, nutrition..) profitables aux cultures et aux hommes qui les consomment. Ce qui vaut pour ces derniers vaut-il aussi pour les oiseaux ? La supériorité du modèle avec interaction sur le modèle avec facteur d'hétérogénéité plaide pour en ce sens (chapitre V: Ce mode de représentation est probablement plus proche de ce que pourraient être les processus biologiques sous-jacents. Il permet de faire résulter la capacité d'accueil du paysage des valeurs propres des cultures comme habitat, et de termes interprétables comme dégradation ou amélioration de ces valeurs, en fonction des cultures associées. Il offre l'avantage de pouvoir faire dépendre l'effet de l'hétérogénéité des cultures de la nature des cultures présentes, ce qui solutionne le problème évoqué par Chamberlain et al. (1999) sur les effets contrastés de la diversité des habitats sur l'alouette des champs selon les régions, que Bennett et al. (2006) reporte avec la mise en garde : « *the influence of mosaic diversity or heterogeneity also depends on the composition of the elements that contribute to that diversity* ».

Selon ce modèle, l'effet de la diversité des cultures résulte du nombre total de cultures et de leurs interactions. Une conséquence importante est que les réponses peuvent être décrites comme tendances affectant des « populations » de paysages (e.g. réponses médianes sur l'ensemble des carrés d'un contexte donné), ou bien réalisations locales à l'échelle de carrés individuels (e.g. distribution des réponses). Tendances et réalisations locales peuvent être inversées dans certains cas. D'un point de vue opérationnel, un tel modèle implique que l'application d'une mesure ou préconisation donnera des résultats différents selon les contextes d'application.

Effet de la diversité des cultures

La comparaison entre l'analyse de la diversité spatiale des cultures seules (§ IV.3.) et les modèles multicultures (chapitre V) montre que des interactions négatives ne préjugent pas d'un effet négatif de la diversité des cultures. Par exemple, l'abondance des spécialistes agricoles est impactée négativement en *Bocage Ouest* par les interactions entre céréales d'hiver et céréales de printemps d'une part et tournesol d'autre part, alors que l'effet de la diversité spatiale est positif. Cet exemple montre que les coefficients des modèles avec interaction sont peu informatifs et ne permettent pas d'estimer si la diversité des cultures est favorable ou défavorable. Les modèles simples (§ IV.3.), même s'ils ne sont pas les plus performants, donnent en revanche un tableau plus lisible de la situation : selon eux, la diversité des cultures n'est jamais négative. Mais dans le cas des

spécialistes agricoles et en particulier de l'alouette des champs, son effet positif se manifeste en *Bocage*, mais pas en *Openfield*. Nos résultats ne peuvent pas être comparés directement avec les autres études menées sur le sujet qui prennent en compte la diversité de tous les habitats, et non des cultures seules. Ils semblent néanmoins corroborer, en contexte *Openfield*, Hiron et al. (2015) qui ont montré que la richesse spécifique des spécialistes agricoles ne réagit pas à l'hétérogénéité spatiale des cultures, y compris les prairies. Ils sont également cohérents avec des études Britanniques en *lowland* sur l'alouette des champs (Chamberlain & Gregory, 1999) et d'autres spécialistes agricoles (Pickett & Siriwardena, 2011), qui ont montré une absence d'effet de l'hétérogénéité des habitats, y compris cultures. D'un autre côté, nos résultats semblent contredire l'effet globalement négatif de l'hétérogénéité des paysages sur les spécialistes agricoles lorsque les cultures sont agrégées dans une catégorie unique (Devictor et al., 2008 ; Bonthoux et al., 2013). Le problème tient sans doute à la représentation des paysages. En effet, l'hétérogénéité des éléments fixes et des cultures sont de nature différente, l'une étant figée, l'autre variable au cours de la saison de reproduction en raison des périodes de semis et de la croissance des cultures. Nous pouvons faire l'hypothèse que cette hétérogénéité des hétérogénéités se répercute sur les processus écologiques : aux éléments fixes les effets de la fragmentation du paysage, aux cultures une complémentarité des ressources au sein du macro-habitat formé par l'espace cultivé. Ce scénario conforte la vision du paysage comme emboîtement d'une mosaïque des cultures au sein de la mosaïque paysagère. Le traitement séparé de ces deux mosaïques permettrait probablement de progresser sur cette question de l'impact de l'hétérogénéité paysagère en milieu agricole, dont les effets ambigus sur l'avifaune prennent à contrepied l'avis globalement favorable de Benton et al. (2003), et posent la question de l'adaptation des stratégies de gestion aux espèces et aux territoires (Hiron et al., 2015 ; Baldi & Batary, 2011).

Pour résumer, il y a bien effet de la diversité spatiale des cultures, mais moins universel qu'attendu, et les performances des modèles avec interactions suggèrent que cet effet dépend de la nature des cultures et des relations qu'elles entretiennent, à savoir effets précédents et interactions spatiales. Autrement dit, les cultures ne se valent pas et ne sont pas substituables. D'autre part, le rapprochement avec les résultats d'autres études sur le sujet suggèrent que les cultures ne sont pas des habitats « comme les autres », sous-entendus les éléments fixes, du point de vue de l'effet de leur hétérogénéité.

Nous avons pu par ailleurs étudier séparément l'effet de la diversité temporelle des cultures à l'échelle du paysage, ce qui est à notre connaissance une contribution originale. Nous avons montré que diversité spatiale et temporelle ne sont pas substituables et que leur effets sur l'avifaune ne sont pas identiques sans toutefois montrer de signes opposés. Cela suggère une dissociation des processus.

En l'état actuel, les travaux de recherche sur le sujet sont réalisés principalement dans le cadre holistique de l'écologie du paysage avec caractérisation globale de la diversité. La

mise en évidence des processus d'interactions spatiales ou d'effets précédents appliqué au cas des oiseaux est rare ou bien relève de l'expertise. Nous estimons qu'il faut explorer cette voie. Ceci implique qu'il faut faire de l'agronomie pour comprendre et utiliser ces interactions entre cultures du point de vue des oiseaux. Reste la question du programme pour arriver à cette fin. Nous l'aborderons plus loin dans la discussion.

Est-ce important pour la biodiversité ?

En science, la question n'est pas de savoir s'il y a des effets, il y en a toujours, mais de savoir si ces effets sont assez importants²⁴. La supériorité des modèles synchroniques ou diachroniques prenant explicitement en compte les cultures n'a d'importance que si les réponses de l'avifaune à nos scénarios d'évolution des cultures sont suffisamment contrastées.

De ce point de vue, les indices ont des comportements variés. Tous scénarios confondus, les réponses sont moins importantes en diachronique qu'en synchronique. Mais nous avons vu plus haut que les réponses diachroniques ne préjugent pas de la qualité du paysage agricole. Ce qui est important pour la gestion, ce sont les réponses à long terme, dont les analyses synchroniques donnent en principe une image plus fidèle. Pour ces dernières, les plus fortes réponses aux cultures sont globalement observées pour l'abondance de l'alouette des champs. Il faut cependant garder à l'esprit que ces réponses sont relatives à un niveau de référence, qui dans le cas du contexte *Bocage* est faible. En nombre d'oiseaux, les variations sont modestes. L'abondance des spécialistes agricoles et la proportion de spécialistes prairiaux présentent des réponses substantielles. En revanche l'abondance totale, la richesse spécifique et l'indice de spécialisation de la communauté réagissent peu.

En restant fidèle à notre hypothèse de départ sur l'interprétation de ces indices, énoncée au chapitre II, nous ne pouvons pas conclure à des effets substantiels des assolements sur la biodiversité générale et l'état de santé des paysages agricoles. En revanche, si l'on se cantonne aux seuls spécialistes agricoles, nous constatons des effets aussi bien au niveau des espèces (cas de l'alouette des champs), que de la communauté (composition et abondance), ce qui peut avoir un intérêt en biologie de la conservation.

Caveat

Le caractère corrélatif de l'étude ne permet pas de garantir formellement l'absence d'artefacts. Nous avons limité les risques en amont au moment de la conception des modèles (choix des variables), de la stratification des carrés et de l'étude des corrélations entre variables dites explicatives. Compte tenu de ces limites, nous ne saurions trop insister sur le fait que les signaux détectés sont faibles et brouillés par des effets externes et internes aux carrés, et qui font objets de caveats répétés dans les

²⁴ Voir à ce propos les réflexions de (Burnham & Anderson, 2002)

travaux Britanniques sur le même type de données (Siriwardena et al., 2012 ; Whittingham et al., 2003). Parmi les effets externes, nous pouvons souligner l'importance des zones d'hivernage où les oiseaux peuvent connaître de fortes mortalités. La question de l'impact des cultures en hiver est importante et dépasse celle du choix d'assolement, en raison de la diversité des pratiques de gestion des intercultures qui doivent tenir compte de contraintes agronomiques et réglementaires. Parmi les facteurs internes, les pratiques culturales peuvent jouer un rôle, mais également les interactions biotiques, notamment la prédation.

VII.2. De la science à l'action

Nos résultats n'ont pas vocation à être traduits directement en conseil. Mais, dans un contexte professionnel où la pression est forte pour non seulement dire, mais aussi faire quelque chose, nous ne pouvons échapper à la question de l'utilisation des connaissances acquises pour l'expertise. Cela suppose de s'interroger en profondeur sur l'interprétation de nos résultats avant de pouvoir prendre position.

VII.2.1. Questions d'interprétation

Une première difficulté est l'interprétation des contextes utilisés dans notre étude. La tentation pourrait être grande de voir en eux des objets assez consistants pour régionaliser le conseil. En discutant le problème de la généralisation et ce que cache le mot « contexte », nous pousserons jusqu'au bout les conséquences de la variabilité des résultats entre contextes pour proposer une manière alternative de poser le problème de l'adaptation du conseil.

Une seconde difficulté tient au sens des indicateurs employés. Nos résultats mitigés, en particulier en *Openfield*, peuvent susciter deux réactions : « l'absence d'effet sur l'avifaune montre que l'assolement n'a aucun effet sur la biodiversité » ou bien « vous n'avez pas choisi des indicateurs assez sensibles ». En rappelant l'objectif de nos travaux et en analysant les positionnements implicites sous-jacents à ces deux réactions, nous prendrons parti sans exclure un regard critique sur les indicateurs employés.

Enfin, nous examinerons une dernière difficulté, celle du changement d'échelle, cette fois du paysage vers le régional ou le national. Peut-on affirmer que nos résultats impliquent une absence d'effet à ces échelles englobantes ?

Le problème de la généralisation spatiale

Nos résultats varient selon nos quatre contextes dans la plupart des cas, ce qui confirme les mises en garde de Schaub et al. (2011) et Whittingham et al. (2003) sur le transfert des associations espèces-habitat d'une région à l'autre.

Plaçons-nous dans une posture de recherche appliquée, où il s'agit de conseiller n'importe quel agriculteur. Prenons un cas hypothétique, où suite à la lecture de cette thèse, un organisme de filière souhaite promouvoir la biodiversité en développant les cultures de diversification. En vue de généraliser les résultats, une première attitude consiste à prendre nos quatre contextes au sérieux en les considérant comme des objets consistants, des sortes de classes homogènes et contrastées. Le problème consistera dans ce cas à affecter l'agriculteur à conseiller à un contexte donné, par exemple « *Bocage* ». Pour se simplifier la vie, le conseiller peut-il localiser les contextes au sein de zones contiguës, auquel cas le conseil pourrait être spatialisé sur la base d'un découpage territorial ? La question concerne le contexte paysager (*Openfield* ou *Bocage*). Coïncide-t-il avec des entités paysagères plus vastes que les carrés ?

Cette question peut par exemple être abordée avec la « Région Agricole » statistique, qui constitue un espace réputé homogène vis-à-vis des systèmes de production. « La Région Agricole est définie par un nombre entier de communes formant une zone d'agriculture homogène. Elle peut être à cheval sur plusieurs départements. La France métropolitaine est découpée en 411 RA » (source : Agreste). La Figure 27 montre, pour les régions agricoles contenant plus de 10 carrés STOC, la distribution de la métrique utilisée pour distinguer les contextes *Openfield* et *Bocage*. Les variations peuvent être restreintes (Champagne Crayeuse) ou d'amplitude plus large. Autrement dit, cela signifie que la RA ne préjuge pas nécessairement du type de paysage et que ce mode de regroupement peut générer des erreurs pour l'évaluation de scénarios territoriaux, ou plus grave pour l'application de mesures de gestion. Mais en pratique, la disponibilité des données à la résolution requise ne devrait plus imposer de tels regroupements, puisque chaque carré, et par extension chaque exploitation, peut être caractérisé individuellement. Autrement dit, l'agriculteur peut fournir ses coordonnées et se voir affecter automatiquement à un contexte donné après interrogation d'une base de données géographique. Cela suppose la production d'une base de données opérationnelle, la formation du conseiller à l'utilisation d'un tel outil et une reconfiguration assez profonde de la démarche de développement. Cette question intéressante dépasse le cadre de la thèse.

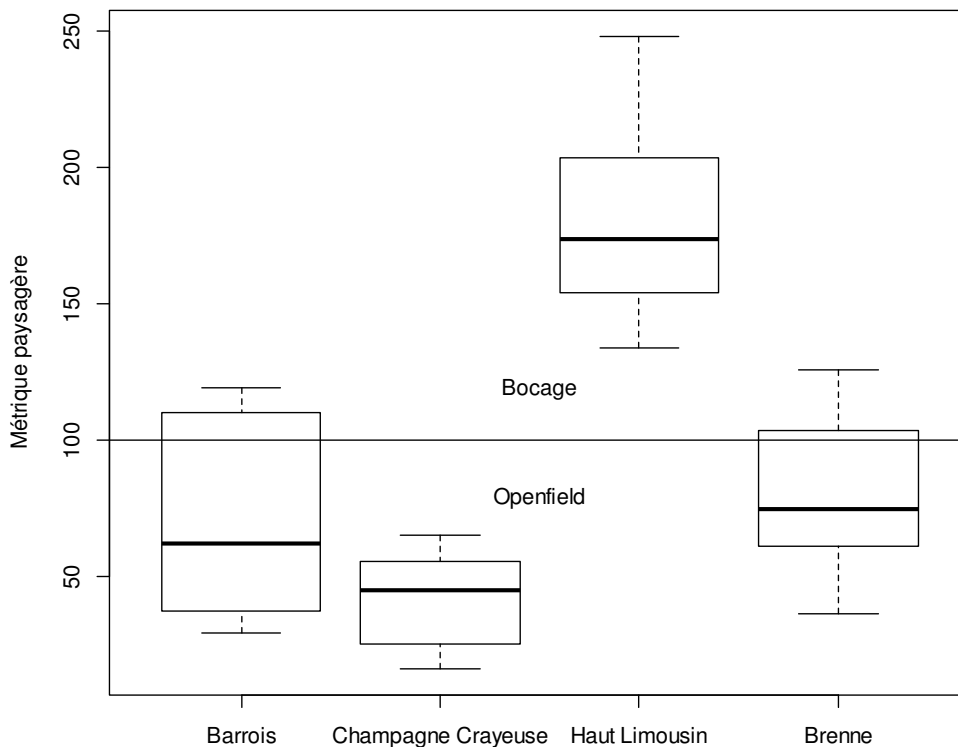


Figure 27. Distributions de la métrique utilisée pour définir les contextes *Openfield* ou *Bocage* pour les quatre régions agricoles avec plus de 10 carrés STOC. La valeur 100 discrimine les deux contextes. Cette métrique est le résultat de l'équation :

$$\sqrt{(0.75 * \text{surface herbe})^2 + (2 * \text{surface arbres agricoles})^2}$$

Une autre attitude consiste à interroger en préalable cette notion de contexte pour produire dans un second temps une stratification optimale, la plus adaptée possible. Nous avons évoqué dans le chapitre I l'ensemble des variations se cachant derrière le mot « contexte » qui peuvent concerner aussi bien les habitats (importance relative, mode de gestion) que les populations et les communautés (comportements, aires de répartition des prédateurs...). Ces sources de variation sont interdépendantes et montrent des structures spatiales plus ou moins complexes et de portée variable. Peut-on identifier des types de contextes stables et consistants ?

Les types (paysage et/ou régions) utilisés dans la thèse, ainsi que dans les travaux de (Schaub et al., 2011 ; Whittingham et al., 2007), sont définis sur une base conceptuelle et leurs limites concrètes sont arbitraires. Les conclusions des études se bornent au constat de variations sans s'interroger sur la consistance des types ainsi créés : le contexte doit être pris en compte, certes, mais sans que soit donné de méthode permettant de distinguer un contexte A d'un contexte B. Détournons ces travaux de leur but initial, en exigeant d'eux des recommandations opérationnelles passant par une grille de décision

typologique : les mêmes résultats auraient-ils été obtenus avec des types différents ?
Quelles conséquences pour la décision ?

Dans notre cas, des règles de stratification alternatives ou des fusions de contextes peuvent bien entendu aboutir à des résultats différents. Ces différences résultent d'effet de structure et de MAUP (*modifiable areal unit problem*), bien connus en statistiques et en géostatistiques (Openshaw & Taylor, 1979). Partant de là, deux attitudes sont possibles²⁵ :

- la variation des résultats selon les règles de stratification est un artefact statistique. Il existe de « vrais » contextes ou types, correspondant à des regroupements stables vis-à-vis de la propriété étudiée et correspondant à des processus écologiques. L'identification de ces « vrais » types ne peut venir que du recoupement avec les résultats d'autres travaux, en particulier ceux associant espèce et habitat par le truchement des traits des espèces.
- il est vain de vouloir discrétiser des phénomènes fondamentalement continus. La variation des résultats entre contextes montre uniquement la diversité des facteurs en jeu. Le gradient géographique est plus complexe qu'Est/Ouest ; il se passe une partie à trois avec interactions entre arbres prairie et région... et rien ne dit qu'une description plus fine des données n'aboutirait pas à de nouveaux résultats.

La première attitude est fondée sur deux paris : 1) la biologie des espèces est bien connue 2) la biologie des espèces nous informe sur les processus opérant à l'échelle du paysage et de la communauté. Nous avons montré que cette seconde condition n'est pas respectée dans notre cas (chapitre III). La seconde attitude est plus conforme à ce que nous connaissons des processus écologiques. Reprenant les facteurs de variations cités plus haut Landres et al. (1988) affirme, en citant Mayr :

Thus, differences in habitats attributes, genotypes, and species milieu may produce variation in phenotype, physiology, or behavior within species. Mayr (1970, p. 147) comments that such variation is "largely ignored by ecologists, most of whom discuss the ecological requirements of a species in a strictly typological manner" and that this variation is "of considerable practical importance, for instance, in wildlife management." Because each population of a species is embedded in a particular environmental context, the response of an indicator in one area should not be extrapolated to another without verifying the indicator's response in each area.

²⁵ Voir par exemple les réflexions menées dans le cadre de ce projet (Grasland, et al., 2006):

http://www.espon.eu/export/sites/default/Documents/Projects/ESPON2006Projects/StudiesScientificSupportProjects/MAUP/espon343_maup_final_version2_nov_2006.pdf

Lawton (1999) qui s'interroge sur la généralité des lois en écologie, exprime la même idée de manière plus lapidaire sur le niveau d'organisation intermédiaire entre la population et le biome, auquel nos paysages abritant des communautés correspondent : *"the middle ground is a mess"*.

Le gestionnaire est assez éloigné de ces considérations théoriques. Il estime que l'adaptation des mesures de protection au contexte est garante de leur efficacité. Nous sommes ici dans une démarche « *top-down* » où il s'agit de décliner localement des mesures impulsées à un échelon supérieur (cas des Mesures Agro-Environnementales par exemple) en réalisant des zonages. Cette opération est lourde de conséquences puisqu'elle consiste à transformer des aires de savoir en aires de pouvoir, avec des conséquences bien concrètes pour les acteurs, par exemple quand les zones deviennent juridiquement opposables (Couderchet & Amelot, 2010). Dans notre cas, des lobbies, pourraient très bien utiliser opportunément les effets de structure en créant des regroupements de carrés ou zonages ad hoc, pour soutenir qu'une culture est favorable dans tous les cas. Or rien ne permet de préjuger des effets réels sur les agriculteurs et les oiseaux de ce genre de découpage, ou charcutage, en « circonscriptions » agro-écologiques²⁶.

Comment améliorer les pratiques de zonage ? Nous voyons deux stratégies complémentaires pour y parvenir :

- augmenter la taille du jeu de données pour être en mesure de tester des contextes plus restreints croisant davantage de facteurs, ou ajuster des modèles plus complexes avec interactions. Cette stratégie pose évidemment un problème de coût. A notre connaissance, aucune étude de faisabilité n'a été réalisée à ce sujet. Une telle étude devrait prendre en compte les évolutions techniques et institutionnelles. Si la description des territoires à haute résolution et la traçabilité des pratiques agricoles ouvre des perspectives intéressantes, les relevés de biodiversité ne pourront probablement pas être automatisés, du moins à brève échéance.
- s'appuyer sur des méthodes statistiques exploratoires pour délimiter des zones d'homogénéité, ou de moindre variation. Les progrès en matière de fouille de données et d'analyse spatiale font qu'une marge de manœuvre existe à jeu de données constant (e.g. Miller & Han (2009) pour un aperçu des méthodes de *spatial clustering* utilisées dans le champ de la fouille de données spatiales).

Cette question du contexte est assez générale dans les sciences du vivant appliquées comme la biologie de la conservation et l'agronomie. La prise en compte des interactions génotypes*milieu pour l'évaluation des variétés cultivées est un exemple typique. Les

²⁶ Le charcutage électoral des circonscriptions (« *gerrymandering* ») est une application du MAUP.

enjeux sont importants. Il nous semble important de développer la réflexion à ce sujet à la fois dans ses dimensions théoriques et appliquées.

Dans notre cas, la prudence s'impose. La Figure 28 résume les différents gradients affectant les réponses de l'avifaune aux cultures. Notre travail a confirmé l'importance du contexte régional et paysager, et a mis en évidence l'importance de l'assolement initial. Et ces gradients n'épuisent pas le sujet, car nous n'avons pas abordé la diversité des pratiques culturales, qui peut opérer à de multiples niveaux : sur une même exploitation, entre exploitations proches et entre régions.

Cette diversité ne permet pas d'établir des recommandations passe-partout et impose une approche prudente que Bro, et al. (2008) appelle de ses vœux en examinant le cas de la perdrix grise où les associations entre cultures et populations montrent de fortes disparités régionales.

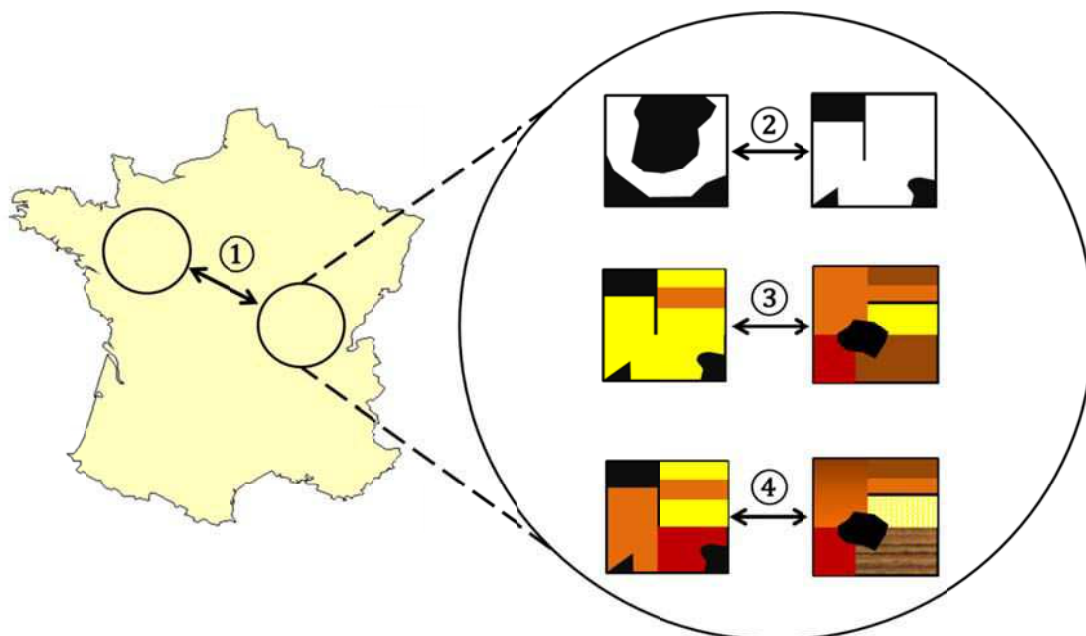


Figure 28. Niveaux auxquels s'exprime la variabilité de la réponse de l'avifaune à une modification donnée de l'assolement à l'échelle d'un carré STOC. La réponse dépendra ① de gradients géographiques (e.g. zone continentale/atlantique) ② du contexte paysager (e.g. bocage/openfield) ③ de l'assolement initial (e.g. diversifié, monoculture) ④ des pratiques culturales (e.g. conventionnel/biologique), non abordées dans le cadre de la thèse.

Au vu des remarques précédentes, notre conseiller risque de se retrouver dans une impasse. La solution pourrait consister à aborder le problème autrement. Pouvons-nous pousser jusqu'au bout l'idée exprimée plus haut par Landres et al. (1988) : une description exhaustive de l'ensemble des variations attribuables au contexte aboutirait à définir autant de contextes que de stations considérées comme individus. Selon cette idée, seule une analyse historique garantit l'identité des objets étudiés en raison de leur

permanence, et permet d'établir à proprement parler des relations de cause à effet. Autrement dit, il s'agit de relier l'évolution d'une population donnée à l'évolution de facteurs locaux. En termes de développement, cela signifie se fixer un objectif endogène (l'évolution des indicateurs de biodiversité constatée localement va-t-elle dans le bon sens ?) et non exogène (conformité à une norme par contexte). Nous développerons les implications d'une telle démarche en perspectives.

La question des indicateurs

Cette question est essentielle puisqu'elle conditionne le mode de lecture de nos résultats. Rappelons tout d'abord le statut des métriques employées dans le cadre de la thèse.

1) l'abondance de l'alouette des champs n'a pas le statut d'indicateur de biodiversité. C'est une espèce modèle qui ne préjuge pas de la biodiversité en général, et a dans notre dispositif une vocation uniquement heuristique. En conséquence, affirmer par exemple que le maïs est défavorable à l'alouette des champs en contexte « *Bocage Est* » ne revient pas à « condamner » le maïs. Ce serait commettre une double faute : assimiler l'espèce et la biodiversité, et confondre les domaines de la science et des valeurs. La conclusion aurait été différente si un enjeu de conservation avait été clairement explicité. Par exemple, les Britanniques ont mis en œuvre un programme de conservation de l'alouette des champs, et se sont posés dans un second temps la question de savoir si ce programme étendait ses bénéfices à d'autres taxons, ce qui ne semble pas être le cas (Smith et al., 2009). De la même manière, la proportion de spécialistes prairiaux parmi les spécialistes agricoles n'a pas de signification par rapport à l'état de santé du paysage agricole. Cette variable peut prendre sens pour la gestion, à condition que soient fixés des objectifs de conservation concernant les espèces ou bien les types de paysages, ce qui n'est pas notre propos.

2) l'abondance des spécialistes agricoles, la richesse spécifique, la spécialisation de la communauté et l'abondance totale ont quant à elles le statut d'indicateur de biodiversité. Elles sont interprétables comme valeurs et permettent de porter un jugement.

Critiquer le choix de ces indicateurs au regard de nos résultats, en arguant de leur manque de sensibilité aux pressions (i.e. les assolements) peut révéler un raisonnement circulaire définissant les « bons » indicateurs de la manière suivante : 1) certaines pratiques sont posées a priori comme pressions 2) des espèces sensibles à ces pressions sont identifiées 3) ces espèces sont instituées en indicateur de biodiversité qui deviendront des objectifs de gestion. Cela revient à confondre cause et effet, et peut se traduire par un biais de sélection d'espèces en déclin. Notre démarche est inverse : la biodiversité est posée comme état souhaitable a priori, approximé par un set d'indicateurs, et l'absence de liens avec les pratiques étudiées signifie simplement que

ces pratiques ne sont pas des pressions. Ce piège a bien été pressenti par Gregory et al. (2005) dans le cas des spécialistes agricoles :

habitat specialists are frequently promoted as indicator taxa and yet defining such a trait in a quantitative manner remains a challenge and there is a risk of circularity and subjectivity in this process.

species selection was based on expert judgement guided by additional information, which in theory could have led to bias if, for example, species whose populations were known, or suspected, to be declining had been selected preferentially. We do not believe that this occurred.

Ce qu'il nous faut discuter, c'est donc la capacité des indicateurs à représenter la biodiversité, et non leur sensibilité à d'éventuelles pressions. Nous avons expliqué dans les chapitres I et II les raisons qui ont conduit au choix de nos indicateurs d'état de santé. Mais la notion même d'indicateur implique l'imperfection et une certaine partialité. Ils doivent donc être critiqués pour être utiles.

Un premier problème réside dans le concept de spécialisation, qui préside à la constitution du groupe des spécialistes agricoles et au calcul de l'indice de spécialisation de la communauté et qui, nous l'avons vu plus haut avec les réflexions de Gregory et al. (2005), peut être suspecté de favoriser les espèces en déclin. En effet, le concept de spécialisation est vu dans notre cas comme lien avec une niche écologique, approximée par un type d'habitat (spécialisation « Grinellienne »), ce qui diffère de l'idée de spécialisation comme adaptation fonctionnelle (spécialisation « Eltonnienne ») (Devictor et al., 2010). Conséquence de cette approche, un spécialiste peut être un généraliste « Eltonnien » qui a échoué et s'est replié sur sa niche optimale (van Turnhout, 2011). Ce processus peut augmenter globalement la probabilité des spécialistes à être des espèces en déclin. Le cas des haies est intéressant pour montrer les conséquences possibles d'un tel biais. Comme nous l'avons montré, baser l'évaluation de la biodiversité sur l'abondance des spécialistes agricoles ou bien l'indice de spécialisation peut amener à condamner les haies qui peuvent être un facteur de banalisation de l'avifaune, en raison de l'éviction des spécialistes des espaces ouverts. Nos autres descripteurs de l'avifaune (richesse et abondance totale) ne montrent pourtant guère d'évolution : les haies seraient neutres vis-à-vis de la biodiversité. Et si l'on prend en considération l'impact des haies sur d'autres taxons issus d'autres études, les conclusions peuvent supporter des politiques en faveur de l'implantation de haies (Roux et al., 2009). Cet exemple montre le danger de prendre trop au sérieux les indicateurs en oubliant qu'ils ne sont que des représentations.

D'autre part, nos résultats indiquent que l'abondance des spécialistes agricoles crée un biais en faveur des spécialistes des espaces ouverts. Cet indicateur est fondamentalement différent de l'« indice d'abondance des spécialistes agricoles » (*Farmland Bird Index*) qui reflète une évolution au niveau national. Le calcul de ce

dernier égalise la contribution de chaque espèce spécialiste, alors que l'abondance mesurée au niveau du carré favorise les espèces les plus abondantes comme l'alouette des champs. Une évolution négative de l'indicateur sous l'effet d'éléments verticaux semi-naturels (haies) ou cultivés (maïs) peut signifier que les spécialistes agricoles des milieux semi-ouverts et fermés favorisés par ces éléments ne compensent que partiellement les spécialistes des milieux ouverts qui sont défavorisés. Autrement dit, cet indicateur ne permet pas de comparer, à surface agricole équivalente, des paysages d'openfield et de bocage. Selon cette interprétation, l'abondance des spécialistes agricoles est un indicateur plus utile pour la conservation d'un groupe d'espèces typiques d'un milieu donné que pour l'évaluation globale de l'intégrité du paysage.

Un second problème tient à la taille des carrés. Permettent-ils d'estimer réellement une capacité d'accueil compte tenu des va et vient des oiseaux ? Mesurer une réelle capacité de charge implique que les organismes étudiés soient strictement inféodés à la zone d'étude. 4 km² peuvent sembler trop peu. La distribution des abondances totales est asymétrique avec un faible nombre de carrés présentant des valeurs élevées. Cela suggère que certains oiseaux observés exploitent une zone plus étendue que le carré avec des phénomènes de concentration. L'accent est mis aujourd'hui sur le monitoring global (e.g. *Farmland Bird Index*) ou bien l'étude locale des préférences des oiseaux grâce aux indices ponctuels d'abondance. Il faudrait à l'avenir approfondir la réflexion sur des indicateurs d'évaluation territoriaux adaptés aux enjeux de conservation ou d'état de santé écologique.

La principale critique que l'on pourrait formuler à notre démarche est le recours à un seul taxon pour représenter la biodiversité. Carignan & Villard (2002) proposent dans leur revue d'utiliser plusieurs taxons pour évaluer l'intégrité écologique des territoires. Cela répond à une logique scientifique, et présente en outre l'avantage d'éviter une gestion orientée par un indicateur unique institué comme objectif de gestion, ce qui revient à confondre thermomètre et température. La critique est justifiée, mais tout est question de moyens.

Question du changement d'échelle du paysage vers la région

Nos résultats concernent le paysage. Nous permettent-ils de conclure sur étendues plus larges, par exemple sur les conséquences du développement d'une filière sur une région ou un pays ? Le fait que l'avifaune soit peu sensible au niveau paysage signifie-t-il qu'elle soit peu sensible au niveau région ? De la même manière que pour le changement d'échelle du champ au paysage, cela semble conforme au bon sens, mais il n'y a pas de raison de le croire a priori. Des processus globaux peuvent changer la donne. Nous estimons toutefois que le paysage est une échelle pivot utile pour mieux interpréter des études corrélatives menées à grande échelle.

VII.2.2. Que dire et que faire ?

Pour la recherche et le développement

Les conséquences de la thèse pour la recherche et le développement sont avant tout méthodologiques. Nous avons illustré le potentiel des bases de données à haute résolution pour décrire un grand nombre de paysages répartis n'importe où en France²⁷. Cette configuration est assez inhabituelle en écologie ou en agronomie, où les bases de données spatialisées concernent en général une ou quelques étendues continues (site atelier ou zone pilote). Elle devrait en revanche se développer pour accompagner la mise en place d'observatoires nationaux constitués, comme STOC, d'un grand nombre de stations : Observatoire National de la Biodiversité, Suivi des effets non intentionnels des pesticides, observatoires mobilisés pour le Bulletin de Santé du Végétal...

L'expérience acquise dans le cadre de la thèse montre que les problèmes informatiques générés par ce type de configuration doivent être considérés en amont, avec le stockage et le traitement de volumes de données particulièrement importants. Ce « changement d'échelle » ne peut pas être résolu par l'application de solutions logicielles voire matérielles habituelles et implique un effort de spécification et de conception informatique. Nous précisons à ce propos que la base de données n'est pas opérationnelle pour la production en routine. Une telle utilisation impliquerait l'optimisation des requêtes et un interfaçage.

La méthode que nous avons utilisée pour décrire les paysages a l'avantage de ne coûter, à la mise à disposition du RPG près, que l'écriture des lignes de code, ce qui représente un investissement modique pour un personnel bien formé. Cette méthode contraste avec celle basée sur des relevés de terrain dont des coûts sont élevés et proportionnels à la surface couverte (Ponce et al., 2014). La numérisation et la segmentation d'orthophotos, fortement consommatrice de main d'œuvre, est soumise aux mêmes contraintes de coûts. Le RPG est une source déclarative ce qui pose un problème de fiabilité. Mais les méthodes de terrain ne sont pas exemptes d'incertitude. Par exemple, les relevés de transects dans le cas du BBS ne peuvent fournir que des estimations imparfaites d'occupation du sol (Siriwardena et al., 2012).

Pour les agriculteurs

Comme indiqué dans le chapitre I, nos résultats ne sont pas destinés à produire du conseil individuel. Les réponses aux cultures sont de magnitude faible, et les modèles si incertains qu'il serait curieux de préconiser localement des pratiques assurant un bénéfice douteux pour la biodiversité contre des coûts certains pour l'agriculteur. Modifier les assolements a en effet des conséquences économiques. Nous estimons que

²⁷ L'extraction d'indicateurs paysagers à partir de la base de données, réalisée pour l'occasion sur les carrés STOC, est réalisable pour n'importe quel paysage Français, la seule donnée d'entrée étant un shapefile comme masque d'extraction.

l'affirmation soutenue par (Tscharntke et al., 2005 ; Hiron et al., 2015) selon laquelle la modification des assolements fait peser de moindres contraintes que celle des éléments fixes du paysage (haies, bosquets, bandes enherbées), même si elle semble faire preuve de bon sens, devrait être réexaminée. Les décisions d'assolement sont en effet déterminées par un grand nombre de facteurs internes et externes aux exploitations qui agissent comme autant de contraintes (Dury et al., 2012). La diversification des cultures peut en conséquence affecter l'ensemble du système de production et amener à recombinaison des ressources (main d'œuvre, matériel...), ce qui n'est pas le cas de l'implantation d'ESN qui correspond à une simple soustraction²⁸ par diminution des surfaces.

Mais cela ne veut pas dire qu'aucun résultat ne peut être obtenu en agissant sur le choix des cultures. Les effets du contexte suggèrent une variabilité importante des relations entre avifaune et cultures. Des effets substantiels ne sont donc pas exclus localement. Mais les mettre en évidence implique l'acquisition d'information locale. Nous y reviendrons. A supposer que de tels effets puisse être obtenus, un résultat important est le décalage temporel entre la mise en œuvre des mesures et leur résultat.

Ces considérations restent néanmoins assez théoriques. A l'issue de cette thèse et au regard des autres résultats disponibles dans la littérature, que répondre à un producteur d'oléoprotéagineux souhaitant améliorer la biodiversité sur son exploitation ?

Le premier point est que la question générale de la biodiversité doit être précisée et contextualisée. La biodiversité n'est pas une fonction que l'on peut maximiser. Aussi faut-il prendre en compte les enjeux patrimoniaux : quel type de faune veut-on promouvoir ? Quel type de paysage ? L'exemple des éléments verticaux sur les spécialistes des espaces ouverts est éclairant : si les haies présentent des avantages, elles peuvent causer des effets contreproductifs sur certaines espèces comme l'alouette des champs. La solution ne consistera pas à appliquer le même schéma partout, mais plutôt à préférer des aménagements adaptés aux enjeux locaux²⁹ en privilégiant les couverts herbacés aux haies ou vice versa selon les situations.

Si l'objectif est de promouvoir la biodiversité et les services associés, nos résultats suggèrent qu'il y aura plus à attendre d'un travail sur les éléments semi-naturels, i.e. choisir les ESN adaptés aux enjeux patrimoniaux, les diversifier et les disposer intelligemment pour maximiser les processus écologiques.

Si l'objectif est de favoriser les spécialistes agricoles, nous estimons que la diversité des cultures peut produire des bénéfices en paysage complexe et en systèmes herbagers.

²⁸ Nous évoquons le cas le plus fréquent de mise en place d'ESN « en marge » des espaces productifs et non de reconfiguration de ceux-ci via par exemple l'agroforesterie, la réintroduction de prairies permanentes...

²⁹ Ce point laisse en suspens l'importante question de l'articulation des enjeux locaux et globaux qui peuvent être contradictoires.

Mais il importe de garder une logique d'ensemble : le choix des cultures est une adaptation à des contraintes locales et hiérarchisées. Ce que nous apportons est un élément de réflexion parmi un grand nombre d'autres critères. La variabilité des résultats implique qu'il ne faut pas trop se fier à une recette (introduire n'importe quelle culture pour accroître un indice de Shannon), mais estimer les avantages et inconvénient des actions en se plaçant du point de vue des oiseaux (après analyse des conduites culturelles, y-a-t-il un risque de trappe ?). Cela ne requiert pas nécessairement des connaissances extrêmement élaborées. Par exemple, le concept de trappe, illustré par la destruction des nids lors d'opération et récolte ou d'entretien, permet de raisonner les pratiques, sous réserve d'un minimum de connaissances sur la biologie des oiseaux.

Pour les filières, les territoires

Les conséquences de nos résultats sont plus claires pour les évaluations de filière et de territoires.

Les cultures peuvent certes présenter des atouts et inconvénients pour des espèces ou des groupes d'espèces, mais il semble difficile d'affirmer à l'issue de nos travaux qu'elles puissent en elles-mêmes menacer ou promouvoir la biodiversité. De ce point de vue, nos résultats remettent en cause les méthodes habituellement utilisées dans les ACV qui touchent désormais au domaine de la biodiversité. Par exemple, la méthode SALCA juge de la qualité des cultures et des systèmes de cultures comme habitat pour différents taxons, dont les oiseaux (Jeanneret et al., 2014). Les scores obtenus au niveau de la parcelle peuvent être agrégés à celui de l'exploitation voire de la région. La méthode de Koellner (2007) s'intéresse à l'intégration des conséquences de changement d'utilisation des sols dans le temps, sans considérations sur l'agencement spatial des habitats. Or, nous l'avons confirmé, l'agrégation simple des surfaces est une simplification grossière car l'effet des cultures ne dépend pas simplement de leur surface. Elle dépend de leur mode d'insertion dans les territoires, et c'est le territoire considéré comme système qui doit être évalué. D'un point de vue fondamental, ces approches font l'erreur de considérer les cultures comme habitats, alors qu'elles sont pour la plupart des espèces des micro-habitats, dont seule la combinaison permet de rendre compte de la qualité du macro-habitat formant leur domaine vital. Mais cette logique partant de l'amont semble difficile à concilier avec celle partant de l'aval promue par l'affichage environnemental, qui cherche à mettre en scène la biodiversité de manière simple depuis les rayons de la grande distribution, en établissant des règles d'équivalence « produit – biodiversité ». Nous pensons ce type de règle illusoire. Nos résultats supportent l'idée qu'un biscuit peut avoir un impact bien différent selon la façon dont les cultures à l'origine de ses ingrédients auront été combinées ou dissociées dans les territoires.

VII.3. Perspectives

Le travail est loin d'être achevé. Les relations entre agriculture et biodiversité devraient être dans les années qui viennent une thématique majeure, dans le cadre de l'agroécologie ou de la biologie de la conservation. Identifier des perspectives de travail implique tout d'abord une réflexion sur les outils et méthodes mises en œuvre dans le cadre de la thèse. Les choix opérés correspondent en effet à des débats en cours sur l'évolution des disciplines et des méthodes scientifiques, permise notamment par certaines innovations technologiques. Comment nous positionner et quelle voie poursuivre ?

La thèse a été l'occasion d'expérimenter l'utilisation de données à haute résolution sur une large étendue, dans un cadre de modélisation largement empirique. A partir de cette expérience, nous nous interrogerons de manière prospective sur plusieurs questions méthodologiques organisationnelles et techniques, en vue d'une meilleure appréhension des relations entre agriculture et biodiversité. Quel est le potentiel de la modélisation dans un contexte de données toujours plus abondantes et accessibles ? Quel peut être l'apport de l'agronomie ? Enfin, comment améliorer l'acquisition de données et quelle proposition de dispositif pouvons-nous faire ?

VII.3.1. La solution réside-t-elle dans les mégadonnées³⁰ ?

Les mégadonnées désignent à la fois la masse de données aujourd'hui disponible et les traitements qui peuvent en être fait pour la prédiction. Cette approche est controversée. Le premier point de discussion porte sur les limites de l'approche corrélative.

Nous savons tous que « la corrélation n'est pas la causalité ». Mais un tel énoncé heurte le sens commun comme le montre l'usage fréquent du mot « effet » pour conclure à partir d'un modèle de régression basé sur des données d'enquête. Notre travail, nous le reconnaissons, n'échappe pas à ce travers sémantique. Il est courant d'opposer l'approche corrélative à l'approche expérimentale, qui est davantage apte à prouver un lien de causalité. Cette opposition est en réalité plus complexe quand on considère la diversité des méthodes d'investigation. Par exemple, Nichols et al. (2012) proposent un continuum où la force de l'inférence s'amenuise le long d'une séquence :

1. expérimentation randomisée : le facteur d'intérêt est manipulé toute choses égales par ailleurs ;

↳ 2. expérimentation non randomisée ;

↳ 3. analyse prospective sur des données d'observation : conformité du patron observé à des hypothèses formulées a priori ;

³⁰ Traduction de «big data »

↳ 4. analyse rétrospective sur des données d'observation : des hypothèses ad hoc sont proposées pour expliquer ce qui a pu produire le patron observé.

Dans le domaine de l'écologie appliquée, l'approche expérimentale est réputée produire les preuves les plus solides, mais elle reste rare. Par exemple, le site web « *conservationevidence* »³¹ qui offre une synthèse opérationnelle des connaissances dans le domaine de la biodiversité est basé sur les seules preuves expérimentales et offre un bilan maigre de l'intérêt d'aménagements paysagers. Ainsi, le rôle positif de la diversité des cultures est étayé uniquement par quatre études sur les carabes et les plantes, tandis qu'une autre trouve un avantage à la monoculture de maïs pour les carabes. Mais comme nous l'avons montré, les effets du contexte peuvent atténuer voir annuler de tels effets. Dans un contexte de prise de décision, les préconisations dans une large gamme de contextes devraient en principe être précédées d'un travail de validation.

Que l'on emploie une démarche corrélative ou expérimentale, les preuves seront donc toujours incomplètes et la certitude impossible. Le jugement sur l'effet attendu d'une mesure ne peut s'exprimer qu'en termes probabilistes, sans espérer une quelconque « balle en argent » pour clore le débat de manière définitive. Dans un contexte de gestion, la solution consiste à augmenter la plausibilité des énoncés en articulant les démarches expérimentales et corrélatives et en permettant la mise en commun des résultats grâce à un travail de normalisation des données permettant leur comparaison (Hampton et al., 2013).

Ce qui précède entre dans un cadre classique où l'inférence est fondée sur des connaissances préalables formalisée comme hypothèses. Or le développement des données massives (« Big Data ») incite certains à proclamer comme Anderson (2008) la « fin de la théorie », ou de manière plus mesurée à proposer un nouveau paradigme de recherche « *data driven* » opposée à l'approche classique « *knowledge based* » (Kelling et al., 2009). La proposition consiste à tirer parti de la donnée massive pour explorer et identifier de nouveaux patrons au sein de systèmes trop complexes et étendus pour pouvoir être appréhendés simplement par l'esprit humain, sans recours à des hypothèses préalables. Cette identification de patrons peut correspondre à une phase exploratoire de génération d'hypothèses, qui précède une éventuelle confirmation. Cet effort s'intègre dans une démarche scientifique. Mais il est également possible de se contenter de la boîte noire du modèle pour opérer des prédictions. Ce primat des données sur les connaissances préalables soulève un certain nombre de critiques.

Un premier niveau de critique concerne l'oubli de certaines leçons statistiques, valables quelque soient la taille du jeu de données. En reprenant dans un article de vulgarisation

³¹ www.conservationevidence.com, site adossé au journal *Conservation Evidence*.

quelques exemples issus de l'actualité récente, Harford (2014) retient quatre possibilités d'erreur majeures :

Recall big data's four articles of faith. Uncanny accuracy is easy to overrate if we simply ignore false positives, as with Target's pregnancy predictor. The claim that causation has been "knocked off its pedestal" is fine if we are making predictions in a stable environment but not if the world is changing (as with Flu Trends) or if we ourselves hope to change it. The promise that "N = All", and therefore that sampling bias does not matter, is simply not true in most cases that count. As for the idea that "with enough data, the numbers speak for themselves" – that seems hopelessly naive in data sets where spurious patterns vastly outnumber genuine discoveries.

A supposer que ces règles soient admises et que l'analyse de données massives soit restreinte à l'exploration et à la production de nouvelles hypothèses, un second niveau de critique concerne l'efficacité des stratégies de recherche au regard des moyens à engager. Nichols et al. (2012) se demandent, dans le cas de la biodiversité, s'il est plus rationnel d'investir dans des projets d'acquisition et de stockage de l'information dans des bases type « omnibus »³² multi-usages, ou bien s'il faut partir du corpus de connaissances et théories existantes pour bâtir des tests d'hypothèses et les dispositifs correspondants. Tout en affirmant leur préférence pour cette dernière voie, ils admettent que celle-ci ne saurait s'instituer en modèle universel.

Qu'en est-il dans notre cas ? Notre travail, bien qu'il n'ait pas été conçu dans ce sens, pourrait ouvrir la voie à une approche *data driven*. Partant de l'expérience de cette thèse, nous estimons que cette approche pourrait être fertile pour plusieurs raisons.

1. *Le caractère hybride des objets étudiés.* L'opinion de Nichols et al. (2012) est probablement valide au sein d'un champ disciplinaire donné, mais comment produire des hypothèses quand plus d'un champ disciplinaire est impliqué, en particulier quand il s'agit d'enquêter sur les interactions entre nature et société ? Les chercheurs d'une discipline donnée peuvent sans le vouloir ignorer la variabilité des objets relatifs à une autre discipline. Ils n'ont dans ce cas à disposition que des idées communes pour bâtir leurs hypothèses, et peuvent se retrouver finalement déconcertés. Nous l'avons vu pour les écologues confrontés à une réalité agronomique plus complexe que prévue : des processus que l'on croyait liés ne le sont que faiblement (e.g. diversité spatiale et temporelle des cultures ; intensité des pratiques et homogénéité du paysage), les cultures présentent des états variables sans que l'on sache vraiment ce qui relève de la normalité et de l'accident... A moins de pouvoir bâtir d'emblée de véritables programmes transdisciplinaires, cette situation de faiblesse peut justifier une phase initiale d'exploration *data driven*.

³² « Couteau Suisse » pourrait être une traduction appropriée.

2. *Le faible coût marginal des données.* L'argument économique est valide pour un coût marginal de la donnée fixe. Mais il perd en pertinence à mesure que ce coût diminue, ce qui est vrai dans notre cas. Notre base de données paysagère mobilise une information gratuite³³ de couverture nationale. L'intégration de nouvelles variables, ou le calcul d'une variable sur de nouvelles zones, ne coutent que la mise au point de quelques lignes de codes. Ce n'est pas le cas pour les données sur l'avifaune, mais nous verrons ci-après que la couverture nationale de la base de données sur les paysages permettrait en principe d'améliorer l'échantillonnage des carrés, et en quelque sorte le gain marginal des informations produites.

3. *Les vastes échelles de temps et d'espace à prendre en considération.* L'approche *knowledge based* ne permet pas de dépasser les limites imposées à l'intuition humaine : les échelles de temps et d'espace sont trop vastes, les niveaux d'organisation trop élevés pour imaginer des mécanismes, à moins d'adopter une démarche réductionniste. Pour prendre un exemple trivial, l'écologie du paysage n'a pu se développer qu'avec la prise d'altitude permise par l'avion. Il est en effet difficile de voir et donc de conceptualiser une « mosaïque » d'habitats sans photographie aérienne.

VII.3.2. Tirer parti des concepts de l'agronomie pour comprendre les variations de ressources

La part de variabilité inexplicée par nos modèles et l'effet des contextes posent question. Et si la raison ultime de cette variabilité résidait dans les variations de ressources fournies par les cultures ? De nombreux travaux appréhendent l'impact des cultures sur l'avifaune par la médiation des ressources qu'elles fournissent, en particulier les ressources trophiques. Ces dernières sont vues comme propriétés intrinsèques des cultures. La spécificité des flores et entomofaunes associées est pourtant difficile à établir : ces ressources varient qualitativement et surtout quantitativement.

Le problème est à notre avis conceptuel. L'affectation directe de ressources à la culture est un court-circuit dont la théorie agronomique dit qu'il faut se méfier. En effet, le concept de système de culture (Sebillotte, 1974) permet d'expliquer les situations observées au champ par l'histoire. Le diagnostic consiste à reconstituer l'enchaînement des cultures et des pratiques culturales qui ont pu générer des états du milieu responsables de la situation observée (habituellement un niveau de rendement). Les ressources trophiques associées aux cultures relèvent de la même chaîne causale complexe, à laquelle il faut ajouter une dimension spatiale en raison des flux entre parcelles, et entre parcelles et autres éléments paysagers. Selon cette analyse, le

³³ Le coût du RPG correspond à une « mise à disposition » et non à la production des données. Ce coût reste en tout état de cause modique.

problème n'est pas tant de mesurer les propriétés d'une culture « moyenne », que de comprendre les facteurs pouvant expliquer la variabilité observée.

Ce programme connaît un début d'application dans le cas de la flore dont les variations sont étudiées par la malherbologie. Les considérations de Marshall et al. (2003) ou de Fried (2007) sur la flore consommable par les oiseaux portent sur des variations en tendance sous l'effet de modifications des systèmes de culture. Mais la prédiction dans un contexte précis nécessite une expertise agronomique alimentée par un grand nombre de variables locales. La modélisation permet d'aller plus loin, en particulier avec le modèle FLORSYS qui simule l'évolution du stock semencier sous l'effet des pratiques culturales et permet d'évaluer l'intérêt de divers systèmes de culture sur la biodiversité évaluée à partir de différents taxons, dont les oiseaux (Mézière et al., 2015). Cette méthode offre une alternative à l'expérimentation pour le paramétrage de modèles simulant des processus, comme le modèle de déplétion des ressources hivernales conçu par Butler et al. (2010). Les dynamiques temporelles à l'œuvre font du système de culture un objet d'étude adapté.

Le cas des insectes est beaucoup moins clair car l'entomologie appliquée à l'agriculture ne se préoccupe habituellement que des ravageurs et de leurs auxiliaires. Les résultats d'inventaire à notre disposition et l'analogie avec les insectes ravageurs suggèrent que la ressource en insectes consommables varie fortement sous l'influence de nombreux facteurs inscrits dans l'espace et le temps (régions, paysages, pratiques culturales, pédo-climat). Mais cela reste à prouver. En l'absence d'information sur la variabilité de la ressource, nous ne pouvons pas conclure sur les propriétés de cultures « moyennes » en dehors du cas de ravageurs phytophages spécialisés. Les inventaires sont coûteux, même si des méthodes moléculaires (barcoding ADN (Hebert et al., 2003)), permettent d'envisager des améliorations, et il ne faut pas oublier l'ensemble des variables susceptibles d'intervenir dans la chaîne causale. Ce travail d'identification a priori implique une collaboration poussée entre agronomes et écologues. En définitive, ce que nous proposons est une agronomie des oiseaux, où le résultat ne se mesure par quintal de grain, mais en kg d'insectes ou de graines d'adventices.

Une autre solution purement empirique, consisterait à multiplier les mesures au sein d'un contexte agronomique et géographique cohérent, pour affecter aux cultures une distribution de ressources ou du moins fiabiliser l'estimation d'indicateurs statistiques. Pour le moment, les quelques cas disponibles sont tout à fait insuffisants pour établir de telles distributions et l'identification de contextes cohérents pose d'importants problèmes méthodologiques.

VII.3.3. Mieux tirer parti des bases de données nationales

La base de données sur l'occupation des sols constituée dans le cadre de la thèse couvre l'ensemble de la métropole. Cette base de données pourrait être utilisée sur le même

sujet, mais avec une perspective différente. Une interpolation des modèles, consistant à calculer des sorties sur l'ensemble du territoire agricole découpé selon une grille de 400 ha est envisageable³⁴, en vue de réaliser des estimations des populations régionales ou nationales, ou bien des cartes permettant d'identifier des zones d'intérêt ou à investiguer. Dans la même optique, la base de données pourrait être employée pour l'échantillonnage de nouveaux carrés, par exemple orthogonaux vis-à-vis de facteurs d'intérêts mais corrélés, e.g. hétérogénéité de composition et de configuration selon l'idée de Fahrig et al. (2011). Enfin, la base de données est suffisamment flexible pour étudier l'influence de l'occupation du sol sur d'autres taxons ou indicateurs de biodiversité renseignés grâce à d'autres réseaux que STOC.

Comment améliorer la qualité des données ? Deux améliorations de la description de l'occupation des sols sont envisageables. La première est l'accès au détail des codes cultures du RPG. Ces derniers représentent une réalité administrative parfois très éloignée de la réalité agronomique et écologique. A plus long terme, la télédétection et le traitement d'images offrent l'opportunité de dépasser les contraintes du RPG (groupes cultures mal définis et absence de localisation des parcelles culturales) et de la BD TOPO® (résolution temporelle). Ces méthodes sont par ailleurs parfaitement adaptées à la détection des couverts hivernaux pour lesquels les pratiques évoluent rapidement. L'offre de données devra néanmoins être adaptée à la configuration spécifique des observatoires, car les images sont habituellement fournies par scène (e.g. 60 km² pour Spot) ce qui implique une extraction pour éviter un gaspillage en cas de service payant (e.g. 54 km² de chute pour un seul carré STOC), ou du moins des problèmes de stockage et de traitement. Sentinelle 2 apportera à partir de 2017 des images adaptées et gratuites (Drusch et al., 2012), mais la chaîne de traitement pour aboutir à des descripteurs paysagers utilisables n'importe où en France reste à concevoir, ce chantier étant de nature industrielle (Encadré 3). La possibilité d'obtenir une information précise sur la localisation des parcelles est indispensable pour approfondir la question de la configuration spatiale des cultures. Elle permettrait également de travailler sur l'impact local des cultures grâce à une meilleure caractérisation des points d'écoute.

³⁴ Cela pose bien entendu des problèmes d'ingénierie informatique.

Encadré 3. Le potentiel de la télédétection, d'après les résultats du projet TELIAE (télédétection des infrastructures agro-écologie, financement CASDAR 2013-2015).

La télédétection offre la possibilité de suivre l'occupation du sol à haute résolution. Son potentiel a été démontré dans le cas des cultures et des infrastructures agro-écologiques, haies et prairies. Le compromis entre résolution et fréquence d'acquisition des images est aujourd'hui techniquement résolu. Le programme Sentinelle 2 permet en effet d'obtenir des données multispectrales à la résolution de 10 m avec une fréquence de 5 jours. Sous réserve de disposer de relevés de terrain, les algorithmes de classification permettent d'obtenir de bonnes performances pour la plupart des occupations du sol, avec toutefois des difficultés pour certains éléments linéaires (bandes enherbées).

L'exploitation opérationnelle de la télédétection pour l'accompagnement de dispositifs comme STOC se heurte à un problème de coût. Ces dispositifs impliquent la réalisation annuelle de cartes nationales à partir de laquelle seront extraites les emprises des zones de suivi (e.g. carrés entourés le cas échéant de buffers). Les coûts afférents peuvent être décomposés en plusieurs postes :

Images - Ce problème est aujourd'hui résolu par le projet COPERNICUS qui permet la fourniture d'images gratuites issues de Sentinelle 2 quel que soit le cadre d'utilisation, y compris commercial. Certains produits spécialisés à très haute résolution ou 3D (LIDAR) resteront toutefois payants.

Matériel - Les volumes d'information à stocker et à traiter impliquent une infrastructure informatique adaptée, au-delà de la bureautique personnelle. Toute la chaîne de traitement peut être prise en charge par des logiciels libres et gratuits (e.g. OrphéoToolBox pour la classification).

Main d'œuvre - L'acquisition d'échantillons d'entraînement ne nécessite pas de recours à une main d'œuvre spécialisée. Cette étape n'est envisageable sur une vaste étendue que grâce à l'exploitation d'information gratuite (*Google Earth*) ou bien la mise en place de partenariats tirant parti de réseaux existants au sol, e.g. parcelles géolocalisées de l'Observatoire Agricole de la Biodiversité, ou du réseau Vigicultures. La classification ne peut être réalisée que par du personnel formé. Cette opération doit en principe être répétée pour des régions cohérentes. Il s'agit du principal poste de coût.

Des initiatives sont en cours pour mutualiser ces différents coûts. C'est le cas du produit Occupation des Sols Opérationnelle (OSO) proposé par le Pôle Thématique Surfaces Continentales THEIA, qui vise une mise à disposition gratuite. Il s'agira toutefois d'un produit de compromis entre les besoins des différents utilisateurs. Ce genre de démarche est déjà opérationnel aux Etats-Unis où la carte d'occupation agricole du sol depuis 1997 est disponible en visualisation et téléchargement sur le site de l'USDA :

<http://nassgeodata.gmu.edu/CropScape/>

Une des limites de notre étude est l'absence de prise en compte des pratiques culturelles, dont nous pouvons suspecter un rôle de tierce variable à l'origine des variations observées des relations entre cultures et avifaune. Des bases de données nationales sur les pratiques culturelles existent, mais elles sont constituées à partir d'échantillons de parcelles ne couvrant au total qu'une part très faible du territoire. L'interpolation des pratiques recueillies sur ces parcelles pour estimer les pratiques sur des carrés STOC est possible via différentes techniques, des plus grossières (moyenne régionale), au plus sophistiquées (géostatistiques et modélisation avec l'ajout de co-variables, e.g. sol, type de rotation... disponibles dans des bases de données spatialisées). Mais la question n'est pas tant de concevoir les méthodes que d'évaluer la qualité des estimations. Le chantier reste ouvert. A l'avenir, d'autres voies d'acquisition d'informations sur les pratiques culturelles sont envisageables. La traçabilité des pratiques se développe dans un cadre réglementaire, ou bien purement professionnel. Divers outils d'enregistrement sont utilisés, avec la mise en place de standard permettant d'assurer leur interopérabilité. L'utilisation de cette information très riche se heurte à un problème politique bien plus que technique : comment garantir un bénéfice mutuel aux deux parties, recherche et profession agricole, tout en évitant des effets non désirés ? Autrement dit, quel retour et quelles garanties pour les agriculteurs ?

VII.3.4. Vers de nouveaux types de réseaux ?

La question de la généralisation des résultats à n'importe quelle situation (e.g. paysage, exploitation) est essentielle, car pour l'agriculteur, son conseiller, et les oiseaux, elle se traduit en termes de risques. Des recommandations issues de résultats induit extrapolés à partir d'une zone particulière peuvent être à l'origine de décisions contre-productives localement. Remettre le travail de validation à plus tard ou à d'autres sans plan précis n'est pas une solution. Nous avons vu que le compromis entre précision et généralité était une question de moyens : ce qu'il faudrait en théorie est un réseau de suivi pérenne et dense, prenant en compte l'ensemble des facteurs susceptibles d'affecter la biodiversité. Mais nous ne disposons que de moyens limités. Le problème réside dans le regard que nous, chercheurs, portons sur ces « moyens » : doivent-ils être considérés comme une contrainte externe intangible, ou bien une variable dont nous pouvons étudier les propriétés, autrement dit un objet d'étude interne au système étudié ? Selon cette idée, il existe deux façons de faire bouger le curseur :

1) utiliser les opportunités offertes par les évolutions technologiques pour augmenter le volume et la qualité des données, à un coût marginal quasi-nul dans une logique *d'open data* (i.e. la donnée supplémentaire ne coûte que le coût de son stockage). C'est ce que nous avons expérimenté dans le cadre de ce travail, sans toutefois en épuiser toutes les possibilités. Ces évolutions concernent la description des territoires, mais également l'acquisition de données sur la biodiversité, avec par exemple le développement de méthodes de reconnaissance automatique des chants d'oiseaux (Potamitis et al., 2014).

2) raisonner à un niveau supérieur l'organisation générale de l'acquisition de données. Le rôle de l'Etat ou des organismes de recherche comme seuls producteurs de données est aujourd'hui remis en cause. L'appel au bénévolat, dont STOC donne un exemple de réussite, offre une alternative, ainsi que, nous l'avons vu plus haut, la remobilisation de données propriétaires dans un cadre contractuel clair. Les approches participatives se développent dans le domaine de l'écologie (Couvet et al., 2008). Nous pouvons aujourd'hui discuter la possibilité de développer des suivis de recherche et développement de long terme associant volets écologique et agronomique avec un pilotage conjoint des agriculteurs et des naturalistes. Une autre voie de progrès permise par le développement de l'*open data* est la mutualisation de jeux de données pour des analyses pluridisciplinaires et intégratives, processus qui pose un problème de standardisation (Reichman et al., 2011). Nous l'avons constaté dans le cadre de notre travail, des questions apparemment aussi triviales que la définition des cultures peuvent trouver des solutions variées et la plupart du temps implicites (Encadré 4).

Ces deux propositions peuvent s'insérer dans un schéma de développement « *top-down* » où des connaissances obtenues à un échelon national servent à calibrer des mesures applicables localement pour atteindre des objectifs généraux (i.e. « ce que devrait être la biodiversité » dans tel type de situation), ce qui implique un découpage territorial en contextes homogènes. Or nous avons vu que chaque paysage est à proprement parler un individu et que les réponses de l'avifaune sont idiosyncratiques. Par ailleurs, nos résultats suggèrent des réponses variables, à contexte similaire, sous l'effet de la combinaison et de l'interaction des cultures. Pourquoi vouloir à tout prix approximer des réponses moyennes et appliquer des recettes, alors que l'information locale est disponible pour adapter les pratiques ? Un autre schéma de développement « *bottom-up* » est envisageable. Selon ce schéma, l'objectif n'est plus externe, mais interne, c'est-à-dire un état local que les acteurs essaieront d'améliorer. Cela permettrait d'éliminer le problème de la variabilité affectant les réponses de l'avifaune. Ce type d'initiative implique un suivi attentif aux particularités du milieu et des communautés. Il implique également un accès aux informations³⁵ et à une plateforme d'échange d'expérience. Cette solution est-elle réaliste ? L'exemple de l'agriculture suggère que oui.

³⁵ Par exemple, la mise en production de la base de données élaborée dans le cadre de la thèse pour une extraction d'indicateurs locaux ne pose aucun problème technique, mais implique un accord avec les fournisseurs de données.

Encadré 4. Le problème de la normalisation : l'exemple du colza.

Les travaux sur la biodiversité couvrent des domaines variés et l'usage de méta-données est peu fréquent. Il peut en résulter des ambiguïtés sur les objets étudiés ce qui rend difficile la comparaison des travaux. Pour illustrer ce propos, nous prendrons le cas du colza (*Brassica napus* L.). Les classes auxquelles peut se référer le colza varient selon les travaux et bases de données comme le montre les exemples suivants pris dans un contexte Européen :

- British Bird Survey : « brassicas »
- Registre Parcellaire Graphique : « colza » ou « gel industriel » ou « semence »
- Agreste : « colza d'hiver (et navette) » ou « colza de printemps (et navette) » ou « fourrage annuel »
- Vepsäläinen (2007) : « *broad leave crop* »
- Watson & Rae (1997) : « *rapeseed spring type* » ou « *rapeseed winter type* »
- Watson & Rae (1997) cités par Burton et al. (1999) : « *rapeseed* »

Ces classifications portent des logiques différentes. Les cultures sont des objets réglementés du point de vue de la PAC, des produits de filières pour Agreste, des objets observés *in natura* pour Watson & Rae (1997)... Cette absence d'harmonisation peut aboutir à des quiproquos (nous croyons que Burton et al. (1999) évoquent le colza d'hiver alors qu'il s'agit principalement de colza de printemps) ou des incertitudes obérant les possibilités de recherche bibliographique, de comparaison de travaux et de méta-analyse. L'exemple du colza peut être étendu à l'ensemble des descripteurs du paysage et des pratiques agricoles : éléments semi-naturels, pratiques culturelles... Le chantier de la standardisation est considéré comme un enjeu majeur en écologie (Reichman et al., 2011)

La résolution de ce problème implique un travail de normalisation, dont les porteurs sont difficiles à identifier dans le domaine agricole : le colza est-il une affaire de géographes, d'économistes d'écologues ou d'agronomes ? La norme AgroEdi comporte un référentiel pour les cultures, mais elle concerne principalement le domaine de la gestion.

L'agriculture est fondamentalement un système adaptatif forgé par les lois de la survie, autrefois celle des individus, aujourd'hui celle des entreprises. C'est ce qui explique la diversité de ses formes. Cette adaptation a toujours été réalisée compte tenu des conditions locales, mais en tirant parti de savoirs et représentations communes. Dans le domaine agricole, il n'existe pas de « manuel » garantissant un résultat par l'application de recettes, mais des « guides » accompagnant le conseil de clé de compréhension. Ce qui fonctionne pour la (re)production économique, peut-il fonctionner aussi pour d'autres buts comme la protection de la biodiversité ? Nous le croyons car ces buts sont liés. De

nombreux agriculteurs admettent que quelque chose ne va pas avec la régulation biologique, dont l'efficacité semble affectée par des pratiques excessives (e.g. destruction des auxiliaires par des traitements insecticides répétés). Un cercle vicieux peut se former quand le développement de populations de bioagresseurs résistants aux pesticides génère des traitements supplémentaires coûteux, voire des impasses techniques. Dans le cas de l'avifaune, la recrudescence des dégâts causés par les corvidés et les colombidés peut affecter directement le choix des cultures, avec des cas d'abandon du tournesol ou du maïs. Quelles sont les causes écologiques de ce phénomène nouveau et inquiétant ? La « durabilité » a ici une connotation très concrète, ce qui est une motivation puissante pour prêter une oreille attentive aux discours sur la biodiversité.

Conclusion

Les enjeux de la conservation de la biodiversité et de la promotion des services écosystémiques doivent être abordés à l'échelle du paysage. Or cette échelle pivot entre le champ et la région est difficile à aborder pour des raisons conceptuelles et méthodologiques. La principale originalité de ce travail a consisté en l'utilisation de données à haute résolution thématique et planimétrique pour caractériser un large échantillon de paysages réparti sur le territoire national. Nous avons pu ainsi distinguer les cultures (hors prairie, jachère) et identifier leur contribution aux variations de l'avifaune estimée à l'échelle du paysage, considérée comme proxy de la biodiversité.

Cette méthode nous a permis de montrer que les choses n'étaient pas aussi simples que de prime abord. La valeur d'une culture comme habitat ne préjuge pas toujours de son impact sur l'avifaune à l'échelle du paysage. Les paysages perçus comme les plus attractifs sous l'effet des cultures ne sont pas toujours les plus accueillants à long terme. Enfin, le recoupement avec la littérature suggère que l'hétérogénéité des cultures et des éléments fixes du paysage ne jouent pas nécessairement dans le même sens.

Cette complexité nous amène à prédire que les réponses de l'avifaune aux cultures dépendent non seulement du contexte paysager et régional, mais aussi des cultures composant l'assolement de départ. D'autre part, les conséquences d'une modification de systèmes de culture ne doivent pas être attendues dans l'année qui suit. Mais ces conclusions concernent les spécialistes agricoles, aucun effet tangible n'étant observé sur l'ensemble de la communauté.

Notre dispositif a toutefois été insuffisant pour décortiquer les processus à l'origine des interactions entre cultures. Deux lectures des modèles sont possibles : la valeur des cultures est fixe avec des synergies dépendant de la capacité des oiseaux à mobiliser des ressources éparses, ou bien la valeur des cultures elle-même varie selon leur combinaison avec des effets à distance (*spill-over* des ressources) ou dans le temps (effets précédents). Il n'est pas exclu non plus que les interactions soient l'indice d'une tierce variable, par exemple des types de conduites culturelles associées à certains systèmes de culture. L'investigation mériterait d'être poursuivie avec comme passage obligé la prise en compte de pratiques culturelles.

Avec ce travail, nous espérons avoir attiré l'attention des écologues sur la complexité de certains objets. Il n'y a pas de « nature » des cultures. Nous tenons à souligner que les méthodes et outils mis au point pour la thèse sont génériques. C'est le cas de la base de données dont une exploitation dans le cadre d'autres opérations est d'ores et déjà engagée.

Les apports opérationnels peuvent sembler modestes pour le développement agricole de terrain. La variabilité des réponses, leur faible magnitude et l'incertitude entourant les modèles plaident pour une approche de développement attentive aux particularités locales et adaptative, plutôt que sur la diffusion de recommandations générales dont les effets pourraient être contreproductifs.

Bibliographie

- Agrawal, A. A., Ackerly, D.D., Adler, F., Arnold, A., Caceres, C., Doak, D.F., Post, E., Hudson, P.J., Maron, J., Mooney, K.A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M.G. & Werner, E., 2007. Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(3), pp. 145-152.
- Allen, T. F. & Starr, T. B., 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. Chicago: University of Chicago Press.
- Anderson, C., 2008. The end of theory: The data deluge makes the scientific method obsolete. *Wired*, 16(7).
- Andrade, C., Chiron, F. & Julliard, R., 2012. Improving the selection of focal species exposed to pesticides to support ecological risk assessments. *Ecotoxicology*, 21(8), pp. 2430-2440.
- Antoni, V., Auzanneau, M., Castillo, M. & Colas, S., 2015. *Proposition d'indicateurs de suivi de la stratégie nationale de transition écologique vers un développement durable 2015-2020*, Paris: Rapport technique de la commission Indicateurs du Conseil National de la transition écologique (CNTE).
- Atkinson, P. W., Fuller, R. J. & Vickery, J. A., 2002. Large-scale patterns of summer and winter bird distribution in relation to farmland type in England and Wales. *Ecography*, 25(4), pp. 466-480.
- Augustin, N., Muggleston, M. & Buckland, S., 1996. An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology*, 33(2), pp. 339-347.
- Baldi, A. & Batary, P., 2011. Spatial heterogeneity and farmland birds: different perspectives in Western and Eastern Europe. *Ibis*, 153(4), pp. 875-876.
- Bas, Y., Renard, M. & Jiguet, F., 2009. Nesting strategy predicts farmland bird response to agricultural intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 134(3-4), pp. 143-147.
- Bengtsson, J., Ahnström, J. & Weibull, A.-C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 42(2), pp. 261-269.
- Bennett, A. F., Radford, J. Q. & Haslem, A., 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, 133(2), pp. 250-264.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), pp. 182-188.

Billetter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J. P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O. Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M. & Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), pp. 141-150.

Block, W. M. & Brennan, L. A., 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and application. Dans: D. M. Power, éd. *Current ornithology. Volume 11*. New York: Plenum Press, pp. 35-91.

Boatman, N. D., Brickle, N.W., Hart, J.D., Milsom, T.P., Morris, A., Murray, A.W.A., Murray, K.A. & Robertson, P.A., 2004. Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. *Ibis*, Volume 146, pp. 131-143.

Bock, C. E. & Jones, Z. F., 2004. Avian habitat evaluation: should counting birds count? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), pp. 403-410.

Bonthoux, S., 2011. *Relations spatiales et temporelles entre les communautés d'oiseaux et les paysages agricoles*. Toulouse: Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse.

Bonthoux, S., Barnagaud, J.-Y., Goulard, M. & Balent, G., 2013. Contrasting spatial and temporal responses of bird communities to landscape changes. *Oecologia*, 172(2), pp. 563-574.

Brandt, K. & Glemnitz, M., 2014. Assessing the regional impacts of increased energy maize cultivation on farmland birds. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(2), pp. 679-697.

Bretagnolle, V., Villers, A., Denonfoux, L., Cornulier, T., Inchausti, P. & Badenhauer, I., 2011. Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis*, 153(1), pp. 4-13.

Bro, E., Meynier, F., Sautereau, L. & Reitz, F., 2008. Peut-on prédire les densités de perdrix grise dans les plaines de grande culture? *Faune sauvage*, Volume 282, pp. 26-34.

Brotons, L., Wolff, A., Paulus, G. & Martin, J.-L., 2005. Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. *Biological Conservation*, 124(3), pp. 407-414.

Browne, S., Vickery, J. & Chamberlain, D., 2000. Densities and population estimates of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in Britain in 1997. *Bird Study*, 47(1), pp. 52-65.

- Burel, F. & Baudry, J., 1999. *Ecologie du Paysage : Concepts Méthodes et Applications*. Paris: Edition Tech & doc.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Cœur, D.L., Dubs F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E. & Lefeuvre, J.C., 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* , 19(1), pp. 47-60.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2d éd. New York: Springer.
- Burton, N., Watts, P., Crick, H. & Edwards, P., 1999. The effects of preharvesting operations on Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* nesting in Oilseed Rape *Brassica napus*. *Bird Study*, 46(3), pp. 369-372.
- Butler, S. J., Mattison, E.H., Glithero, N.J., Robinson, L.J., Atkinson, P.W., Gillings, P.W., Vickery, J.A. & Norris, K., 2010. Resource availability and the persistence of seed-eating bird populations in agricultural landscapes : a mechanistic modelling approach. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), pp. 67-75.
- Butler, S. J. & Norris, K., 2013. Functional space and the population dynamics of birds in agro-ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Volume 164, pp. 200-208.
- Butler, S., Vickery, J. & Norris, K., 2007. Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. *Science*, 315(5810), pp. 381-384.
- Carignan, V. & Villard, M.-A., 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental monitoring and assessment*, 78(1), pp. 45-61.
- Carlson, R., 1962. *Silent spring*. Boston: Houghton Mifflin.
- Casado, M. R., Mead, A., Burgess, P.J., Howard, D.C. & Butler, S.J., 2014. Predicting the impacts of bioenergy production on farmland birds. *Science of the Total Environment*, Volume 476, pp. 7-19.
- Chamberlain, D., Fuller, R., Bunce, R., Duckworth, J. & Shrubbs, M., 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, 37(5), pp. 771-788.
- Chamberlain, D. & Gregory, R., 1999. Coarse and fine scale habitat associations of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in the UK. *Bird Study*, 46(1), pp. 34-47.
- Chamberlain, D., Wilson, A., Browne, S. & Vickery, J., 1999. Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season. *Journal of Applied Ecology*, 36(6), pp. 856-870.
- Chevassus-au-Louis, B., Salles, J.-M., Pujol, J.-L., Bielsa, S., Martin, G. & Richard, D., 2009. *Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes: contribution à la décision publique*. Paris: Documentation française.

- Chiron, F., Princé, K., Paracchini, M.L., Bulgheroni, C. & Jiguet, F., 2013. Forecasting the potential impacts of CAP-associated land use changes on farmland birds at the national level. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Volume 176, pp. 17-23.
- Cléré, E. & Bretagnolle, V., 2001. Disponibilité alimentaire pour les oiseaux en milieux agricole : biomasse et diversité des arthropodes capturés par la méthode des pots-pièges. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, Volume 56, p. 275:297.
- Couderchet, L. & Amelot, X., 2010. Faut-il brûler les Znieff? *Cybergeo: European Journal of Geography*.
- Couvet, D., Jiguet, F., Julliard, R., Levrel, H. & Teyssedre, A., 2008. Enhancing citizen contributions to biodiversity science and public policy. *Interdisciplinary science reviews*, 33(1), pp. 95-103.
- Craheix, D., Angevin, F., Bergez, J., Bockstaller, C., Colomb, B., Guichard, L., Reau, R. & Doré, T., 2011. MASC 2.0, un outil d'évaluation multicritère pour estimer la contribution des systèmes de culture au développement durable. *Innovations Agronomiques*, Volume 20, pp. 35-48.
- Cunningham, H. M., Chaney, K., Bradbury, R. B. & Wilcox, A., 2004. Non-inversion tillage and farmland birds: a review with special reference to the UK and Europe. *Ibis*, Volume 146, pp. 192-202.
- De Cornulier, T., Bernard, R., Arroyo, B. & Bretagnolle, V., 1997. Extension géographique et écologique de la Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica* dans le centre-ouest de la France. *Alauda*, 65(1), pp. 1-6.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Thuiller, W., Venail, P., Villeger, S. & Mouquet, N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), pp. 15-25.
- Devictor, V. & Jiguet, F., 2007. Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120(2-4), pp. 179-184.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A. & Couvet, D., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), pp. 252-261.
- Dhondt, A. A., 1988. Carrying capacity: a confusing concept. *Acta Oecologica (Oecol. Gener.)*, 9(4), pp. 337-346.
- Dicks, L. V., Ashpole, J. E., Dänhardt, J., James, K., Jönsson, A., Randall, N., Showler, D. A., Smith, R. K., Turpie, S., Williams, D. & Sutherland, W. J., 2014. *Farmland Conservation: Evidence for the effects of interventions in northern and western Europe*. Exeter: Pelagic Publishing Ltd.

- Ding, T. -S., Yuan, H.-W., Geng, S., Lin, Y.-S & Lee, P.-F., 2005. Energy flux, body size and density in relation to bird species richness along an elevational gradient in Taiwan. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4), pp. 299-306.
- Dix, M. E., Johnson, R.J., Harrel, M.O., Case, R.M. & Wright, R.J., 1995. Influences of trees on abundance of natural enemies of insect pests: a review. *Agroforestry Systems*, 29(3), pp. 303-311.
- Donald, P. F., Evans, A.D., Muirhead, L.B., Buckingham, D.L., Kirby, W.B. & Schmitt, S.I.A., 2002. Survival rates, causes of failure and productivity of Skylark *Alauda arvensis* nests on lowland farmland. *Ibis*, 144(4), pp. 652-664.
- Donald, P.F., Green, R. & Heat, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, Volume 268(1462), pp. 25-29.
- Doxa, A., Bas, Y., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Terres, J.-M. & Jiguet, F., 2010. Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France. *Journal of Applied Ecology*, 47(6), pp. 1348-1356.
- Drusch, M., Del Bello, U., Carlier, S., Colin, O., Fernandez, V., Gascon, F., Hoersch, B., Isola, C., Laberinti, P., Martimort, P., Meygret, A., Spoto, F., Sy, O., Marchese, F. & Bargellini, P., 2012. Sentinel-2: ESA's optical high-resolution mission for GMES operational services. *Remote Sensing of Environment*, Volume 120, pp. 25-36.
- Duflot, R., Georges, R., Ernoult, A., Aviron, S. & Burel, F., 2014. Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica*, Volume 56, pp. 19-26.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, pp. 169-175.
- Dury, J., Schaller, N. & Garcia, F., 2012. Models to support cropping plan and crop rotation decisions. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2), pp. 567-580.
- Dziewiaty, K. & Bernardy, P., 2007. *Auswirkungen zunehmender Biomassennutzung (EEG) auf die Artenvielfalt - Erarbeitung von Handlungsempfehlungen für den Schutz der Vögel der Agrarlandschaft*, Bonn: Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit.
- Eggers, S., Unell, M. & Pärt, T., 2011. Autumn-sowing of cereals reduces breeding bird numbers in a heterogeneous agricultural landscape. *Biological Conservation*, 144(3), pp. 1137-1144.
- Eraud, C. & Boutin, J.-M., 2002. Density and productivity of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in relation to crop type on agricultural lands in western France: Small field size and the maintenance of set-aside and lucerne are important to ensure high breeding pair densities and productivity. *Bird Study*, 49(3), pp. 287-296.

- Ernault, A., Tremauville, Y., Cellier, D., Margerie, P., Langlois, E. & Alard, D., 2006. Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biological conservation*, 127(1), pp. 1-17.
- Everaars, J., Frank, K. & Huth, A., 2014. Species ecology and the impacts of bioenergy crops: an assessment approach with four example farmland bird species. *GCB Bioenergy*, 6(3), pp. 252-264.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M. & Martin, J-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), pp. 101-112.
- Firbank, L. G., Petit, S., Smart, S., Blain, A. & Fuller, R.J., 2008. Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), pp. 777-787.
- Fretwell, S. D., 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton: Princeton University Press.
- Fried, G., 2007. *Variation spatiales et temporelles des communautés adventices des cultures annuelles en France*, Dijon: Thèse de doctorat, Université de Bourgogne.
- Fried, G. & Reboud, X., 2007. Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de culture. *OCL*, Volume 14(2), pp. 130-137.
- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M. & Van Moorter, B., 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), pp. 2255-2265.
- Gillings, S., Newson, S. E., Noble, D. G. & Vickery, J. A., 2005. Winter availability of cereal stubbles attracts declining farmland birds and positively influences breeding population trends. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1564), pp. 733-739.
- Gilroy, J., Anderson, G., Vickery, J., Grice, P. & Sutherland, W., 2011. Identifying mismatches between habitat selection and habitat quality in a ground-nesting farmland bird. *Animal Conservation*, 14(6), pp. 620-629.
- Girardin, P., Bockstaller, C. & Werf, H. V. d., 1999. Indicators: tools to evaluate the environmental impacts of farming systems. *Journal of sustainable agriculture*, 13(4), pp. 5-21.
- Grasland, C. et al., 2006. ESPON 3.4.3: *The Modifiable Areal Unit Problem: Final Report*, Luxembourg: programme ESPON.

- Gregory, R. D., van Strien, A., Vorisek, P., Gmelling Meyling, A.W., Noble, D.G., Foppen, R.P.B. & Gibbons, D.W., 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), pp. 269-288.
- Grice, P., Evans, A., Osmond, J. & Brand-Hardy, R., 2004. Science into policy: the role of research in the development of a recovery plan for farmland birds in England. *Ibis*, Volume 146, pp. 239-249.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3), pp. 147-186.
- Haberl, H., Plutzer, C., Erb, K.-H., Gaube, V., Pollheimer, M. & Schulz, N.B., 2005. Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 110(3-4), pp. 119-131.
- Hall, L. S., Krausman, P. R. & Morrison, M. L., 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 5(1), pp. 173-182.
- Hampton, S. E., Strasser, C.A., Tewksbury, J.J., Gram, W.K., Budden, A.E., Batcheller, A.L., Duke, C.S. & Porter, J.H., 2013. Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(3), pp. 156-162.
- Harford, T., 2014. Big data: A big mistake? *Significance*, 11(5), pp. 14-19.
- Hart, J. D., Milsom, T.P., Fisher, G., Wilkins, V., Moerby, S.J., Murray, A.W.A. & Robertson, P.A., 2006. The relationship between yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *Journal of Applied Ecology*, 43(1), pp. 81-91.
- Hebert, P. D., Cywinska, A., Ball, S. L. & deWaard, J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1512), pp. 313-321.
- Hebinger, H., 2013. *Le colza*. Paris: La France Agricole.
- Hegemann, A., van der Jeugd, H.P., de Graaf, M., Oostebink, L.L. & Tieleman, B.I., 2010. Are Dutch Skylarks partial migrants? Ring recovery data and radio-telemetry suggest local coexistence of contrasting migration strategies. *Ardea*, 98(2), pp. 135-143.
- Henderson, I., 2009. *BTO Research Report No. 533 - A Review of UK Agricultural Biofuels: Potential Effects on birds and Knowledge Gaps for Bird conservation in the UK*, The nunnery, Thetford, Norfolk: British Trust for Ornithology.
- Henderson, I., Clark, N., Bodey, T., Holloway, S.J. & Armitage, M., 2004. *BTO Research Report No. 358 - The Use of Pea Crops by Farmland Birds; Evidence for an Extended Breeding and Enhanced Feeding Opportunities in Crop Mosaics*, The Nunnery, Thetford, Norfolk: British Trust for Ornithology.

- Henderson, I. G., Ravenscroft, N., Smith, G. & Holloway, S., 2009. Effects of crop diversification and low pesticide inputs on bird populations on arable land. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 129(1-3), pp. 149-156.
- Herzog, F., Steiner, B., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Bukacek, R., De Blust, G., De Cock, R., Dirksen, J., Dormann, C.F., De Filippi, R., Frossard, E., Liira, J., Schmidt, T., Stöcki, R., Thenail, C., van Wingerden, W. & Bugter, R., 2006. Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale. *European Journal of Agronomy*, 24(2), pp. 165-181.
- Hilty, J. & Merenlender, A., 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological conservation*, 92(2), pp. 185-197.
- Hinsley, S. & Bellamy, P., 2000. The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *Journal of Environmental Management*, 60(1), pp. 33-49.
- Hiron, M., Berg, A., Eggers, S., Berggren, A., Josefsson, J. & Pärt, T., 2015. The relationship of bird diversity to crop and non-crop heterogeneity in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 30(10), pp. 2001-2013.
- Hiron, M., Berg, Ä. & Pärt, T., 2012. Do skylarks prefer autumn sown cereals? Effects of agricultural land use, region and time in the breeding season on density. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 150(0), pp. 82-90.
- Holland, J. E. J., 2010. *Scoping study to investigate the development of a chick food Index* : DEFRA.
- Holland, J., Hutchison, M., Smith, B. & Aebischer, N., 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. *Annals of Applied Biology*, 148(1), pp. 49-71.
- Holland, J., Smith, B., Birkett, T. & Southway, S., 2012. Farmland bird invertebrate food provision in arable crops. *Annals of Applied Biology*, 160(1), pp. 66-75.
- Hutchinson, G. E., 1957. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. *Concluding remarks*, Volume 22, pp. 415-427.
- Inger, R., Gregory, R., Duffy, J.P., Stott, I., Vorisek, P. & Gaston K.J. , 2014. Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. *Ecology letters*, 18(1), pp. 28-36.
- Jeanneret, P., Baumgartner, D.U., Knuchel, R.F., Koch, B. & Gaillard, G., 2014. An expert system for integrating biodiversity into agricultural life-cycle assessment. *Ecological Indicators*, Volume 46, pp. 224-231.

- Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R. & Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica*, 44(0), pp. 58-66.
- Joannon, A., Bro, E., Thenail, C. & Baudry, J., 2008. Crop patterns and habitat preferences of the grey partridge farmland bird. *Agronomy for sustainable development*, 28(3), pp. 379-387.
- Johnson, D. H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1), pp. 65-71.
- Johnson, M. D., 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor*, 109(3), pp. 489-504.
- Jones, J., 2001. Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review. *The Auk*, 118(2), pp. 557-562.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F. & Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9(11), pp. 1237-1244.
- Keddy, P., 1992. Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, Volume 3, p. 157:164.
- Kelling, S., Hochachka, W.M., Fink, D., Riedewald, M., Caruana, R., Ballard, G. & Hooker, G., 2009. Data-intensive science: a new paradigm for biodiversity studies. *BioScience*, 59(7), pp. 613-620.
- Koellner, T. & Scholz R.W., 2007. Assessment of land use impacts on the natural environment. Part 1: an analytical framework for pure land occupation and land use change (8 pp). *The International Journal of Life Cycle Assessment*, 12(1), pp. 16-23.
- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B. & Siriwardena, G. M., 1999. The second silent spring? *Nature*, 400(6745), pp. 611-612.
- Landres, P. B., Verner, J. & Thomas, J. W., 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation biology*, 2(4), pp. 316-328.
- Lawton, J., 1999. Are There General Laws in Ecology ? *Oikos*, 84(2), pp. 177-192.
- Le Guyader, H., 2008. La biodiversité: un concept flou ou une réalité scientifique ? *Courrier de l'environnement de l'INRA*, Issue 55, pp. 7-26.
- Leenhardt, D., Therond, O. & Mignolet, C., 2012. Quelle représentation des systèmes de culture pour la gestion de l'eau sur un grand territoire? <http://www.agronomie.asso.fr/?id=56>.
- Lejars, C., Fusillier, J., Bouarfa, S., Coutant, C., Brunel, C. & Rucheton, G., 2012. Limitation of agricultural groundwater uses in beauce (France): what are the impacts on farms and on the food-processing sector? *Irrigation and Drainage*, 61(S1), pp. 54-64.

- Levins, R., 1966. The strategy of model building in population biology. *American scientist*, 54(4), pp. 421-431.
- Marshall, E. J. P., Brown, V.K., Boatman, N.D., Lutman, P.J.W., Squire, G.R & Ward, L.K., 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research*, 43(2), pp. 77-89.
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G. & Swift, M. J., 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science*, 277(5325), pp. 504-509.
- Metzger, J. P., Martensen, A.C., Dixon, M., Bernacci, L.C., Ribeiro, M.C., Teixeira, A.M.G. & Pardini, R., 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological Conservation*, 142(6), pp. 1166-1177.
- Mézière, D., Petit, S., Granger, S., Biju-duval, L. & Colbach, N., 2015. Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems. *Ecological Indicators*, Volume 48, pp. 157-170.
- Mignolet, C., Schott, C. & Benoît, M., 2004. Spatial dynamics of agricultural practices on a basin territory: a retrospective study to implement models simulating nitrate flow. The case of the Seine basin. *Agronomie*, 24(4), pp. 219-236.
- Miguet, P., Gaucherel, C. & Bretagnolle, V., 2013. Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological Modelling*, 266(0), pp. 10-18.
- Miller, H. J. & Han, J., 2009. *Geographic data mining and knowledge discovery*. Boca Raton: CRC Press.
- Moorcroft, D., 2000. *The causes and decline of the linnet *Carduelis cannabina* within the agricultural landscape.*, Oxford: Thesis (Ph. D.), University of Oxford.
- Moreby, S. & Southway, S., 2002. Cropping and year effects on the availability of invertebrate groups important in the diet of nestling farmland birds. *Aspects of Applied Biology*, Volume 67, pp. 107-112.
- Nagendra, H., 2002. Opposite trends in response for the Shannon and Simpson indices of landscape diversity. *Applied Geography*, 22(2), pp. 175-186.
- Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis*, 146(4), pp. 579-600.
- Nichols, J. D., Cooch, E. G., Nichols, J. M. & Sauer, J. R., 2012. Studying biodiversity: is a new paradigm really needed? *BioScience*, 62(5), pp. 497-502.
- Odderskaer, P., Prang, A., Elmegaard, N. & Andersen, P. N., 1997. *Pesticides research, 32: Skylark reproduction in pesticide treated and untreated fields: Comparative studies of*

skylark Alauda arvensis Breeding performance in sprayed and unsprayed spring barley fields, Copenhagen: Ministry of Environment and Energy.

Opdam, P., Foppen, R. & Vos, C., 2001. Bridging the gap between ecology and spatial planning in landscape ecology. *Landscape ecology*, 16(8), pp. 767-779.

Openshaw, S. & Taylor, P. J., 1979. A million or so correlation coefficients: three experiments on the modifiable areal unit problem. *Statistical applications in the spatial sciences*, Volume 21, pp. 127-144.

Orlowski, G., Karg, J. & Karg, G., 2014. Functional Invertebrate Prey Groups Reflect Dietary Responses to Phenology and Farming Activity and Pest Control Services in Three Sympatric Species of Aerially Foraging Insectivorous Birds. *PloS one*, 9(12), p. e114906.

Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J. & Gregory, R. D., 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, 67(4), pp. 518-536.

Pérot, A. & Villard, M.-A., 2009. Putting Density Back into the Habitat-Quality Equation: Case Study of an Open-Nesting Forest Bird. *Conservation Biology*, 23(6), pp. 1550-1557.

Pickett, S. R. A. & Siriwardena, G. M., 2011. The relationship between multi-scale habitat heterogeneity and farmland bird abundance. *Ecography*, 34(6), pp. 955-969.

Piha, M., Lindén, A., Pakkala, T. & Tiainen, J., 2007. Linking weather and habitat to population dynamics of a migratory farmland songbird. *Annales Zoologici Fennici*, 44(1), pp. 20-34.

Ponce, C., Bravo, C. & Alonso, J. C., 2014. Effects of agri-environmental schemes on farmland birds: do food availability measurements improve patterns obtained from simple habitat models? *Ecology and evolution*, 4(14), pp. 2834-2847.

Potamitis, I., Ntalampiras, S., Jahn, O. & Riede, K., 2014. Automatic bird sound detection in long real-field recordings: Applications and tools. *Applied Acoustics*, Volume 80, pp. 1-9.

Powolny, T., 2012. *Faire face à l'hiver - Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (Alauda arvensis)*, Poitiers: Thèse de doctorat, Université de Poitiers.

Princé, K., Lorrillière, R., Barbet-Massin, M., Léger, F. & Jiguet, F., 2015. Forecasting the effects of land use scenarios on farmland birds reveal a potential mitigation of climate change impacts. *PloS one*, 10(2), p. e0117850.

R Core Team, 2013. *R : A language and environment for statistical computing*, Vienne, Autriche: R Foundation for Statistical Computing.

Rands, M., 1985. Pesticide Use on Cereals and the Survival of Grey Partridge Chicks : A Field Experiment. *Journal of applied Ecology*, Volume 22(1), pp. 49-54.

Rapport, D. J., 1995. Ecosystem health: More than a metaphor? *Environmental Values*, 4(4), pp. 287-309.

Reichman, O., Jones, M. B. & Schildhauer, M. P., 2011. Challenges and opportunities of open data in ecology. *Science*, 331(6018).

Reijnen, R., Foppen, R. & Meeuwsen, H., 1996. The effects of traffic on the density of breeding birds in Dutch agricultural grasslands. *Biological Conservation*, 75(3), pp. 255-260.

Richards, S. A., 2005. Testing ecological theory using the information-theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology*, 86(10), pp. 2805-2814.

Robinson, R. A., Wilson, J. D. & Crick, H. Q., 2001. The importance of arable habitat for farmland birds in grassland landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 38(5), pp. 1059-1069.

Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T., 2005. Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 105(1), pp. 87-99.

Roux, X. L., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J. P. & Trommetter, M., 2009. *Agriculture et biodiversité : valoriser les synergies*. Versailles: Editions Quae, c/o INRA.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P. & Roger-Estrade, J., 2010. Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. *Advances in agronomy*, Volume 109, p. 219.

Sausse, C., Penillard, E., Barbottin, A. & Jiguet, F., 2011. Evaluation de l'impact de la culture de colza sur la biodiversité aviaire en France: enjeux, méthodes, premiers résultats. *Oléagineux, Corps Gras, Lipides*, 18(3), pp. 145-152.

Schaub, M., Kéry, M., Birrer, S., Rudin, M. & Jenni, L., 2011. Habitat-density associations are not geographically transferable in Swiss farmland birds. *Ecography*, 34(4), pp. 693-704.

Schmidt, A., Guichard, L. & Reau, R., 2010. Le colza est très dépendant des pesticides dans les rotations courtes sans labour. *Agreste Synthèses*, Volume 121, p. 7.

Scholefield, P., Firbank, L., Butler, S., Norris, K., Jones, L.M. & Petit, S., 2011. Modelling the European Farmland Bird Indicator in response to forecast land-use change in Europe. *Ecological Indicators*, 11(1), pp. 46-51.

Sebillotte, M., 1974. Agronomie et agriculture. Essai d'analyse des tâches de l'agronome. *Cahiers de l'ORSTOM*, Volume 24, pp. 3-25.

- Sheeren, D., Bonthoux, S. & Balent, G., 2014. Modeling bird communities using unclassified remote sensing imagery: Effects of the spatial resolution and data period. *Ecological Indicators*, Volume 43, pp. 69-82.
- Shrubb, M., 1988. The influence of crop rotations and field size on a wintering Lapwing *V. vanellus* population in an area of mixed farmland in West Sussex. *Bird Study*, 35(2), pp. 123-131.
- Siriwardena, G. M., Baillie, S. R., Fuller, R. J. & Robinson, R. A., 2014. How can functional space for farmland birds best be studied? A comment on Butler and Norris (2013). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Volume 192, pp. 8-11.
- Siriwardena, G. M., Cooke, I. R. & Sutherland, W. J., 2012. Landscape, cropping and field boundary influences on bird abundance. *Ecography*, 35(2), pp. 162-173.
- Smith, B., Holland, J., Jones, N., Moreby, S., Morris, A.J. & Southway, S., 2009. Enhancing invertebrate food resources for skylarks in cereal ecosystems: how useful are in-crop agri-environment scheme management options? *Journal of Applied Ecology*, 46(3), pp. 692-702.
- Stephens, P. A., Freckleton, R. P., Watkinson, A. R. & Sutherland, W. J., 2003. Predicting the response of farmland bird populations to changing food supplies. *Journal of Applied Ecology*, 40(6), pp. 970-983.
- Stoate, C., Moreby, S. & Szczur, J., 1998. Breeding ecology of farmland Yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Bird Study*, 45(1), pp. 109-121.
- Teillard, F., Antoniucci, D., Jiguet, F. & Tichit, M., 2014. Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. *Biological Conservation*, Volume 176, pp. 243-251.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, J., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. & Swackhamer, D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292(5515), pp. 281-284.
- Topping, C. J., Odderskaer, P. & Kahlert, J., 2013. Modelling skylarks (*Alauda arvensis*) to predict impacts of changes in land management and policy: development and testing of an agent-based model. *PloS one*, 8(6), p. e65803.
- Tryjanowski, P., Hartel, T., Báldi, A., Szymański, P., Tobolka, M., Herzon, I., Goławski, A., Konvička, M., Hromada M., Jerzak, L., Kujawa K., Lenda, M., Orłowski G., Panek M., Skórka, P., Sparks, T.H., Tworek, S., Wuczyński, A. & Żmihorski, M., 2011. Conservation of farmland birds faces different challenges in Western and Central-Eastern Europe. *Acta Ornithologica*, 46(1), pp. 1-12.

- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), pp. 857-874.
- Van Horne, B., 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife Management*, 47(4), pp. 893-901.
- van Turnhout, C., 2011. *Birding for science and conservation. Explaining temporal changes in breeding bird diversity in Netherland*, Nijmegen: Thesis, Radboud University.
- Vepsäläinen, V., 2007. *Farmland birds and habitat heterogeneity in intensively cultivated boreal agricultural landscapes*, Helsinki: Thesis, University of Helsinki.
- Vergez, A. & Bortzmeyer, M., 2013. *Analyse d'un indicateur "biodiversité" pour les produits agricoles, dans le cadre de l'affichage environnemental*, Paris: Commissariat Général au Développement Durable.
- Vickery, J. A., Feber, R. E. & Fuller, R. J., 2009. Arable field margins managed for biodiversity conservation: A review of food resource provision for farmland birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 133(1-2), pp. 1-13.
- Vickery, J., Chamberlain, D., Evans, A., Ewing, S., Boatman, N., Pietravalle, S., Norris, K. & Butler, S., 2008. *BTO Research Report No. 485 - Predicting the impact of future agricultural change and uptake of entre Level Stewardship*, The Nunnery, Thetford, Norfolk: British Trust for Ornithology.
- Vorisek, P., Jiguet, F., van Strien, A., Skorpilova J., Klvanova, A. & Gregory, R., 2010. Trends in abundance and biomass of widespread European farmland birds: how much have we lost. *BOU Proceedings-Lowland Farmland Birds III*.
- Watson, A. & Rae, R., 1998. Use by birds of Rape fields in east Scotland. *British Birds*, Volume 98, pp. 144-145.
- Watson, A. & Rae, S., 1997. The Ecology and Conservation of the Corn Bunting *Miliaria calandra*. Dans: P. Donald & N. Aebisher, éd. Peterborough: Joint Nature Conservation Committee, p. 115:123.
- Whelan, C. J., Wenny, D. G. & Marquis, R. J., 2008. Ecosystem Services Provided by Birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134(1), pp. 25-60.
- Whittingham, M. J., Krebs., J.R., Swetnam, R.D., Vickery, J.A., Wilson, J.D. & Freckleton, R.P., 2007. Should conservation strategies consider spatial generality? Farmland birds show regional not national patterns of habitat association. *Ecology Letters*, 10(1), pp. 25-35.
- Whittingham, M. J., Swetnam, R.D., Wilson, A., Jeremy, D., Chamberlain, D. & Freckleton, R.P., 2005. Habitat selection by yellowhammers *Emberiza citrinella* on lowland farmland

at two spatial scales: implications for conservation management. *Journal of Applied Ecology*, 42(2), pp. 270-280.

Whittingham, M. J., Wilson, J. D. & Donald, P. F., 2003. Do habitat association models have any generality? Predicting skylark *Alauda arvensis* abundance in different regions of southern England. *Ecography*, 26(4), pp. 521-531.

Wiens, J. A., 1992. *The ecology of bird communities*. Cambridge: Cambridge University Press.

Wiens, J. A., Stenseth, N.C., Van Horne, B. & Ims, R. A., 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 66(3), pp. 369-380.

Wiens, J. A. & Rotenberry, J. T., 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological monographs*, 51(1), pp. 21-41.

Wilcox, J., Barbottin, A., Durant, D., Tichit, M. & Makowski, D., 2014. Farmland Birds and Arable Farming, a Meta-Analysis. *Sustainable Agricultural Reviews*, Volume 13, pp. 35-63.

Wilson, J. D., Whittingham, M. j. & Bradbury, R. B., 2005. The management of crop structure: a general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? *Ibis*, 147(3), pp. 453-463.

Wilson, J., Evans, J., Browne, S. & King, J., 1997. Territory distribution and breeding success of skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in southern England. *Journal of Applied Ecology*, Volume 34, pp. 1462-1478.

Wretenberg, J., Lindström, A., Svenson, S., Thierfelder, T. & Pärt, T., 2006. Population trends of farmland birds in Sweden and England: similar trends but different patterns of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology*, 43(6), pp. 1110-1120.

Wright, D., 1983. Species-energy theory : an extension of species-area theory. *OIKOS*, Volume 41, pp. 496-506.

Glossaire des termes agronomiques

Ce glossaire définit des notions usuelles en agronomie. Il précise également le sens, dans le contexte de la thèse, de certains termes potentiellement ambigus.

Agriculture conventionnelle : catégorie recouvrant un grand nombre de pratiques jugées fréquentes ou habituelles. Elle peut être définie de manière négative par le fait qu'elle ne répond pas au cahier des charges de l'agriculture biologique.

Assolement : surface consacrée à chaque culture sur une exploitation ou un territoire. L'assolement est annuel. Il correspond à la composition de la mosaïque de cultures.

Conduite culturale : synonyme d'itinéraire technique (cf. infra).

Culture annuelle : culture complétant son cycle en moins d'un an.

Effet précédent : modification des états du milieu induite par la culture précédente dans la succession, et affectant la culture suivante. Par exemple, un blé suivant un colza sera réputé moins sensible aux maladies telluriques qu'un blé cultivé en monoculture.

Éléments semi-naturels : tous les éléments des espaces agricoles peu ou pas gérés présentant un intérêt pour la biodiversité : haies, bosquet, prairie extensive, bande enherbée, mare...

Grandes cultures : catégorie usuelle de culture incluant céréales à paille, maïs, oléoprotéagineux, betterave pomme de terre et quelques plantes textiles. Les fruits et légumes de plein champs ne sont pas considérés comme tels.

Interculture : période entre la récolte et le semis de la culture suivante. Une interculture longue (été-printemps) peut être mise à profit pour plusieurs types d'opération : enfouissement des pailles, travail du sol, désherbage, semis d'un couvert d'interculture pour retenir les nitrates... En raison de la diversité de ces pratiques, l'aspect du champ en interculture peut être varié.

Itinéraire technique : « ensemble des pratiques culturales ordonnées dans le temps, appliquées à une culture ou une association de cultures, depuis la préparation du terrain jusqu'à la récolte ». Un itinéraire technique classique en agriculture conventionnelle intègre : l'enfouissement des résidus de culture, la préparation du lit de semence, le semis, des traitements phytosanitaires (herbicides, insecticides, fongicides), l'apport de fertilisants, la récolte. Les interventions mécaniques en culture (binage...) sont possibles sur certaines cultures.

Monoculture : succession de cultures avec une seule culture, c'est-à-dire revenant sur la même parcelle chaque année. Le cas le plus connu est la monoculture de maïs. Pour le

grand public, la monoculture peut désigner une large étendue spatiale occupée par une seule culture. Un autre usage d'origine Nord-Américaine assimile la monoculture à la culture pure, c'est-à-dire sans association d'espèce (e.g. association maïs-courge).

Pratiques agricoles (ou pratiques) : ensemble des actions des agriculteurs affectant le milieu physique et biologique. Elles incluent les pratiques culturales, le choix d'assolement et de succession de cultures, la gestion du parcellaire (réarrangement des limites), l'implantation la destruction ou la gestion et des éléments semi-naturels.

Pratiques culturales : pratiques constitutives de l'itinéraire technique (cf ci-après).

Rotation : approximation de la succession de culture sous forme cyclique. Une rotation « courte » présente un motif répété sur 2 ou 3 ans.

Succession de cultures : liste des cultures occupant une même parcelle années après années.

Système de culture : « un système de culture est l'ensemble des modalités techniques mises en œuvre sur des parcelles cultivées de manière identique. Chaque système se définit par : la nature des cultures et leur ordre de succession ; les itinéraires techniques appliqués à ces différentes cultures, ce qui inclut le choix des variétés. » (Sébilotte, 1990). Un système de culture peut être relatif à une parcelle donnée dont on cherchera à retracer l'histoire en vue d'un diagnostic, ou bien à une population de parcelles que l'on jugera suffisamment similaires pour constituer des types.

Système de production : combinaison des activités productives et des moyens qui y sont consacrés, souvent décrite selon des grands types. Par exemple : bovin lait ; polyculture-élevage ; grandes cultures.

Système mixte : système de production associant culture et élevage.

Tête de rotation : première culture dans une rotation culturale, qui précède en général la première céréale. Une tête de rotation désigne en système de culture céréalier, toutes les cultures qui ne sont pas des céréales et permettent de « couper » la rotation.

Liste des sigles, acronymes et noms d'organismes

ACV : Analyse de Cycle de Vie

Agreste : site du Service de la statistique et de la prospective du Ministère de l'agriculture de l'agro-alimentaire et de la forêt

AIC (AICc) : Critère d'Information d'Akaike (corrigé)

BBS : British Bird Survey

CRBPO : Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux

CSI : Indice de spécialisation de la communauté

DEFRA : Department for Environment Food & Rural Affairs du gouvernement Britannique

ESCO : expertise collective scientifique

ESN : éléments semi-naturels (bandes enherbées, haies...)

IGN : Institut Géographique National

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique

MAE : mesure agro-environnementale

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

ODR : Observatoire du Développement Rural (INRA Toulouse)

ONCFS : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

PAC : Politique Agricole Commune

RGE : Référentiel Grande Echelle de l'IGN

RPG : Registre Parcellaire Graphique

SAGIR : réseau de surveillance épidémiologique des oiseaux et des mammifères sauvages terrestres en France.

SIE : surfaces d'intérêt écologique

SIG : système d'information géographique

SHOC : Suivi Hivernal des Oiseaux Communs

STOC : Suivi Temporel des Oiseaux Communs

Terres Inovia : centre technique des oléagineux des protéagineux et du chanvre industriel

USDA : United States Department of Agriculture

Annexes

Annexe 1. Espèces citées

Nom commun	Nom latin
Alouette des champs	<i>Alauda arvensis</i>
Bruant jaune	<i>Emberiza citrinella</i>
Busard des roseaux	<i>Circus aeruginosus</i>
Gorgebleue à miroir	<i>Luscinia svecica</i>
Linotte mélodieuse	<i>Linaria cannabina (anciennement Carduelis cannabina)</i>
Outarde canepetière	<i>Tetrax tetrax</i>
Perdrix grise	<i>Perdix perdix</i>
Vanneau huppé	<i>Vanellus vanellus</i>

Annexe 2. Évaluer l'impact des cultures sur l'avifaune : le cas du colza (article en préparation)

Contenu

Résumé.....	185
1. Introduction.....	185
2. Méthode.....	186
3. Impact à l'échelle du champ.....	186
3.1. Revue des travaux	186
3.2. Le colza comme habitat.....	191
3.3. Le colza comme pourvoyeur de ressources trophiques.....	192
3.3.1. Graines de colza.....	192
3.3.2. Parties végétatives	194
3.3.3. Flore associée au colza	194
3.3.4. Invertébrés associés à la culture de colza	195
3.4. Bilan.....	197
4. Changements d'échelle et prédiction	199
4.1. Modèles statistiques non spatialisés.....	201
4.1.1. Au niveau du paysage.....	201
4.1.2. Au niveau de la région et du pays	202
4.2. Modèles spatialisés	202
4.2.1. De la parcelle au paysage	202
4.2.2. Du paysage à la région.....	203
4.2.3. De la région au pays	203
4.4. Bilan.....	204
5. Les difficultés de la prédiction.....	205
5.1. Comment distinguer les cultures ?.....	205
5.2. L'emboîtement des échelles.....	206
5.3. Les résultats locaux sont-ils transférables à d'autres régions ?.....	207
5.4. Comment prévoir le futur sur la base de différences observées dans l'espace ?.....	207
6. Des connaissances à la gestion.....	208
7. Conclusion	209
Bibliographie.....	211
ANNEXE	218

Résumé

L'avifaune est considérée comme un indicateur raisonnable de l'état de la biodiversité dans les espaces agricoles. Pour cette raison, deux problèmes justifient de connaître comment elle peut être impactée par les cultures : la gestion de la biodiversité sur les exploitations et les territoires, et l'évaluation ex-ante du développement de filière. Nous nous penchons ici sur le cas du colza, exemplaire en raison de ses caractéristiques biologiques et de son importance dans le contexte agricole et économique actuel. Les connaissances sur l'impact du colza sur l'avifaune concernent principalement des espèces particulières à l'échelle du champ ou du point d'observation. Elles s'expriment en termes de caractère favorable ou non de la culture (*crop suitability*). Les études ne sont généralement pas spécifiques au colza. Les méthodes sont variées, mais les études démographiques sont l'exception. Le colza se révèle favorable comme habitat secondaire pour certains passereaux habituellement inféodés aux milieux humides, alors que d'autres spécialistes des milieux ouverts l'apprécient moins. Ces connaissances peuvent servir de guides pour mener des actions locales. Mais elles sont peu intégrées avec les problématiques agronomiques comme la régulation des ravageurs, et certaines associations directes ressources-cultures ne rendent pas compte de la façon dont les ressources sont produites et ne permettent pas d'expliquer leur variabilité. L'estimation d'un impact territorial peut être envisagée simplement à partir des connaissances acquises à l'échelle du champ, ou bien par la mise en œuvre de modèles spatialisés ou non spatialisés. En mobilisant le concept de hiérarchie, nous avons identifiés plusieurs problèmes méthodologiques obérant l'utilisation de ces méthodes pour la prédiction dans des conditions variées. D'autre part, les scénarios testés concernent principalement la substitution du colza à des surfaces pérennes, sans réflexion sur les conséquences de changements propres aux grandes cultures d'assolement et de rotation. Enfin les résultats concernent principalement des espèces individuelles, ce qui peut présenter un intérêt pour la conservation, mais ne permet pas de conclure sur les communautés. Pour ces raisons, nous estimons que les conditions requises pour des évaluations *ex-ante* fiable sur des territoires ne sont pour le moment pas réunies.

1. Introduction

Le déclin de l'avifaune spécialiste des espaces agricoles constaté en France et en Europe interpelle les filières agricoles et les pouvoirs publics, car le statut de ces espèces constitue globalement un indicateur pertinent de la biodiversité dans les espaces ruraux (Gregory, et al., 2005). La simplification des assolements est avancée comme une cause de ce déclin. En effet, des études corrélatives menées à l'échelle Britannique ont mis en cause le développement ces dernières décennies des cultures d'hiver au détriment des cultures de printemps (Donald, et al., 2001) (Chamberlain, et al., 2000). Des travaux de terrain ont permis d'identifier des caractéristiques des cultures affectant l'avifaune, certaines bien identifiables comme la structure et la dynamique de développement de leur couvert (Wilson, et al., 2005), d'autres plus complexes à caractériser, comme leur capacité à fournir des ressources alimentaires via une faune et une flore associée (Holland, et al., 2006) (Marshall, et al., 2003) (Wilson, et al., 1999).

Compte tenu de ces connaissances, la gestion de l'assolement peut être vue comme un levier pour améliorer le statut de l'avifaune sur les exploitations et les territoires. A un niveau plus global, le développement de nouvelles filières suscite des interrogations : en particulier quel est l'impact de l'accroissement des superficies en cultures dédiées aux biocarburants sur l'avifaune ? Il s'agit ici d'une posture d'évaluation *ex-ante* portant sur les échelons nationaux ou Européen. Notre revue traite du cas du colza, considéré à la fois pour son intérêt intrinsèque et comme modèle. Cette culture, qui a connu une croissance importante en Europe depuis les années 90 pour alimenter le marché des biocarburants, constitue une tête de rotation majeure des systèmes de culture céréaliers. Elle représente en 2011 4% de la SAU de l'EU-27 contre 13% pour le blé tendre (source : Eurostat) et se retrouve sur l'ensemble du territoire Européen, à l'exception de l'arc Méditerranéen. Le colza est principalement une culture d'hiver, semée fin août et récoltée de fin juin à août selon les régions Européennes. Il se distingue des céréales à paille par son couvert haut, ramifié et inextricable dès la formation des siliques. Cette crucifère partiellement entomophile fleurit précocement en avril. Les pollinisateurs ne sont pas les seuls insectes à profiter de cette culture. Le colza est en effet particulièrement apprécié, au grand dam des agriculteurs, de plusieurs espèces d'insectes phytophages, certains très spécialisés. Ces différentes caractéristiques peuvent affecter l'avifaune car elles offrent un contraste avec les céréales à paille qui constituent la toile de fond des paysages cultivés. Elles font du colza un cas d'étude intéressant.

Dans une première partie, nous recensons les travaux menés sur l'impact du colza sur l'avifaune à l'échelle du champ pour identifier les concepts et méthodes mobilisés, et dégager les processus écologiques impliqués. Nous approfondissons le principal d'entre eux, c'est-à-dire la fourniture de ressources trophiques ? Dans une seconde partie, nous examinons différentes stratégies de changement d'échelle mobilisées pour produire des résultats à l'échelle du paysage et au-delà. Les difficultés méthodologiques susceptibles d'affecter la fiabilité des prédictions sont examinées dans une troisième partie. Dans la dernière, nous abordons la traduction de ces connaissances dans le langage de la gestion, avant de conclure sur les questions de la gestion des assolements et de l'évaluation *ex-ante* du développement de filière.

2. Méthode

Le champ d'investigation couvre de nombreux domaines thématiques et méthodologiques. Mais il est aussi restreint si l'on considère le seul cas du colza noyé au milieu des autres types d'usage agricole des sols. Plusieurs travaux délivrent une information sur le colza au sein de résultats plus généraux, le cas échéant en annexe. En conséquence, la recherche par mot-clé initialement réalisée sur Google Scholar a été complétée par l'exploitation de la littérature technique, de thèses, et de synthèses opérationnelles pour le paramétrage de modèle ou l'évaluation *ex-ante* de mesures ou scénarios. Les matériaux étant très hétérogènes, leur exploitation a été essentiellement qualitative, sans tentative de méta-analyse.

3. Impact à l'échelle du champ

3.1. Revue des travaux

Nous avons recensés les travaux concernant spécifiquement l'impact du colza, et ceux ayant trait à l'impact plus général des pratiques agricoles, et au titre desquels ont été observées et discutées des relations entre colza et oiseaux. Le Tableau 1 présente les résultats de ce recensement, et un dénombrement par grands items (localisation, méthode, espèces, saison, effet). Malgré l'importance du colza dans le paysage agricole contemporain, le nombre de références (24) est sans commune mesure avec l'abondante littérature sur les relations entre agriculture et avifaune. (Tryjanowski, et al., 2011) ont par exemple recensé 2380 articles de ce type sur les 28 pays de l'Union Européenne. Cela peut s'expliquer par la prégnance des approches holistiques en écologie ou les cultures et leurs conduites forment des catégories agrégées (e.g. la surface labourable, l'agriculture intensive, biologique), en raison d'une simplification a priori ou bien de l'indisponibilité des données (Burel & Baudry, 1999).

L'ensemble de ces travaux s'appuient de manière explicite ou implicite sur le concept de niche écologique (Hutchinson, 1957) qui représente l'hypervolume formé par l'ensemble des ressources nécessaires à une espèce donnée : nourriture, abris, température.... Selon ce point de vue, il faut étudier l'adéquation entre la niche de l'espèce et les ressources fournies par la culture. La culture est considérée ici comme habitat plus ou moins favorable. Le Tableau 1 précise pour chaque étude les méthodes employées pour le démontrer, qui sont de trois types :

- Observation ou autoécologie (6 études) : l'étude des individus dans leur milieu et permet de tirer des conclusions sur leur comportement (e.g. 'le colza offre des ressources pour la nidification et l'alimentation'), mais ces informations qualitatives ne permettent pas de prédire l'évolution des populations.
- Association espèce-habitat (19) : les données de fréquentation ou d'abondance rapportés aux types d'habitats permet de tirer des conclusions sur les préférences relatives entre habitats (e.g. 'on trouve moins telle espèce dans le colza que dans le blé'), ce qui autorise dans une certaine mesure l'inférence sur l'évolution des populations. Ces études sont les plus nombreuses, mais elles peuvent être entachées de biais: risque de pseudo-réplication, hypothèse d'un état stable, possibilité de 'trappe écologique' où les oiseaux se trompent sur la qualité des habitats, c'est-à-dire les sélectionnent avec des conséquences néfastes sur le taux de croissance de la population (Bock & Jones, 2004).
- Etudes démographiques (2) : elles permettent de relier effet observé et processus (e.g. 'la consommation de graines de colza entraîne une amélioration de la survie des portées'). Ces études sont les plus probantes mais les plus rares. Notre recensement ne fait pas exception à la règle. Seules les études de (Moorcroft, et al., 2006) sur la linotte mélodieuse et (Eraud & Boutin, 2002) sur l'alouette des champs incluent un volet démographique.

Les études sont inégalement réparties au niveau Européen : nombreuses en Grand Bretagne (15), localisées sur la zone atelier de Chizé (Deux-Sèvres) en France (4), et rares ailleurs (4). Les espèces étudiées sont choisies selon les réponses attendues (Gorge bleue à miroir, bruant des roseaux, linotte mélodieuse), ce qui explique la forte proportion d'effets favorables (13), ou en tant qu'organisme modèle sensible aux pratiques agricoles. C'est le cas de l'alouette des champs, très commune, typique des espaces ouverts, et nichant couramment dans les cultures.

Les études concernent deux périodes clés pour la démographie, affectant la survie des individus et l'accroissement des populations: l'hiver (7) et la saison de reproduction (16). Les effets en saison de

reproduction sont contrastés selon les espèces : défavorables pour les nicheurs aux sols spécialistes des espaces ouverts comme l'alouette des champs ou le bruant proyer, favorable pour certains spécialistes des milieux humides (gorge bleue à miroir, bruant des roseaux) et granivore spécialisés (Linotte mélodieuse). Ce constat est néanmoins fragile. Ainsi, la méta-analyse de (Wilcox, et al., 2014) al. sur le cas de l'alouette des champs n'a pas mis en évidence de différences de sélection des grandes cultures en saison de reproduction, sauf cas de la luzerne. Cette incohérence est-elle attribuable à une base de connaissance plus restreinte pour la méta-analyse (pas de prise en compte des études autoécologiques) ou bien à un excès de confiance des experts ? Il est difficile d'en juger. Les effets en hiver sont globalement positifs en raison de la spécificité de la ressource offerte par la culture, i.e. le feuillage, et par les chaumes non travaillés en interculture. Pour les deux périodes de l'hiver et du printemps, les effets sont en général directs, observés sur le champ de colza lui-même. Mais quelques études reportent des effets à distance s'exerçant dans le temps sur les cultures suivantes (Shrubb, 1988) et dans l'espace avec un effet défavorable sur les champs adjacents (Miguet, et al., 2013), ou bien un effet favorable sur les haies adjacentes (Green, et al., 1994).

Ces études abordent les processus écologique de deux manières : directement (observation ou démographie), ou indirectement (association espèce-habitat). Dans ce dernier cas les processus sont habituellement évoqués en discussion. Il ressort globalement deux grilles de lecture complémentaires expliquant l'impact du colza : la première part de la spécificité de son couvert et le considère comme un type d'habitat plus ou moins apte à accueillir certaines espèces. La seconde voit dans cette culture un pourvoyeur de ressources trophiques consommables par l'avifaune.

TABLEAU 1 : RESULTATS SUR L'IMPACT DU COLZA A L'ECHELLE DU CHAMP OU DU POINT D'OBSERVATION

Référence	Espèce	Localisation	Saison	Méthode	Effet du colza
(Powolny, 2012)	Alouette des champs	Deux-sèvres, France	Hiver	Association espèce-habitat & observation des individus	Favorable, imputé à la consommation de feuillage
(Hancock & Wilson, 2003)	13 passereaux granivores	Ecosse	Hiver	Association espèce-habitat	Favorable, imputé à la "valeur" des chaumes de colza
(Shrubb, 1988)	Vaneau huppé	West Sussex, Angleterre	Hiver	Association espèce-habitat	Favorable, mais sur le blé suivant. L'effet est imputé à la fertilisation organique apportée sur colza dans le contexte local, stimulant la production de ressources trophiques
(Gillings, 2003)	Vaneau huppé	Angleterre	Hiver	Association espèce-habitat	Défavorable
(Inglis, et al., 1990)	Pigeon ramier	Angleterre	Hiver	Association espèce-habitat	Favorable, la consommation des feuilles limitant la mortalité hivernale
(Buner, et al., 2005)	Perdrix grise	Suisse	Hiver	Association espèce-habitat	Favorable
(Stoate & Szczur, 1997)	Bruant jaune	Angleterre	Hiver et reproduction	Association espèce-habitat	Défavorable en hiver et favorable jusque début juin en saison de reproduction
(Henderson, et al., 2009)	Groupes fonctionnels et espèces : insectivores, granivores, alouette des champs, perdrix grise	Angleterre	Hiver et reproduction	Association espèce-habitat	Favorable aux alouettes en hiver, aux insectivores et dans une moindre mesure aux granivores en saison de reproduction
(Browne & Aebischer, 2003)	Tourterelle des bois	Angleterre Est	Reproduction	Observation	Favorable : les graines de colza sont une composante importante du régime alimentaire
(Moorcroft, et al., 2006)	Linotte mélodieuse	Angleterre centrale	Reproduction	Etude démographique	Favorable: les graines sont une composante majeure de l'alimentation avec un effet sur le succès reproducteur
(Whittingham, et al., 2009)	10 spécialistes agricoles	Angleterre centrale	Reproduction	Association espèce-habitat	Favorable pour l'accenteur mouchet, le bruant des roseaux et le bruant jaune
(Surmacki, 2005)	Spécialistes des marais : rousserolle effarvate, phragmite des joncs, rousserolle verderolle	Pologne	Reproduction	Association espèce-habitat en période de nidification	Favorable, imputé à l'entomofaune associée
(Gruar, et al., 2006)	Bruant des roseaux	Nord de l'Angleterre	Reproduction	Association espèce-habitat & observation des individus	L'effet favorable du colza dépend de facteurs locaux (proximité d'une zone humide) et régionaux
(Burton, et al., 1999)	Bruant des roseaux principalement	Angleterre	Reproduction	Observation	Favorable sur l'alimentation, mais possibilité d'effet défavorable des récoltes précoces sur les nichées
(Green, et al., 1994)	18 spécialistes agricoles	Angleterre	Reproduction	Association espèce-habitat	Le colza améliore la fréquentation des haies adjacentes pour toutes les espèces
(De Cornulier, et al., 1997)	Gorge bleue à miroir	Deux-sèvres, France	Reproduction	Observation	Favorable comme habitat secondaire (site de nidification et de nourrissage)
(Berndt & Hözel, 2012)	Gorge bleue à miroir	Allemagne	Reproduction	Observation	Favorable comme habitat secondaire, mais variable selon le type de sol et la présence de fossés
(Miguet, et al., 2013)	Alouette des champs	Deux-sèvres, France	Reproduction	Association espèce-habitat	Défavorable, y compris sur les champs alentours : l'alouette évite la proximité du colza
(Eraud & Boutin, 2002)	Alouette des champs	Deux-sèvres, France	Reproduction	Association espèce-habitat et étude démographique	Défavorable

(Chamberlain & Gregory, 1999)	Alouette des champs	Angleterre	Reproduction	Association espèce-habitat	Défavorable
(Whittingham, et al., 2003)	Alouette des champs	3 régions, Angleterre	Reproduction	Association espèce-habitat	Défavorable dans 2 régions sur 3
(Wilson, et al., 1997)	Alouette des champs	Angleterre	Reproduction	Association espèce-habitat & observation des individus	Défavorable : établissement de territoire possible, mais sans nidification
(Brickle, et al., 2000)	Bruant proyer	West Sussex, Angleterre	Reproduction	Association espèce-habitat	"Brassicas" peu fréquentées pour le nourrissage
(Wilcox, et al., 2014)	Alouette des champs	Europe	Reproduction	Association espèce-habitat (méta-analyse)	Pas d'effet

Synthèse

24 références	Alouette des champs seule : 7	Grande Bretagne : 16	Hiver : 7	Observation : 7	Défavorable : 8
	Un ou plusieurs spécialistes des milieux humides : 5	Deux-Sèvres (France) : 4	Reproduction : 17	Association espèce-habitat : 19	Favorable : 14
	Plusieurs spécialistes agricoles : 4	Autres : 4		Etude démographique : 2	Pas d'effet : 1
	Autre espèce individuelle : 8				Autre : 1

3.2. Le colza comme habitat

La structure haute et dense du couvert de colza doit en principe défavoriser les spécialistes des espaces ouverts nichant au sol comme l'alouette des champs. D'un autre côté, ce type de couvert offre des sites de nidification potentiellement utilisables pour certaines espèces nichant en hauteur, voir au sol mais sous abri. Les études de (Burton, et al., 1999) sur le bruant des roseaux, de (De Cornulier, et al., 1997), et (Berndt & Hözels, 2012) sur le gorge bleue à miroir évoquent ce scénario : des espèces spécialistes des milieux humides et nichant dans les roseaux trouvent dans le colza un nouvel habitat secondaire. L'intérêt du colza ne consiste pas simplement à offrir un site de nidification mimant l'habitat naturel d'origine, il peut également offrir des ressources proches (sol nu humide, ressources trophiques, abris contre la prédation). Les nouveaux espaces colonisés associent colza et zones rivulaires naturelles ou aménagées. Les observations de (Surmacki, 2005) en Pologne sur trois autres spécialistes des marais confirment l'intérêt du colza comme zone de nourrissage, sans toutefois qu'il y ait nidification. Ces études restent toutefois locales. La question est de savoir si ces processus de colonisation peuvent se répéter sur toute l'aire de répartition d'une espèce ou s'ils dépendent d'une combinaison de facteurs locaux.

Ces spécialistes des milieux humides ne sont pas les seuls à bénéficier du colza qui peut abriter d'autres espèces généralistes ou spécialistes des espaces agricoles. Le Tableau 2 établit une liste d'espèces connues pour pouvoir nicher dans le colza, principalement tirée de (Burton, et al., 1999).

TABLEAU 2 : SPECIALISTES AGRICOLES CONNUS POUR POUVOIR NICHER DANS LE COLZA, PRINCIPALEMENT D'APRES (BURTON, ET AL., 1999)

Nom	Type de nidification	Référence
<i>Alouette des champs</i>	Sol	
<i>Phragmite des joncs</i>	Sol ou végétation basse	Nichent couramment en Ecosse (Burton et al., 1999)
<i>Bruant des roseaux</i>	Sol ou végétation basse	
<i>Bruant proyer</i>	Sol	
<i>Pipit farlouse</i>	Sol	Nichent occasionnellement (Watson et Rae, 1998, cités par Burton, 1999)
<i>Tarier des prés</i>	Sol	
<i>Fauvette grisette</i>	Végétation basse	
<i>Bergeronnette printanière</i>	Sol	Nichent (observations de K. Bowey rapportées par Burton et al., 1999)
<i>Bruant jaune</i>	Végétation basse	
<i>Accenteur mouchet</i>	Végétation basse	Chantent depuis le colza (Burton et al., 1999)
<i>Locustelle mouchetée</i>	Végétation basse	
<i>Rousserolle effarvate</i>	Végétation basse	
<i>Pinson des arbres</i>	Arbre	
<i>Linotte mélodieuse</i>	Végétation basse	(Moorcroft, 2000)
<i>Gorge bleue à miroir</i>	Sol	(De Cornulier, et al., 1997)

Cette liste mixe divers type de nicheurs, au sol et en hauteur, ce qui semble de prime abord paradoxal. L'incohérence est manifeste dans le cas de l'alouette des champs : (Burton, et al., 1999) considère qu'elles nichent couramment dans le colza, alors que (Wilson, et al., 1997) indiquent

qu'elle peut y établir un territoire sans toutefois avoir le temps d'y nicher en raison du développement rapide de la culture. Les observations réalisées en France ne rapportent pas de cas de nidification dans le colza qui est considéré comme un habitat particulièrement défavorable en raison de la densité du couvert (Eraud & Boutin, 2002) (Miguet, et al., 2013). Le paradoxe n'est qu'apparent et s'explique par les dynamiques conjointes de développement de la culture et d'arrivée des alouettes, qui dépendent de multiples facteurs : la latitude, le type de colza (hiver ou printemps), mais aussi les pratiques culturales et des événements conjoncturels. (Whittingham, et al., 2003) attribuent ainsi l'effet favorable du colza dans une région d'étude sur trois à une mauvaise implantation (peuplement hétérogène et/ou colza chétif), qui a permis aux alouettes des champs de s'établir. Les études relatives au colza ne permettent pas d'établir de calendriers précis et se réfèrent à des scénarios variés. Dans un cadre plus général, (Hiron, et al., 2012) a montré qu'en Suède les alouettes modifient leur préférence des cultures d'hiver vers les cultures de printemps au fil de la saison. En appliquant ce principe général aux dynamiques conjointes de développement du colza et de nidification, nous pouvons donc schématiquement distinguer trois périodes :

- mars-avril : les premières nichées sont possibles pour les spécialistes des espaces ouverts nichant au sol type alouette des champs, sous condition d'ouverture du couvert, c'est-à-dire de colza peu couvrant et de faible biomasse ;
- mai-juin : nidification possible uniquement pour les espèces adaptées (e.g. dans le couvert pour le bruant des roseaux ou au sol sous abris pour le gorge bleue à miroir) ; les spécialistes des espaces ouverts se déplacent vers des couverts plus favorables ;
- juillet-aout : risque de destruction à la récolte pour les nichées tardives ou répétées (cas du bruant des roseaux reporté par (Burton, et al., 1999)).

Ce découpage temporel reste à vérifier par les naturalistes. Il connaît probablement de multiples variations selon les pratiques et contextes géographiques. Les pratiques de récolte offrent un exemple éclairant. L'andainage consiste à faucher le colza puis à le laisser sécher avant de le battre. L'alternative consiste à pulvériser un dessiccant avant une récolte directe. (Burton, et al., 1999) ont montré que l'andainage provoque davantage de destruction de nids du bruant des roseaux que la dessiccation qui permet une récolte plus tardive. Mais cette conclusion ne vaut pas sous le climat français où les récoltes sont réalisées, sauf exception, sans andainage ni dessiccation. L'évolution tendancielle des dates de récolte vers plus de précocité est évoquée par les professionnels, mais n'a jamais été vérifiée par enquête.

3.3. Le colza comme pourvoyeur de ressources trophiques

Pour chacune de ressources, nous avons structuré notre analyse autour des mêmes questions : En quoi consiste la ressource (quantité, qualité, accessibilité) ? La ressource est-elle spécifique ou partagée avec d'autres cultures ou éléments du paysage ? Quels facteurs peuvent faire varier la ressource pour une surface de colza donnée ? Quelles sont les espèces concernées et les traits permettent de tirer parti de la ressource ?

3.3.1. Graines de colza

Les graines de colza sont produites par les cultures et par les colzas hors champs ou féraux. La composition des graines se stabilise vers le stade grains colorés (stade 81 BBCH) soit à partir de juin en France. (Moorcroft, et al., 2006) ont montré que les graines pouvaient être consommées à ce stade en Angleterre, alors qu'elles sont principalement dans les siliques, ce qui en limite l'accès aux

oiseaux bien équipés et n'hésitant pas à se nourrir dans le couvert comme la linotte mélodieuse. La déhiscence naturelle des siliques est néanmoins possible, à un taux habituellement faible et dépendant de facteurs multiples : météo, état sanitaire, hétérogénéité du couvert. Pour cette raison, des graines peuvent être disponibles dans des siliques fendues, ou tomber au sol avant récolte. Les quantités de graines tombant au sol à la récolte sont quant à elles beaucoup plus importantes (de 1 à 3 q/ha, (Sausse, et al., 2006)) et sont disponibles durant l'été jusqu'à leur germination ou leur enfouissement par les travaux du sol.

Les graines de colza sont en principe une ressource ponctuelle abondante, dont la qualité s'est fortement améliorée depuis l'utilisation depuis les années 90 de variétés dites « 00 » à faible teneur en glucosinolates, connus pour être un facteur anti-nutritionnel dans les tourteaux destinés à l'alimentation animale. La graine est composée d'huile (45%) et de protéines (25%), et présente une forte valeur énergétique. L'intérêt relatif de la graine de colza entière dans l'alimentation des oiseaux n'a pas été étudié dans le cas de l'avifaune sauvage. Par rapport à d'autres plantes cultivées, le colza présente un double avantage : richesse en énergie et disponibilité en raison de la déhiscence des siliques. Toutefois la taille de la graine de colza (4 mg) pourrait être un handicap pour les petits passereaux, si l'on considère les préférences pour les petites graines (<2 mg) de l'alouette des champs mises en lumière par (Gaba, et al., 2014) dans le cas des adventices.

La date de récolte impacte directement la disponibilité de la ressource, qui peut varier selon différents facteurs selon (Sausse, et al., 2006). Une hétérogénéité de la maturation, via par exemple un couvert ramifié serait en principe favorable. La variété pourrait théoriquement impacter sa disponibilité (résistance à la déhiscence) et sa qualité (existence de variétés à profils en acide gras modifiés type érucique pouvant présenter une toxicité chez les monogastriques), mais cet effet n'a pas fait l'objet d'étude. Les pertes à la récolte dépendent des pratiques de récolte, c'est à dire type de barre de coupe, réglage et degré de maturité (Sausse, et al., 2006). Selon les conditions à l'interculture, et les pratiques de travail du sol, ces graines peuvent germer, être consommées ou enfouies plus ou moins superficiellement, avec mise en dormance (Gruber, et al., 2004). Les graines de colza peuvent se conserver plusieurs années dans le sol (Lutman, et al., 2003).

En principe, une large gamme d'espèces granivores peut consommer des graines de colza, mais cette dernière est disponible à une période de nidification ou le régime de la plupart des passereaux se compose principalement d'insectes, dont la valeur alimentaire est plus grande. La disponibilité en graines de colza est donc susceptible de profiter aux granivores spécialisés, dans la mesure où ils sont capables de chercher les graines au sein du couvert. Toutefois, il existe des variations notables dans la composition du régime alimentaire des granivores. Certaines espèces privilégieront les graines de colza, d'autres les graines de céréales. Par exemple, (Storkey, et al., 2013) identifient comme espèces modèles « écotypes » de granivores, la linotte mélodieuse (amateur de colza) et le bruant jaune (amateur de céréales), sans mentionner de référence à l'appui de cette distinction. (Holland, et al., 2006) recensent les données sur le régime de quelques spécialistes agricoles. Selon cette revue, le colza est consommé par les colombidés adultes et les poussins de linotte mélodieuse. Ces données sont basées sur l'observation de contenu stomacaux et d'analyses de fèces, ce qui rend leur interprétation délicate : l'oiseau exerce-t-il sa liberté de choix, ou est-il un consommateur contraint par la pénurie ? Les régimes alimentaires sont affectés par des facteurs variés : coût de manipulation des graines, valeur énergétique, comportement de prise de nourriture. En définitive, les données sur

le détail des régimes alimentaires des granivores sont fragmentaires, à l'exception de celui de la linotte largement étudié par Moorcroft (Moorcroft, et al., 2006).

3.3.2. Parties végétatives

Les feuilles de colza peuvent constituer une ressource plus énergétique que les celles des céréales (Green, 1978 cité par (Powolny, 2012)). Certaines espèces en profitent durant l'hiver, comme le pigeon ramier dont les déprédations sont devenues un sujet de préoccupation. (Inglis, et al., 1990) y voient une des causes principales de l'augmentation des populations de pigeons ramiers en Grande Bretagne. Le feuillage peut être une alternative aux graines, comme l'ont reporté dans le cas de l'alouette des champs (Powolny, 2012) (Donald, et al., 2001)). Nous ne savons pas si ce comportement été observé chez d'autres passereaux.

3.3.3. Flore associée au colza

La flore adventice est une ressource importante pour les passereaux (Holland, et al., 2006) (Marshall, et al., 2003). Son rôle peut être direct avec la fourniture de graines ou bien indirect via l'entomofaune qui lui est associée. Tous les spécialistes agricoles peuvent en bénéficier, qu'ils soient granivores spécialisés ou plus occasionnels. Le Tableau 3 recoupe les espèces importantes pour le régime des spécialistes agricoles (selon (Marshall, et al., 2003) et des données sur le statut et l'évolution de la flore du colza au niveau national (Fried & Reboud, 2007)). Ce recoupement montre que le colza peut accueillir certaines adventices intéressantes, en particulier deux espèces de crucifères (*Capsella bursa pastoris* et *Sinapis arvensis*) et *Viola arvensis*, sans présenter toutefois d'affinité forte avec les espèces adventices les plus importantes pour l'avifaune.

TABLEAU 3 : STATUT DES ESPECES IMPORTANTES POUR L'AVIFAUNE (D'APRES (MARSHALL, ET AL., 2003)) DES ADVENTICES DU COLZA D'APRES (FRIED & REBOUD, 2007). N : ESPECE NOUVELLE EN CULTURE ; + : EN PROGRESSION ; - : EN DIMINUTION ; = : STABLE ; ? : INDETERMINE ; / : L'ESPECE N'EST PAS UNE ADVENTICE NOTABLE DU COLZA.

	Rang (fréquence en 2005)	Evolution nationale 1975-2005	Lien à une culture (espèce indicatrice de)
Espèces consommées par plus de 8 espèces d'oiseaux			
<i>Chenopodium album</i>	14	N	Maïs
<i>Fallopia convolvulus</i>	/	/	/
<i>Polygonum aviculare</i>	32	?	Céréale de printemps
<i>Polygonum persicaria</i>	/	/	/
<i>Stellaria media</i>	21	-	Céréale d'hiver
Espèces consommées par 3 à 8 espèces d'oiseaux			
<i>Cerastium spp.</i>	/	/	/
<i>Poa annua</i>	18	=	Céréale d'hiver
<i>Rumex obtusifolius</i>	/	/	/
<i>Senecio vulgaris</i>	7	+	Tournesol
<i>Sinapis arvensis</i>	3	+	Céréale de printemps
<i>Viola arvensis</i>	2	+	Céréale d'hiver
Espèces consommées par moins de 3 espèces d'oiseaux			
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	3	=	Colza
<i>Cirsium arvense</i>	24	N	Betterave
<i>Fumaria officinalis</i>	28	=	Céréale de printemps
<i>Spergula arvensis</i>	/	/	/

Toutefois, flore présente ne signifie pas obligatoirement flore exploitable. La présence d'une adventice n'est pas synonyme de grenaison, et la disponibilité des graines diffère selon que l'on considère les adventices en cultures ou sur chaume. D'autre part l'idée qu'une flore puisse être inféodée à une culture est extrêmement réductrice, car il faut considérer les effets de long terme (adaptation de la flore), de moyen terme (gestion dans la rotation), et de court terme (programme de désherbage). Les effets des aires de répartition des espèces adventices sont difficiles à désimbriquer de ceux liés à l'histoire locale du colza (Fried, 2007). D'autre part, l'évolution des pratiques culturales, e.g. non labour et variétés tolérantes à certains herbicides, peut créer de nouveaux filtres écologiques contraignant des évolutions de flore. Ainsi, l'étude Farm Scale Evaluation a mis en évidence les effets indirects sur les adventices et entomofaune associée qu'auraient sur l'avifaune une utilisation de variétés OGM résistantes à des herbicides à large spectre (Squire, et al., 2003). Nous pouvons légitimement nous poser la même question pour les variétés résistantes aux herbicides de post-levée type Clearfield®, actuellement autorisées en Europe. Sur chaumes, la gestion de l'interculture dépend de facteurs purement internes à l'exploitation (stratégie agronomique pour la gestion des adventices et l'implantation de la culture suivante) et externes (réglementation sur les intercultures). Enfin, la question du possible impact négatif sur la biodiversité aviaire de l'obligation de couvert permanent est maintenant posée (Powolny, 2012).

3.3.4. Invertébrés associés à la culture de colza

Les études permettant d'évaluer *in extenso* l'abondance et les espèces d'invertébrés consommés par l'avifaune dans différents types de culture et couverts dont le colza sont rares. Nous en avons recensé trois visant à établir le niveau de ressources disponibles pour l'élevage des jeunes, c'est à dire en fin de cycle cultural vers juin. Les déterminations sont réalisées au niveau de la famille taxonomique. L'effet des cultures est testé, sans toutefois donner lieu à des tests *post-hoc* permettant de les hiérarchiser.

(Holland, et al., 2012) ont inventorié par aspiration (D-VAC) les invertébrés présents sur plusieurs cultures en Angleterre. Sans surprise, le colza apparaît associé à certaines familles de coléoptères (chrysomelidae curculionidea et nitidulidae) pouvant correspondre à des phytophages spécialisés bien connus des agriculteurs, méligèthes (nitiduliae) et charançons (curculionidae). Les hémiptères (punaises et pucerons) sont en revanche plus nombreux sur céréales, ainsi que les carabes et les staphylins. Toujours d'après cette étude, la biomasse totale d'insectes sur colza est légèrement inférieure à celle observée sur blé d'hiver. (Cléré & Bretagnolle, 2001) ont utilisé des pots-pièges pour inventorier les insectes sur plusieurs cultures et couverts permanents (prairie, luzerne) dans les Deux Sèvres, France. En contradiction avec (Holland, et al., 2012), les carabes dominent l'entomofaune associée au colza, qui se distingue des autres cultures par une plus grande biomasse totale en insectes. Dans le cadre d'une étude sur le régime alimentaire du bruant jaune, (Stoate, et al., 1998) ont réalisé des prélèvements par aspirateur ou filets mi-juin en 1993 et 1995. Les résultats montrent de fortes variations interannuelles sur tous les taxons et en particulier les pucerons. Il existe également d'importantes différences selon la méthode de prélèvement. Ces deux sources de variation génèrent des différences de classement entre céréales et colza au niveau des familles taxonomiques.

Ces trois études montrent en tendance une association du colza avec les coléoptères. L'association est patente pour les phytophages spécialisés, moins claire pour les carabes. Les résultats pour d'autres familles et indicateurs (biomasse) ne permettent pas d'établir de profil « moyen ». Les incohérences entre ou au sein de ces études, i.e. (Stoate, et al., 1998), peuvent être attribuées aux méthodes de prélèvements différentes ou bien à des causes de variations intrinsèques.

Les déterminants globaux des populations d'insectes consommés par l'avifaune en milieu agricole ont été revus par (Wilson, et al., 1999) qui ont pointé le rôle des insecticides parmi d'autres facteurs d'intensification. Les insecticides sont sur la sellette dans le cas du colza qui est en moyenne une des grandes cultures les plus traitées en France (Schmidt, et al., 2010). Ces insecticides ciblent des taxons qui sont importants pour les oiseaux (Curculionidae et Nitidulidae). Sont-ils la cause d'une diminution de cette ressource ou bien un simple indicateur de sa présence ? La réponse impose probablement de dépasser les cadres spatio-temporels habituels (parcelle-année) pour raisonner de manière systémique et dynamique. Les travaux sur la gestion des ravageurs en offrent l'opportunité. Ainsi, la revue de (Rusch, et al., 2010) montrent que les facteurs affectant les populations d'insectes auxiliaires et ravageurs interagissent à l'échelle parcelle et paysage: pratiques agricoles, y compris insecticides ; éléments semi-naturels ; contexte pédoclimatique. Les effets directs s'imbriquent avec des effets indirects, e.g. pratiques de désherbage sur les ressources alimentaires. Enfin, les ravageurs du colza sont sujets à des dynamiques de population assez chaotiques dépendant des conditions climatiques, alternant phases de pullulation, d'effondrement des populations, et de quasi-disparition durant quelques années. Ils constituent un exemple de ressource pulsée. Les fortes variations interannuelles observées par (Stoate, et al., 1998) illustrent ce type de dynamique sur pucerons.

Nous avons abordé jusqu'ici l'évaluation des ressources alimentaires pour l'élevage de jeunes, soit à partir de juin. Les ressources au moment de la floraison du colza (fin avril) peuvent offrir également un intérêt pour l'avifaune. Le colza présente de ce point de vue une forte spécificité, sa floraison précoce présentant un pouvoir d'attraction sur les pollinisateurs. Quelques études entomologiques abordent le cas des diptères et hyménoptères pollinisateurs à cette période du cycle : Westphal (2009), Hermann et al. (2007) ont montré un impact positif du colza sur les colonies de bourdon en début de printemps, mais pas sur les populations l'année suivante. Cet impact peut être à double tranchant avec une distorsion des interactions plantes-pollinisateurs et éviction des bourdons à langue longue (Diekötter et al., 2010). Carré (2008) a identifié un effet positif du colza, mais seulement pour les espèces sociales. Dans sa thèse sur les pollinisateurs du colza, (Le Féon, 2010) a montré que les bordures de colza sont d'autant plus attractives (richesse spécifique et abondance des abeilles et des syrphes) que le colza est rare dans le paysage. Mais il est difficile de distinguer ce qui relève de l'attraction et d'un réel effet démographique. Ce travail a également montré un effet de dilution des pollinisateurs à Selommes, France, où le colza constitue une part importante de la sole. Le colza a un effet positif sur la croissance des colonies en début de cycle, effet dont la persistance dépend de la disponibilité d'autres ressources après le colza. La répartition centre bordure dépend des capacités au vol de espèces (plus de bourdon au centre, plus de syrphes en bordure).

La revue de (Holland, et al., 2006) basée sur une centaine de publications donne une idée du régime alimentaire de plusieurs spécialistes agricoles, chez les adultes en période de reproduction, hors période de reproduction et chez les juvéniles. Ces régimes sont définis au niveau des ordres taxonomiques. Il ressort de cette revue que les coléoptères sont importants pour les adultes de la

plupart des espèces en saison de reproduction, puis par ordre décroissant les hémiptères, lépidoptères, diptères, araneae et hyménoptères. Ces résultats sont globalement identiques à ceux de la revue antérieure de (Wilson, et al., 1999) qui indiquent néanmoins parmi ce palmarès les orthoptères comme importants pour les espèces d'oiseaux en déclin. Les espèces d'oiseaux ont des régimes spécifiques, parfois composés d'une ou deux espèces d'insecte. Il n'est toutefois pas possible de distinguer ce qui relève des préférences et de la disponibilité des proies.

Si l'on croise ces informations avec celles concernant les ressources fournies par les cultures présentées plus haut, il ressort que le colza présente globalement un intérêt en raison des coléoptères qui lui sont associés. Une analyse plus fine au niveau des espèces d'oiseaux se révélerait hasardeuse, car elle reviendrait à multiplier l'incertitude. Cette analyse doit être complétée avec le mode de prise de nourriture, car le colza est un couvert difficile à pénétrer (e.g. (Stoate, et al., 1998) chez le bruant jaune). Les espèces se nourrissant au sol sont en principe désavantagées. Les méthodes d'identification des insectes consommés, basées sur l'examen de fragments, ne permettent pas d'aller au-delà des ordres, et donc de déterminer s'il s'agit de ravageurs ou d'auxiliaires. Cela serait pourtant utile en raison de l'importance probable de ces espèces dans la diète, et du service de régulation biologique que cela permet d'augurer.

Les invertébrés associés au colza peuvent se manifester hors saison de production. (Shrubb, 1988) a observé que les vanneaux fréquentent préférentiellement les blés sur précédent colza par rapport au blé sur précédent blé. Cette relation est attribuée à une plus grande disponibilité d'invertébrés (lombrics) en raison de la fertilisation organique localement pratiquée sur colza. Ici, l'élément causal n'est pas le colza, mais le système de production mixte dans lequel il s'insère. Cette étude montre par ailleurs la sagacité de ces oiseaux, qui savent faire la différence entre deux blés là où nous autres humains n'en percevrions qu'un seul.

3.4. Bilan

L'intérêt du colza ne peut être évalué que relativement à celui d'autres cultures, en particulier les céréales à pailles. Il présente l'originalité d'un couvert dense et fermé qui constitue un avantage ou un inconvénient selon les espèces. Quelques espèces pourront nicher dans le couvert ou sous son abri, mais les spécialistes des espaces ouverts seront en principe pénalisés. Pour approfondir la connaissance de ces effets, il importe de connaître la dynamique conjointe de développement du couvert et de la nidification qui connaît en Europe des variations locales d'origine naturelle ou anthropique. Le colza offre d'autre part un habitat secondaire pour quelques espèces de passereaux inféodées habituellement aux milieux humides. Les informations sur le caractère favorable ou non du colza sont diverses, en termes de méthodes d'espèces et de contexte d'étude. Le Tableau 4 reproduit deux synthèses opérationnelles par espèce, l'une produite pour paramétrer un modèle (Everaars, et al., 2014), l'autre pour une évaluation des mesures agro-environnementales en Angleterre (Vickery, et al., 2008). Cette dernière présente cependant l'inconvénient d'agréger le colza dans une catégorie générique « dicotylédones ».

TABLEAU 4 : INTERET DU COLZA POUR DIFFERENTES ESPECES, D'APRES LES SYNTHES DE (EVERAARS, ET AL., 2014) (VICKERY, ET AL., 2008). CASES VIDES : NON EVALUEE ; ¹ CARACTERE FAVORABLE OU NON EVALUEE SELON UNE NOTE DE 0 (NUL) A 5 (EXCELLENT) ; ² 4 : RESSOURCE IMPORTANTE DOCUMENTEE DANS LA LITTERATURE ; 3 : RESSOURCE IMPORTANTE D'APRES EXPERTISE ; 2 : RESSOURCE SECONDAIRE DOCUMENTEE DANS LA LITTERATURE ; 1 : RESSOURCE SECONDAIRE D'APRES EXPERTISE ; * : PAS D'INFORMATION ; ¹ : « FOOD REQUIREMENT » ; ² : « FORAGING HABITAT »

Référence	(Everaars, et al., 2014)		(Vickery, et al., 2008)			Hors reproduction	
	Reproduction		Reproduction				
Ressource	Nid	Nourriture ¹	Nourriture (colza)	Nourrissage ² (dicotylédones)	Nid (dicotylédones)	Nourriture (colza)	Nourrissage (dicotylédones)
Alouette des champs	0	1	*	2	2	*	2
Bergeronnette printanière	2	1	*	2	4		
Bruant des roseaux			2	4	4	*	1
Bruant jaune			*	2	*	*	*
Bruant proyer	0	0	*	1	2	*	2
Chardonneret élégant			*	*	*		
Choucas des tours			*	*	*	*	2
Chouette effraie			*	*	*	*	*
Corbeau freu			*	1	*	*	2
Etourneau sansonnet			*	*	*	2	1
Faucon crécerelle			*	*	*	*	*
Fauvette grisettes			*	*	*		
Linotte mélodieuse			4	4	*	*	*
Moineau friquet			*	1	*	2	3
Perdrix grise			*	*	*	*	2
Pigeon colombin			2	3	*	4	1
Pigeon ramier			2	4	*	2	3
Tourterelle des bois			2	4	*		
Vanneau huppé	0	1	*	2	4	*	2
Verdier d'Europe			4	*	*	*	*

L'étude des ressources trophiques associées aux cultures permet d'explicitier certaines préférences observées au champ. Les ressources véritablement spécifiques au colza sont les graines disponibles sur pied et au sol après récolte et le feuillage hivernal, qui constituent un atout pour les granivores spécialisés et pour la survie hivernale. La spécificité des flores et entomofaunes associés est en revanche difficile à établir : ces ressources varient qualitativement et surtout quantitativement. Cela est connu pour la flore adventice, dont les variations sont étudiées par la malherbologie. Le cas des insectes est beaucoup moins clair car l'entomologie appliquée à l'agriculture ne se préoccupe habituellement que des ravageurs et de leurs auxiliaires. Les quelques résultats d'inventaire à notre disposition et les travaux sur la régulation biologique suggèrent que la ressource en insectes consommables varie fortement sous l'influence de nombreux facteurs inscrits dans l'espace et le temps (régions, paysages, pratiques culturales, pédo-climat). En l'absence d'information sur la variabilité de la ressource, nous ne pouvons pas conclure sur les propriétés d'un colza « moyen » en dehors du cas des coléoptères phytophages spécialisés. Le problème est à la fois métrologique, avec l'absence de méthode standardisée pour réaliser des comparaisons, et conceptuel, avec l'hypothèse qu'il est possible d'associer culture et niveau de ressource.

L'harmonisation méthodologique implique de raisonner en deux étapes : 1) Quels taxons mesurer ? La connaissance des taxons les plus importants pour la survie des jeunes a pu ainsi aboutir à la proposition de « *chick food index* » (eg (Potts & Aebischer, 1991) dans le cas de la perdrix grise) 2) Quelle méthode pour s'assurer du prélèvement des taxons cibles ? Les problèmes à résoudre concernent l'équipement de prélèvement (pot-piège, aspirateur, filet), l'identification des taxons et la stratégie d'échantillonnage dans le temps et l'espace. Les méthodes moléculaires ouvrent à ce propos des perspectives intéressantes de baisse des coûts (Hebert, et al., 2003).

Du point de vue conceptuel, l'affectation directe de ressources à la culture est un court-circuit dont la théorie agronomique dit qu'il faut se méfier. En effet, le concept de système de culture (Sebillotte, 1974) permet d'expliquer les situations observées au champ par l'histoire. Le diagnostic agronomique consiste à reconstituer l'enchaînement des cultures et des pratiques culturales qui ont pu générer des états du milieu responsables de la situation observée, habituellement un niveau de rendement. Les ressources trophiques associées aux cultures relèvent de la même chaîne causale complexe, à laquelle il faut ajouter une dimension spatiale en raison des flux entre parcelles, et entre parcelles et autres éléments paysagers. Selon cette analyse, le problème n'est pas tant de mesurer les propriétés d'un colza « moyen », que de comprendre comment se fabrique la ressource pour mieux en prédire les variations dans le temps et l'espace. Ce programme est pour le moment purement théorique compte tenu de la faiblesse des données à notre disposition et des moyens nécessaires pour les obtenir. Il implique une collaboration poussée entre agronomes et écologues, ainsi que la mise en place de dispositif étendu d'acquisition de données. Le développement récent de réseau de monitoring de la biodiversité à titre obligatoire ou volontaire (Couvét, et al., 2008) constituent une opportunité pour atteindre cet objectif. Holland et Ewald ont réalisé à ce sujet une étude de faisabilité de suivi du *chick food index* de trois spécialistes agricoles dans le contexte Anglais (Holland & Ewald, 2010). L'établissement d'un réseau représentatif des conditions de production est discuté et budgétisé, avec un coût de mise au point de plus de 275 K€ et de suivi annuel d'environ 45K€. Avec l'intérêt récent pour l'agro-écologie, il serait particulièrement intéressant de coupler ce genre d'approche avec l'acquisition d'informations sur la régulation biologique, en qualifiant les ressources vis-à-vis de leur importance comme ravageur ou auxiliaire des cultures. Cela n'est pas le cas pour les travaux que nous avons revus. En effet, l'identification au niveau des familles taxonomique ne permet pas de savoir qui fait quoi dans les cultures.

4. Changements d'échelle et prédiction

Les travaux cités jusqu'ici ont été menés à l'échelle du champ cultivé ou du point d'observation. Ils ont mis en évidence l'intérêt du colza relativement à celui d'autres cultures, principalement les céréales à pailles qui dominent les paysages de grandes cultures. Une intégration de ces effets dans l'espace et l'inférence d'une situation présente vers une situation future est nécessaire pour prodiguer du conseil ou évaluer des scénarios. Cet espace est au moins celui du territoire d'exploitation, dans la mesure où il s'agit du niveau où se prennent les décisions d'assolement, ou bien celui plus vaste d'un bassin de production ou d'une unité administrative, lieux de projets collectifs. Du point de vue des oiseaux, nous parlerons de paysages. Des scénarios peuvent également être évalués au niveau national ou Européen. Différentes stratégies sont possibles pour le changement d'échelle. Elles impliquent de dépasser les connaissances sur les préférences au niveau du champ, pour considérer la capacité des paysages à supporter durablement des populations, ce qui

peut être rapproché du concept de capacité de charge en démographie sans toutefois s’y confondre (voir (Dhondt, 1988)), ou bien s’exprimer communément comme « capacité d’accueil ».

La stratégie la plus simple consiste à déduire l’impact du colza à des échelles englobante, de la sensibilité de l’espèce aux caractéristiques de la culture. Ainsi, (Grice, et al., 2004) estiment l’accroissement des surfaces en colza globalement positive pour certaines espèces sur la base de travaux autoécologiques (bruant des roseaux, linotte mélodieuse, tourterelle des bois). Dans le même esprit (Henderson, 2009) conclut à un effet globalement positif pour l’avifaune dans sa synthèse sur l’impact des biocarburants.

D’autres approches sont basées sur l’utilisation de modèles spatialisés construits à partir de connaissances locales, ou bien sur l’estimation directe de modèles statistiques à l’échelle voulue (Figure 1). En vue de discuter des perspectives de recherche, nous avons choisi de dresser dans un premier temps un tableau de l’ensemble de ces approches, en précisant si elles ont été appliquées ou non au cas du colza. Elles ont pour point commun d’être adossées à une conception de l’espace comme mosaïque d’habitats plus ou moins propices aux espèces. Notons pour mémoire que d’autres représentations du paysage sont en principe possibles, mais n’ont pas été appliquées jusqu’à présent pour évaluer l’impact de différentes cultures. Nous pouvons citer à ce titre la représentation du paysage comme système dissipatif caractérisé par l’appropriation de flux énergétiques par les espèces, dont l’homme e.g. (Haberl, et al., 2005), ainsi que la représentation continue du paysage à partir d’image brute eg (Sheeren, et al., 2014).

Nous aborderons en premier lieu les modèles statistiques non spatialisés puis les modèles spatialisés en classant les travaux selon des échelles définies de manière arbitraire : le paysage de quelques km², la région de l’ordre de quelques centaines de km², et enfin le pays.

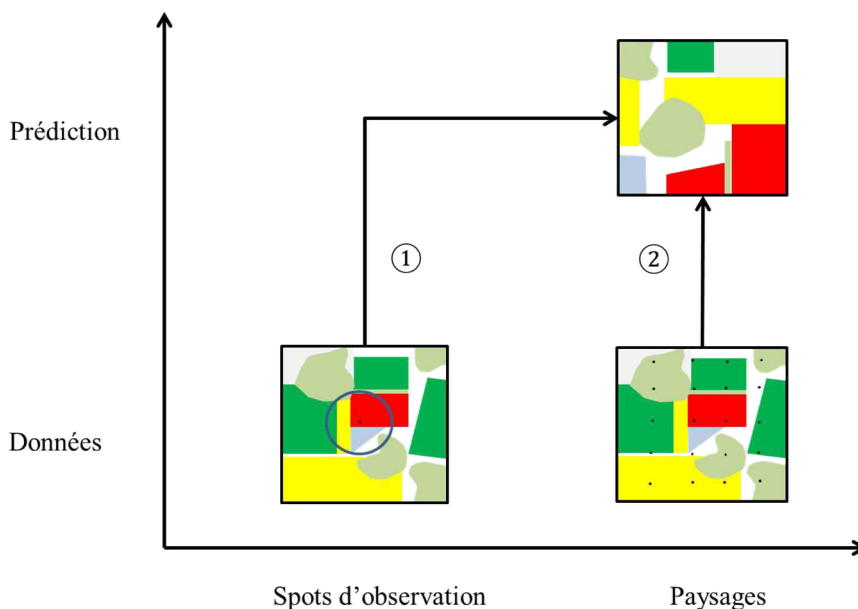


FIGURE 1 : STRATEGIE POUR OPERER DES PREDICTIONS A L’ECHELLE DU PAYSAGE 1) CONSTRUIRE DES REPONSES A PARTIR DE CONNAISSANCES LOCALES (I.E. BIODIVERSITE ESTIMEE SUR UN POINT D’OBSERVATION ET RAPPORTEE AUX CARACTERISTIQUES DU POINT, OU DU POINT ET DE SON ENVIRONNEMENT) 2) ESTIMER DIRECTEMENT LES REPONSES A L’ECHELLE DU PAYSAGE (I.E. BIODIVERSITE ESTIMEE PAR AGREGATION DES DONNEES OBTENUES SUR LES POINTS, ET RAPPORTEE AUX CARACTERISTIQUES DU PAYSAGE). CES 2 STRATEGIES IMPLIQUENT DES OBSERVATIONS REPETEES SUR DES POINTS OU PAYSAGES DISTANTS

4.1. Modèles statistiques non spatialisés

4.1.1. Au niveau du paysage

Cette approche consiste à estimer les abondances directement à l'échelle voulue, grâce à des dispositifs d'observation, et à extraire l'effet des cultures compte tenu des autres éléments du paysage (e.g. arbres...) et de métriques représentant certaines de ses propriétés (e.g. hétérogénéité). Ces méthodes entrent dans le champ de l'écologie du paysage. Les travaux relatifs à l'avifaune et distinguant les différentes cultures sont très rares à cette échelle. Les données du British Bird Survey ont permis à (Siriwardena, et al., 2012) d'estimer l'association entre colza et une vingtaine de spécialistes agricoles sur des paysages d'un km² en saison de reproduction (Tableau 5). Ces résultats confirment, dans le cas de l'alouette des champs, ceux obtenus par (Chamberlain & Gregory, 1999), qui ont trouvé une association positive en début de saison de nidification. A parti du Suivi Temporel des Oiseaux Communs mené en France, (Sausse, et al., 2015) ont également montré que les paysages riches en colza pouvaient être favorables à l'alouette des champs, contrairement à ce qui serait attendu de prime abord compte tenu des préférences de cet oiseau pour les couverts ras. L'association n'est cependant avérée, dans cette étude, qu'en paysage complexe et en zone atlantique. Cette incohérence entre préférences locales et réponses au niveau du paysage peut être attribuable à des contraintes internes aux systèmes de culture : la surface en colza est limitée en raison de son insertion obligatoire en rotation avec des céréales à pailles. Mais ce mécanisme de dilution ne saurait rendre compte d'effets contraires. D'éventuels effets à distance sont donc envisageables. (Sausse, et al., 2015) citent à titre d'hypothèse l'exportation¹ de ressources trophiques (entomofaune) du colza vers d'autres cultures ou bien un effet favorable du colza en hiver pour des populations résidentes.

Il convient de signaler que ces travaux ne sont pas utilisés directement pour réaliser des prédictions et évaluer des scénarios d'usage des terres, même si l'utilisation des résultats pour paramétrer des modèles est évoquée comme perspective par (Siriwardena, et al., 2012).

¹ Spill over

TABEAU 5: REPONSES AU COLZA ETABLIES A L'ECHELLE DU PAYSAGE, TIREES DE (SIRIWARDENA, ET AL., 2012). LES LETTRES INDIQUENT LES VARIABLES DE CONTROLES. N : NONE ; B : BOUNDARIES ; L : LANDSCAPE.

	N	B	L	BL
Alouette des champs	+	+	+	
Bergeronnette printanière				-
Bruant des roseaux	+	+	+	+
Bruant jaune	+	+	+	+
Bruant proyer	+	+		
Choucas des tours	-			
Corneille noire				
Etourneau sansonnet	-	-	-	-
Fauvette grisette	+	+	+	+
Grive draine	-	-		
Grive musicienne	-			
Linotte mélodieuse	+	+	+	+
Merle noir		-		
Moineau friquet				-
Pie bavarde	-	-		
Rouge gorge	-	-	-	-
Troglodyte mignon	-			
Vanneau huppé	-	-	-	-
Verdier d'Europe		+	+	+

Toujours grâce à des modèles espèces-habitats, (Butler & Norris, 2013) ont estimé les relations entre évolutions des populations de 19 espèces sur les carrés du BBS, et qualité d'habitats, y compris culture, en hiver et en saison de reproduction. L'originalité de ce travail réside dans la classification fonctionnelle des habitats selon les ressources qu'ils peuvent fournir. Toutefois, cette classification ne distingue pas le colza des autres céréales d'hiver. Ce modèle a été utilisé pour évaluer divers scénarios d'usage des sols sur une petite région (cf. § 4.2.2).

4.1.2. Au niveau de la région et du pays

Les modèles statistiques peuvent être mis en œuvre à une échelle plus vaste. (Sausse, et al., 2011) ont ainsi étudié les relations entre avifaune et surface en colza sur les « Petites Régions Agricoles » Françaises, avec pour résultats une tendance légèrement positive, mais des modèles expliquant peu de variabilité. Au niveau national (Scholefield, et al., 2011) ont étudié les relations entre évolution des cultures et de l'avifaune pour extrapoler des tendances selon divers scénarios. Le modèle n'est plus établi comme précédemment à partir de variations observées dans l'espace, mais à partir de variations observées dans le temps. La surface en colza est prise en compte mais n'est pas retenue comme variable constitutive du modèle. Autrement dit, son rôle est neutre.

4.2. Modèles spatialisés

4.2.1. De la parcelle au paysage

Les modèles développés en Allemagne pour estimer l'impact du développement des cultures énergétiques (Brandt & Glemnitz, 2014) (Everaars, et al., 2014) sont basés sur l'évaluation de la capacité des paysages à abriter des populations à travers l'application de plusieurs filtres : caractère

favorable ou non des cultures pour la nidification et le nourrissage, effet positif de la diversité des cultures. Les résultats sont présentés pour un certain nombre d'espèces modèles. L'étude menée dans le contexte Allemand par (Everaars, et al., 2014) est à notre connaissance la seule de ce genre faisant explicitement mention du colza. Elle conclue à un effet négatif du développement des surfaces de colza au détriment de la jachère sur 4 espèces utilisées comme organismes modèles : l'alouette des champs, le bruant proyer, la bergeronnette printanière et le vanneau huppé.

Les modèles peuvent être plus complexes. La revue de Stephens (Stephens, et al., 2003) détaille plusieurs stratégies de conception de modèles mécanistes prenant en compte la fourniture de ressources alimentaires dans le cas de spécialistes agricoles, et souligne que le principal problème est l'acquisition des données. Un exemple de modèle récent conçu par (Butler, et al., 2010) a pour principe l'estimation de l'impact de la déplétion des ressources en hiver. Il s'agit d'un modèle journalier basé sur l'adéquation entre besoins énergétiques de deux espèces (linotte mélodieuse et bruant jaune), et la fourniture de ressources dans les parcelles par trois cultures (céréales à paille, colza et lin). Les auteurs reconnaissent que l'estimation de paramètres pour ce dernier terme est délicate en raison du manque et de la variabilité des données. Ce modèle a été évalué sur les données du suivi hivernal du British Bird Survey, sans toutefois donner lieu à des évaluations de scénarios.

Un degré supplémentaire de complexité est atteint avec (Topping, et al., 2013), qui utilise dans le cas de l'alouette des champs un modèle à l'échelle de l'individu prenant en compte de manière détaillée ses interactions avec le milieu (ressources trophique) ses congénères (démographie), et d'autres espèces (prédation). Les résultats sont intégrés au niveau des populations. Ce modèle a été évalué sur un paysage Danois, mais là aussi, il n'a pas été mis en œuvre pour l'évaluation de scénarios d'évolution d'assolement. Il s'agit avant tout d'une preuve de concept pour évaluer l'effet de certaines pratiques, comme l'utilisation des pesticides. Le colza est formellement pris en compte, mais sa valeur comme habitat est considérée comme nulle.

4.2.2. Du paysage à la région

Les associations entre espèces et habitats peuvent être estimées à des échelles plus larges que le champ pour paramétrer des modèles destinés à évaluer des scénarios sur des territoires encore plus vastes. Le modèle de (Butler & Norris, 2013) (Cf. supra) estimé sur des carrés de 1 km², a ainsi été appliqué pour comparer un scénario « colza + miscanthus + taillis en rotation courte » à un scénario de référence, sur un paysage Anglais de 160 km² composé de 160 carrés (Casado, et al., 2014). Ce scénario génèrent des réponses faibles et négatives des spécialistes agricoles dans leur ensemble, avec néanmoins des contrastes plus importants au niveau des espèces et des carrés. Il convient de rappeler que cette méthode ne distingue pas le colza du blé d'hiver.

4.2.3. De la région au pays

Il s'agit ici d'évaluer des scénarios nationaux d'évolution de l'agriculture. A partir des données STOC, (Chiron, et al., 2013) ont travaillé à partir d'associations établies à l'échelle de la région administrative. Un des scénarios évalués prévoit un développement de la culture de colza au détriment des jachères et prairies, ce qui aboutit sans surprise à une dégradation du statut des spécialistes agricoles et à une homogénéisation biotique des communautés (i.e. moins de spécialistes et davantage de généralistes). Toujours grâce aux données STOC, (Princé, et al., 2015) ont travaillé sur des associations à l'échelle plus restreinte de la « Petite Région Agricole » pour évaluer les effets

conjoints de différents scénarios d'usage des sols et du changement climatique. Le même type de scénario « biocarburant » aboutit aux mêmes résultats que précédemment, qui peuvent toutefois être améliorés par une adaptation régionale.

4.4. Bilan

Ces différentes approches ne permettent pas de conclure sur un effet absolu du colza, car elles visent à évaluer et prédire l'effet combiné de plusieurs types d'usage agricole du sol. D'un point de vue formel, l'effet propre du colza est modélisé par un coefficient, mais l'effet combiné dépend également du coefficient de la culture substituée. Un effet nul du colza peut ainsi générer un effet combiné non nul.

Les scénarios de développement des surfaces en colza évoqués par (Chiron, et al., 2013) à l'échelle nationale ou bien (Everaars, et al., 2014) à l'échelle d'un petit territoire prévoient une substitution des surfaces au détriment des prairies et des jachères. Sans surprise un tel scénario est globalement défavorable pour les spécialistes agricoles. Nous ne jugerons pas ici de la pertinence de ces scénarios. En revanche, aucun des travaux cités, sauf dans une faible mesure (Casado, et al., 2014), ne traite explicitement de scénarios de modification des rotations à système de production équivalent, i.e. que se passerait-il en cas de substitution d'une culture annuelle par une autre ? La question est pourtant pertinente dans un contexte de promotion de l'agro-écologie. De tels scénarios devraient en principe intégrer des contraintes internes aux systèmes de cultures, par exemple le fait que le colza doit être cultivé en rotation, ce qui limite sa surface.

La prise en compte simultanée des plusieurs usages du sol implique des hypothèses sur l'intégration de tous les éléments paysagers. L'effet d'une culture donnée ne peut pas être envisagé indépendamment de celui des autres éléments paysagers, en particulier les autres cultures. Notre revue montre plusieurs types d'intégration.

Le plus simple est le modèle additif faisant dépendre directement les réponses à l'échelle du paysage de la valeur des cultures comme habitat. Selon ce principe, la valeur du paysage est égale à la somme de la surface des cultures multipliées par leur propre valeur intrinsèque comme habitat. Cette approche sous-tend l'appréciation de (Henderson, 2009) sur l'effet positif du colza, ou bien le modèle utilisé par (Everaars, et al., 2014). L'hypothèse d'effet invariant selon les échelles considérées est cependant remise en cause par les études corrélatives menées directement à l'échelle du paysage. La comparaison des Tableau 4 et Tableau 5 met certes en lumière une cohérence pour le vanneau huppé, le bruant des roseaux et la linotte mélodieuse. Mais l'incohérence est manifeste pour l'alouette des champs, le bruant proyer et la fauvette grisettes. Les réponses à l'échelle du paysage peuvent être contraintes par la limitation des surfaces de colza à un tiers de la sole et son association avec d'autres cultures plus favorables. Ces résultats sont néanmoins troublants.

Leur diversité remet en question un simple modèle additif de l'effet des cultures. De nombreux arguments théoriques et empiriques plaident pour des processus émergents du champ au paysage (Bennett, et al., 2006). Les processus écologiques sous-jacents ont été exposés par (Dunning, et al., 1992) : dans un paysage constitué de tâches d'habitats, les organismes peuvent bénéficier de la proximité de tâches offrant des ressources non substituables (complémentation) ou substituables (supplémentation). D'autre part, des effets de bordure peuvent limiter leur dispersion, et des habitats de qualité différente peuvent être à l'origine de flux source-puits. Le bilan de ces processus dépendra des organismes. Ces principes généraux s'appliquent en contexte agricole, où les cultures

peuvent être considérées comme autant de tâches d'habitat formant une mosaïque. Ces différents effets peuvent être explicitement pris en compte dans les modèles mécanistes. Pour les modèles statistiques, les méthodes de l'écologie du paysage prévoient l'ajout de variables spécifiques (e.g. hétérogénéité chez (Siriwardena, et al., 2012)). En revanche, aucun des travaux cités n'intègre de termes explicites d'interaction entre habitats. Ce type de modélisation serait pourtant adapté au cas des relations entre cultures. D'un point de vue agronomique, les bénéfices pour l'homme de la diversité des cultures sont attribuables à des interactions particulières entre cultures, et il serait justifié d'appliquer ce principe au profit que les oiseaux pourraient retirer des activités agricoles.

5. Les difficultés de la prédiction

L'ensemble des approches présentées aux niveaux de la parcelle du paysage et au-delà sont soumises à des difficultés méthodologiques dont il faut avoir conscience avant d'envisager d'éventuelles applications. Ces difficultés se traduisent par des choix, des compromis et des débats. Elles ont d'importantes conséquences sur la fiabilité des prédictions. Les considérations qui suivent sont générales, et applicables au cas particulier de l'impact du colza.

5.1. Comment distinguer les cultures ?

La majorité des travaux cités décrivent les cultures selon une classification basée sur l'apparence des cultures perçue par les observateurs humains. Ces catégories sont souvent implicites, et des regroupements peuvent être opérés sans que soit précisés si cela résulte de contraintes de l'enquête ou d'hypothèse sur la similarité des cultures. Nous avons ainsi vu que des travaux distinguent bien le colza, alors que d'autres l'incluent dans des catégories « dicotylédones » (Vickery, et al., 2008) ou « brassicacées » (Brickle, et al., 2000) assez obscures pour des lecteurs peu familiers des systèmes de culture étudiés.

A ce mode de description anthropocentré s'oppose l'idée de classification fonctionnelle qui consiste à adopter le point de vue des oiseaux et à juger des cultures selon les ressources qu'elles fournissent, nourriture et sites de nidification aux moments clés de l'hiver et de la période de reproduction. La classification fonctionnelle des cultures doit rendre les modèles espèces-habitat lisibles du point de vue des processus et en améliorer la généralité (Fahrig, et al., 2011) (Butler & Norris, 2013). Nous avons vu que dans ce cas, la catégorie colza d'hiver pouvait être dissoute dans une catégorie plus large des cultures d'hiver (Butler & Norris, 2013). Cette approche est théoriquement séduisante, mais son application pratique critiquée en raison de l'insuffisance des données permettant d'associer par exemple un niveau de ressource aux cultures (commentaire de (Siriwardena, et al., 2014) à propos de (Butler & Norris, 2013)). Cette critique peut être étendue à l'identification des paramètres utilisés pour décrire l'effet des cultures dans des modèles mécanistes. Nous avons évoqué le cas des modèles de déplétion (Butler, et al., 2010).

Un autre problème est la prise en compte de pratiques nouvelles. Nous avons posé plus haut la question de l'impact potentiel des variétés résistantes à certains herbicides. Des évolutions de pratiques peuvent d'autre part altérer les résultats de modèles espèces habitats en saison de nidification. Ainsi, l'implantation de couverts hivernaux est de nature à brouiller la distinction entre couvert des printemps et d'hiver. Cette information ne peut pas être déduite des observations des cultures réalisées au printemps. Des pratiques comme les couverts associés au colza actuellement en

développement (Cadoux, et al., 2015) sont à mêmes de changer les caractéristiques fonctionnelles de la culture.

5.2. L'emboîtement des échelles

Le concept de hiérarchie implique que les patrons observés à un niveau d'organisation donné expliquent en partie, et sont en partie contraints par, ceux observés à un niveau supérieur (Allen & Starr, 1982). Le niveau d'organisation peut ici être relatif aux organismes (individus → population → méta-population), au temps ou à l'espace. Cet emboîtement ne peut pas être parcouru *in extenso*. En pratique, nous devons nous fixer à un niveau donné et user d'artifices pour passer d'un niveau à l'autre. Les différents travaux cités dans la partie 3 concernent des échelles variées, et recourent pour certains à des stratégies implicites ou explicites de changement d'échelle (Figure 2). Ces différentes configurations peuvent générer deux types de risque pour la fiabilité des prédictions (réflexions inspirées de (Wu & Li, 2006)) :

1) la non prise en compte de processus émergent à l'échelle supérieure. C'est le cas quand les relations espèce-habitat sont estimées à l'échelle de la parcelle, et le changement d'échelle opéré selon un modèle frustré (Everaars, et al., 2014) ou bien inféré à partir des propriétés intrinsèques de la culture (Grice, et al., 2004) (Henderson, 2009).

2) l'absence de compréhension des processus opérant aux échelles inférieures, qui peut aboutir potentiellement à l'établissement de relations fortuites ou bien à une mauvaise estimation des temps de réponse. C'est le cas quand les relations sont estimées à des échelles déjà vastes (Chiron, et al., 2013) (Princé, 2012) (Sausse, et al., 2011) (Scholefield, et al., 2011).

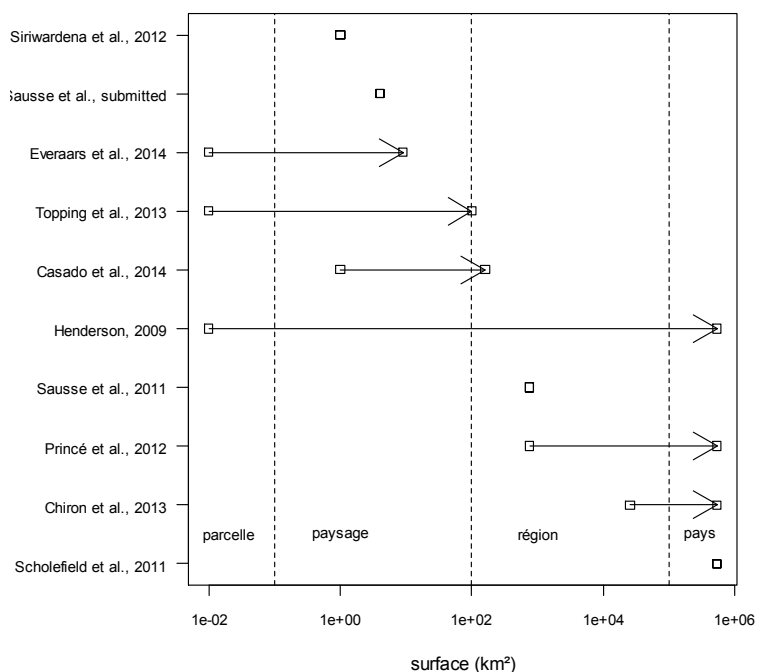


FIGURE 2 : ECHELLES D'INVESTIGATION POUR LES DIFFERENTES ETUDES CITEES DANS LA PARTIE 3. LE DEPART DE FLECHE INDIQUE L'ECHELLE A LAQUELLE LES RELATIONS ESPECE-HABITAT SONT ESTIMEES. LA FIN DE FLECHE INDIQUE L'ECHELLE A LAQUELLE LES CONCLUSIONS SONT ENONCEES. UN SIMPLE CARRE INDIQUE QUE LES MODELES NE SONT PAS SPATIALISES. LA LIMITE GAUCHE DE LA FIGURE CORRESPOND A LA PARCELLE CULTIVEE, LA LIMITE DROITE A UN PAYS (EN L'OCCURRENCE ET PAR CONVENTION, LA FRANCE). LES LIMITES ENTRE PARCELLE, PAYSAGE, REGION ET PAYS SONT INDICATIVES ET SE REFERENT AU TEXTE.

5.3. Les résultats locaux sont-ils transférables à d'autres régions ?

Cette question est importante dans un contexte de recherche appliquée. Elle est elle aussi une conséquence du principe de hiérarchie évoqué plus haut. Dans le cas des oiseaux spécialistes agricoles, deux études ont montré l'influence du contexte régional sur les relations espèces-habitats (Schaub, et al., 2011), (Whittingham, et al., 2007). Ces résultats sont cependant contredits par Bonthoux qui n'a pas observé d'influence régionale notable dans le cas de l'alouette des champs (Bonthoux, 2011). Derrière le mot « contexte », il y a un ensemble de variations. (Schaub, et al., 2011) et (Whittingham, et al., 2007) en identifient quatre :

- les habitats varient. Par exemple la composition spécifique et gestion des haies varient entre régions ;
- l'effet d'un habitat varie en fonction des autres habitats. Par exemple, l'effet de la surface cultivée dépend de sa rareté dans le paysage, avec des réponses accrues en contexte bocager (Robinson, et al., 2001) ;
- les populations d'oiseaux varient (génotype et comportement). (Whittingham, et al., 2007) considère toutefois cette source de variation comme peu plausible ;
- la composition des communautés varie sous l'effet de gradients géographiques avec des conséquences sur la prédation et la compétition.

Ces sources de variations sont interdépendantes et montrent des structures spatiales plus ou moins complexes et de portée variable. Les études mentionnées ici ne prennent pas en compte les différences entre cultures et se cantonnent au rôle joué par les éléments fixes. Mais il est probable que l'impact des cultures varie entre régions de la même manière. Cela a été observé pour les préférences de l'avifaune à l'échelle du champ (Whittingham, et al., 2009), (Browne, et al., 2000) et à celle du paysage (Sausse, et al., 2015). Les cultures sont des milieux particulièrement propices à des variations géographiques en raison notamment de la diversité des pratiques culturelles. Cette dernière est pourtant mal connue sur l'ensemble du territoire national, les données étant agrégées au niveau des régions administratives, du moins dans le contexte français.

Cette question de la transférabilité concerne non seulement les relations extraites de modèles espèces habitats, mais aussi l'utilisation de modèles mécanistes dont les auteurs précisent bien qu'ils doivent être paramétrés dans un contexte donné. Elle pose un problème fondamental pour le développement agricole puisque l'impact d'éventuelles modifications de pratiques concerne des individus réels et divers, et non virtuels et moyens. La délimitation de région n'est pas sans conséquence. L'appel de (Whittingham, et al., 2007) et (Schaub, et al., 2011) à prendre en compte les spécificités régionales n'est cependant pas accompagné de recommandations méthodologiques pour définir ce qui distingue une région d'une autre.

5.4. Comment prévoir le futur sur la base de différences observées dans l'espace ?

Ce problème concerne les modèles espèces-habitat qui sont basées sur des comparaisons d'abondances (ou d'occurrence) dans l'espace. Le passage de ces résultats à des conclusions opérationnelles répondant à des questions du type « que faut-il faire ? » ou « que se passerait-il si ? » implique une substitution « espace pour du temps », i.e. si des différences sont observées entre lieux en raison d'un facteur donné, alors ces différences adviendront sur un même lieu en raison de l'évolution du facteur. Ce principe est souvent implicite, mais mérite d'être interrogé. La substitution

espace contre temps est fondée sur une hypothèse fautive, consistant à considérer des paysages spatialement disjoints comme identiques, mais à différents stades de leur évolution. Quelques travaux sur l'avifaune ont ainsi montré que le principe de substitution espace contre temps a tendance à entraîner une surestimation de l'impact de changement d'occupation du sol (Bonthoux, et al., 2013) (Sirami, et al., 2009).

Un autre problème est que les associations spatiales peuvent révéler un processus de sélection d'habitat, qui n'a qu'un rapport indirect avec la démographie. En effet, la correspondance entre préférence pour un habitat et valeur de cet habitat n'est pas automatique (Jones, 2001), comme l'illustre l'exemple évoqué plus haut du bruant des roseaux dont les nichées peuvent être détruites en cas de récolte précoce (Burton, et al., 1999). Enfin, les études synchroniques de comparaison de sites distants ne peuvent rendre compte des rétroactions qui sont à la base de la dynamique de population (densité-dépendance) et de certains mécanismes agronomiques. Seule la mise en place de suivis temporels permettrait de lever ces importantes limites méthodologiques.

6. Des connaissances à la gestion

Les travaux sur l'effet des cultures sur l'avifaune ont une vocation appliquée. Ils ont pour but d'évaluer des pratiques ou d'en prédire les impacts. Comment sont-ils traduits en termes de recommandations ? Les études présentées jusqu'ici utilisent deux grands types d'approche : un raisonnement par espèce ou à partir d'indices synthétiques. Le raisonnement par espèce peut lui-même prendre deux formes :

- étude sur une ou plusieurs espèces à enjeu. C'est le cas le plus simple. La ou les espèces sont considérées comme patrimoniales et l'on souhaite enrayer leur déclin, ce qui peut justifier des programmes de conservation. Les travaux Britanniques menés à l'échelle du champ (tableau 1) s'inscrivent dans ce cadre, ainsi que le screening de (Siriwardena, et al., 2012) à l'échelle du paysage.
- étude sur une espèce modèle. Cette approche consiste à présenter des résultats sur une ou quelques espèces modèles bien connues, supposées être sensibles aux processus étudiés. Par exemple (Everaars, et al., 2014) utilisent 4 espèces comme surrogate de l'ensemble des spécialistes agricoles. (Topping, et al., 2013) établissent leur modèle sur l'alouette des champs, et appellent à répéter ces travaux sur un pool élargi d'espèces, dont le choix doit revenir au gestionnaire sans que soit précisés des critères de choix.

L'approche par indice consiste à représenter l'avifaune sous la forme de variable agrégée, portant sur tout ou partie de la communauté. Cela sera par exemple l'abondance des spécialistes agricoles, dans leur ensemble (Chiron, et al., 2013) (Casado, et al., 2014) (Scholefield, et al., 2011), ou bien groupés par type de spécialisation (Princé, et al., 2015). Le gestionnaire est alors guidé plus ou moins fermement dans l'interprétation des résultats. Des choix peuvent lui être laissés, mais présentés de manière simplifiée (par exemple compromis à trouver entre spécialistes d'espaces ouverts ou de bocage chez (Princé, et al., 2015)). Cette utilisation d'indicateur synthétique est courante à des échelles englobantes mais est absente au niveau du paysage.

Nous avons jugé utile de positionner les travaux cités par rapport à une perspective d'action bien souvent implicite. Ce rapide tour d'horizon montre qu'il est important d'explicitier l'objectif et l'usage des indicateurs, dans un domaine où le gestionnaire est souvent déconcerté et laissé à lui-même. La littérature est ici de peu de secours et ne peut pas remplacer le bon sens : il est important de garder en tête l'objectif général des actions et de ne considérer l'indicateur que comme instrument de mesure. L'avifaune peut représenter la biodiversité mais ne l'est pas. Autrement dit, il ne faut pas confondre thermomètre et température.

7. Conclusion

Notre revue bibliographique indique que la question générale de l'impact du colza sur l'avifaune doit être contextualisée et reformulée autour de trois points : l'échelle, la localisation et le couple objectif/indicateur.

Notre revue ne traite pas de l'amélioration de la conduite culturale du colza à l'échelle de la parcelle en vue de favoriser l'avifaune. La littérature indique néanmoins des pistes de réflexion, commune à toutes les cultures, sur les ressources associées et la gestion du couvert. La question de l'impact d'une modification des surfaces colza peut se poser quant à elle au niveau de la gestion d'une exploitation, d'un territoire ou d'une filière. Quel que soit le cas de figure, il importe de travailler à minima à l'échelle du paysage. Notre revue montre que les préférences au champ ne préjugent pas nécessairement d'effets au niveau du paysage. Ce constat est conforme à la théorie écologique (hiérarchie et processus émergent), ainsi qu'à l'effet indirect de contraintes agronomiques (l'association obligatoire du colza avec les céréales à pailles limite sa superficie dans le paysage). La question de l'effet des assolements sur la capacité d'accueil des paysages agricoles doit donc être approfondie, car les travaux à cette échelle sont relativement rares. La modélisation en est au stade de la preuve de concept, et les modèles statistiques sont limités par les données disponibles sur l'avifaune et les paysages.

La prédiction à l'échelle du paysage pose d'autre part la question des scénarios d'évolution d'usage des sols, car les cultures forment un système relativement fermées, contraint par la surface agricole et en particulier la surface labourable. L'impact négatif d'un remplacement des prairies et jachères par le colza, et les cultures qui lui sont associées, est plausible pour la plupart des espèces, mais ce résultat peut sembler trivial car il ne concerne que le cas général d'une mise en culture. En revanche, le cas des modifications internes aux systèmes de grandes cultures, i.e. modification des assolements et rotations, n'est pour le moment pas abordé dans les travaux que nous avons examinés. La question est pourtant importante dans un contexte de promotion de l'agro-écologie qui implique une attention accrue à la gestion des assolements et rotation pour améliorer la durabilité des systèmes de culture.

Par ailleurs, la littérature suggère une variabilité spatiale des réponses de l'avifaune à la fois au niveau champ et paysage. Les associations espèces-habitats varient, et de manière plus fondamentale les ressources associées aux cultures. La cause peut en être purement méthodologique ou bien intrinsèque comme le suggèrent quelques études menées dans des contextes variés à méthode identique. Les conséquences locales d'une telle variabilité sont importantes puisque le conseil se doit d'être adapté à chaque situation. L'attitude consistant à

contrôler ou annuler cette diversité en localisant les études peut être justifiée dans un but heuristique, mais présente un grand danger pour le développement agricole. En toute rigueur, l'extrapolation des résultats d'une région à l'autre n'est pas possible et risque d'être contre-productive. (Landres, et al., 1988) affirment ainsi dans un cadre général : *"Because each population of a species is embedded in a particular environmental context, the response of an indicator in one area should not be extrapolated to another without verifying the indicator's response in each area"*. (Lawton, 1999) qui s'interroge sur la généralité des lois en écologie, exprime la même idée de manière plus lapidaire : *"the middle ground is a mess"*. Les activités agricoles ajoutent une couche de diversité supplémentaire à cette situation passablement complexe, avec des variations d'origine anthropique et elle aussi « emboîtées » hiérarchiquement. Un agriculteur aura sa façon de faire, qui dépendra en partie de son encadrement technique et du contexte réglementaire. La résolution de ce problème ne pourra passer que par le développement des réseaux de suivi, ce qui implique l'harmonisation des méthodes, notamment pour l'établissement d'indicateurs indirects de type *chick food index*. A terme, la pérennité de ces réseaux pourrait permettre un suivi diachronique et l'établissement de références internes (i.e. base historique pour identifier une évolution) annulant le besoins d'établir des situations de référence moyenne dont nous ne voyons pas concrètement à quoi elles correspondent. Seul un suivi diachronique est de nature à garantir l'identité des objets étudiés, i.e. les paysages, qui doivent être considérés comme autant d'individus distincts.

Enfin, les résultats concernent principalement des espèces individuelles, ce qui peut présenter un intérêt pour des programmes de conservation ciblés, mais ne permet pas de conclure sur les communautés. Une approche globale de la biodiversité est pourtant nécessaire pour atteindre un objectif général de conservation, justifiée le cas échéant par le souhait de maintenir ou développer des services-écosystémiques. Cela implique le développement d'indicateurs de pilotage adaptés.

Pour en revenir à nos questions de départ, le colza est suffisamment spécifique pour générer des effets biologiques qui pourraient être utilisés pour la gestion locale de l'avifaune. Un corpus de connaissances existe à ce sujet et montre un panel d'atouts / inconvénients potentiels, l'expertise Britannique sur le sujet insistant davantage sur les atouts. Il serait cependant imprudent de proposer des règles génériques pour de telles démarches sans tenir compte d'informations locales sur les enjeux (présence d'espèces patrimoniales, de problématiques spécifiques de régulation des bioagresseurs...) et les processus (quelles pratiques, systèmes de culture, contexte paysager et géographique ?). En ce qui concerne les évaluations *ex-ante* de territoire et de filière, il semble prématuré d'avancer des résultats, hors scénarios colza contre jachère et prairie, en raison de la rareté des études et des incertitudes méthodologiques. Notre revue indique toutefois deux pistes de réflexion. La première concerne la nécessité de relier les niveaux d'investigation. Le paysage nous semble un niveau intermédiaire pivot particulièrement pertinent. Il est suffisamment proche du point d'observation pour espérer comprendre les processus dont il est le support. A l'opposé, la compréhension des relations et tendance observées à échelle englobante (région, pays) serait facilitée par celle des relations observées à l'échelle des paysages. En second lieu, il importe d'approfondir notre connaissance de la variabilité des processus aux différentes échelles. Cela est indispensable pour identifier des priorités pour le développement, améliorer des estimations, ou bien échantillonner de manière appropriée pour tester certaines hypothèses. Dans la mesure où l'objectif final est bien l'action, il ne s'agit pas de travailler sur un paysage conceptuel, mais sur une population de paysages concrets. Ce programme peut sembler ambitieux, mais les développements

technologiques et institutionnels offrent aujourd'hui l'opportunité de développer des outils adaptés, que ce soit pour la caractérisation de la biodiversité ou bien l'acquisition de données à haute résolution sur les paysages et leur évolution.

Bibliographie

- Allen, T. F. & Starr, T. B., 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. Chicago: University of Chicago Press Chicago.
- Bennett, A. F., Radford, J. Q. & Haslem, A., 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, 133(2), pp. 250-264.
- Berndt, A. & Hözel, N., 2012. Energy crops as a new bird habitat: utilization of oilseed rape fields by the rare Bluethroat (*Luscinia svecica*). *Biodiversity and Conservation*, Volume 21, pp. 527-541.
- Bock, C. E. & Jones, Z. F., 2004. Avian habitat evaluation: should counting birds count?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), pp. 403-410.
- Bonthoux, S., 2011. *Relations spatiales et temporelles entre les communautés d'oiseaux et les paysages agricoles*, Toulouse: Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse.
- Bonthoux, S., Barnagaud, J.-Y., Goulard, M. & Balent, G., 2013. Contrasting spatial and temporal responses of bird communities to landscape changes. *Oecologia*, 172(2), pp. 563-574.
- Brandt, K. & Glemnitz, M., 2014. Assessing the regional impacts of increased energy maize cultivation on farmland birds. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(2), pp. 679-697.
- Brickle, N. W., Harper, D. G., Aebischer, N. J. & Cockayne, S. H., 2000. Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. *Journal of Applied Ecology*, 37(5), pp. 742-755.
- Browne, S. J. & Aebischer, N. J., 2003. Habitat use, foraging ecology and diet of Turtle Doves *Streptopelia turtur* in Britain. *Ibis*, 145(4), pp. 572-582.
- Browne, S., Vickery, J. & Chamberlain, D., 2000. Densities and population estimates of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in Britain in 1997. *Bird Study*, 47(1), pp. 52-65.
- Buner, F., Jenny, M., Zbinden, N. & Naef-Daenzer, B., 2005. Ecologically enhanced areas - a key habitat structure for re-introduced grey partridges *Perdix perdix*. *Biological Conservation*, 124(3), pp. 373-381.
- Burel, F. & Baudry, J., 1999. *Ecologie du Paysage : Concepts Méthodes et Applications*. Paris: Edition Tech & doc.
- Burton, N., Watts, P., Crick, H. & Edwards, P., 1999. The effects of preharvesting operations on Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* nesting in Oilseed Rape *Brassica napus*. *Bird Study*, 46(3), pp. 369-372.

- Butler, S. J. et al., 2010. Resource availability and the persistence of seed-eating bird populations in agricultural landscapes : a mechanistic modelling approach. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), pp. 67-75.
- Butler, S. J. & Norris, K., 2013. Functional space and the population dynamics of birds in agro-ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Volume 164, pp. 200-208.
- Cadoux, S. et al., 2015. Intercropping frost-sensitive legume crops with winter oilseed rape reduces weed competition, insect damage, and improve nitrogen use efficiency. *OCL*, 22(3), p. D302.
- Casado, M. R. et al., 2014. Predicting the impacts of bioenergy production on farmland birds. *Science of the Total Environment*, Volume 476, pp. 7-19.
- Chamberlain, D. & Gregory, R. D., 1999. Coarse and fine scale habitat associations of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in the UK. *Bird Study*, 46(1), pp. 34-47.
- Chamberlain, D., Vickery, J. & Gough, S., 2000. Spatial and temporal distribution of breeding skylarks *Alauda arvensis* in relation to crop type in periods of population increase and decrease. *Ardea*, Volume 1, pp. 61-73.
- Chiron, F. et al., 2013. Forecasting the potential impacts of CAP-associated land use changes on farmland birds at the national level. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Volume 176, pp. 17-23.
- Cléré, E. & Bretagnolle, V., 2001. Disponibilité alimentaire pour les oiseaux en milieux agricole : biomasse et diversité des arthropodes capturés par la méthode des pots-pièges. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, Volume 56, p. 275:297.
- Couvet, D. et al., 2008. Enhancing citizen contributions to biodiversity science and public policy. *Interdisciplinary science reviews*, 33(1), pp. 95-103.
- De Cornulier, T., Bernard, R., Arroyo, B. & Bretagnolle, V., 1997. Extension géographique et écologique de la Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica* dans le centre-ouest de la France. *Alauda*, 65(1), pp. 1-6.
- Dhondt, A. A., 1988. Carrying capacity: a confusing concept.. *ACTA OECOL.(OECOL. GEN.)*, 9(4), pp. 337-346.
- Donald, P. et al., 2001. Habitat use and diet of skylarks *Alauda arvensis* wintering on lowland farmland in southern Britain. *Journal of Applied Ecology*, 38(3), pp. 536-547.
- Donald, P., Green, R. & M.F., H., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, Volume 268(1462), pp. 25-29.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. & Pulliam, H. R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, pp. 169-175.
- Eraud, C. & Boutin, J.-M., 2002. Density and productivity of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in relation to crop type on agricultural lands in western France: Small field size and the maintenance of set-aside and lucerne are important to ensure high breeding pair densities and productivity.. *Bird Study*, 49(3), pp. 287-296.

- Everaars, J., Frank, K. & Huth, A., 2014. Species ecology and the impacts of bioenergy crops: an assessment approach with four example farmland bird species. *GCB Bioenergy*, 6(3), pp. 252-264.
- Fahrig, L. et al., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), pp. 101-112.
- Fried, G., 2007. *Variation spatiales et temporelles des communautés adventices des cultures annuelles en France*, Dijon: Thèse de doctorat, Université de Bourgogne.
- Fried, G. & Reboud, X., 2007. Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de culture. *OCL*, Volume 14(2), pp. 130-137.
- Gaba, S. et al., 2014. Skylarks trade size and energy content in weed seeds to maximize total ingested lipid biomass. *Behavioural processes*, Volume 108, pp. 142-150.
- Gillings, S., 2003. *Diurnal and nocturnal ecology of Golden Plovers *Pluvialis apricaria* and Lapwings *Vanellus vanellus* wintering on arable farmland*, University of East Anglia: Thèse de doctorat.
- Green, R., Osborne, P. & Sears, E., 1994. the distribution of passerine birds in hedgerows during the breeding season in relation to characteristics of the hedgerow and adjacent farmland. *Journal of Applied Ecology*, Volume 31, pp. 677-692.
- Gregory, R. D. et al., 2005. {Developing indicators for European birds}. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), pp. 269-288.
- Grice, P., Evans, A., Osmond, J. & Brand-Hardy, R., 2004. Science into policy: the role of research in the development of a recovery plan for farmland birds in England. *Ibis*, Volume 146, pp. 239-249.
- Gruar, D., Barritt, D. & Peach, W. J., 2006. Summer utilization of Oilseed Rape by Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* and other farmland birds: Capsule Oilseed Rape was the preferred breeding season habitat for Reed Buntings on arable farmland and reduced this species' dependence on wet features.. *Bird Study*, 53(1), pp. 47-54.
- Gruber, S., Pekrun, C. & Claupein, W., 2004. Population dynamics of volunteer oilseed rape (*Brassica napus* L.) affected by tillage. *European Journal of Agronomy*, 20(4), pp. 351-361.
- Haberl, H. et al., 2005. Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 110(3-4), pp. 119-131.
- Hancock, M. H. & Wilson, J. D., 2003. Winter habitat associations of seed-eating passerines on Scottish farmland: Extensive surveys highlighted the importance of weedy fodder brassicas, stubbles and open farmland landscapes to declining birds.. *Bird Study*, 50(2), pp. 116-130.
- Hebert, P. D., Cywinska, A., Ball, S. L. & others, 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1512), pp. 313-321.
- Henderson, I., 2009. *A Review of UK Agricultural Biofuels: Potential Effects on birds and Knowledge Gaps for Bird conservation in the UK*, Thetford: British Trust for Ornithology.

- Henderson, I. G., Ravenscroft, N., Smith, G. & Holloway, S., 2009. Effects of crop diversification and low pesticide inputs on bird populations on arable land. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 129(1-3), pp. 149-156.
- Hiron, M., Berg, A. & Pärt, T., 2012. Do skylarks prefer autumn sown cereals? Effects of agricultural land use, region and time in the breeding season on density. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 150(0), pp. 82-90.
- Holland, J. & Ewald, J., 2010. *Scoping study to investigate the development of a chick food Index*, s.l.: DEFRA.
- Holland, J., Hutchison, M., Smith, B. & Aebischer, N., 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. *Annals of Applied Biology*, 148(1), pp. 49-71.
- Holland, J., Smith, B., Birkett, T. & Southway, S., 2012. Farmland bird invertebrate food provision in arable crops. *Annals of Applied Biology*, 160(1), pp. 66-75.
- Hutchinson, G. E., 1957. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. *Concluding remarks*, Volume 22, pp. 415-427.
- Inglis, I. R., Isaacson, A. J., Thearle, R. J. P. & Westwood, N. J., 1990. The effects of changing agricultural practice upon Woodpigeon *Columba palumbus* numbers. *Ibis*, 132(2), pp. 262-272.
- Jones, J., 2001. Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review. *The Auk*, 118(2), pp. 557-562.
- Landres, P. B., Verner, J. & Thomas, J. W., 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation biology*, 2(4), pp. 316-328.
- Lawton, J., 1999. Are There General Laws in Ecology ?. *Oikos*, 84(2), pp. 177-192.
- Le Féon, V., 2010. *Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles*, Rennes: Thèse de doctorat, Université Rennes 1.
- Lutman, P., Freeman, S. & Pekrun, C., 2003. The long-term persistence of seeds of oilseed rape (*Brassica napus*) in arable fields. *The Journal of Agricultural Science*, 141(02), pp. 231-240.
- Marshall, E. J. P. et al., 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields*. *Weed Research*, 43(2), pp. 77-89.
- Miguet, P., Gaucherel, C. & Bretagnolle, V., 2013. Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological Modelling*, 266(0), pp. 10-18.
- Moorcroft, D., 2000. *The causes and decline of the linnet *Carduelis cannabina* within the agricultural landscape*, Oxford: Thesis (Ph. D.), University of Oxford.
- Moorcroft, D., Wilson, J. D. & Bradbury, R. B., 2006. Diet of nestling Linnets *Carduelis cannabina* on lowland farmland before and after agricultural intensification: Capsule Between the 1960s and

1990s, nestling diet has changed in ways consistent with the impact of agricultural intensification on the availability of seed sources.. *Bird Study*, 53(2), pp. 156-162.

Potts, G. & Aebischer, N. J., 1991. Modelling the population dynamics of the grey partridge: conservation and management. *Bird population studies: their relevance to conservation and management*, pp. 373-390.

Powolny, T., 2012. *Faire face à l'hiver - Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (Alauda arvensis)*, Poitiers: Thèse de doctorat, Université de Poitiers.

Princé, K., 2012. *Quel futur pour la biodiversité en milieu agricole dans un contexte de changements climatiques ?*, Paris: Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie.

Princé, K. et al., 2015. Forecasting the effects of land use scenarios on farmland birds reveal a potential mitigation of climate change impacts.. *PloS one*, 10(2), p. e0117850.

Robinson, R. A., Wilson, J. D. & Crick, H. Q., 2001. The importance of arable habitat for farmland birds in grassland landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 38(5), pp. 1059-1069.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P. & Roger-Estrade, J., 2010. Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. Dans: D. Sparks, éd. *Advances in Agronomy*, vol. 109. Burlington: Academic Press, pp. 219-259.

Sausse, C., Barbottin, A., Jiguet, F. & Martin, P., 2015. Do the effects of crops on skylark (*Alauda arvensis*) differ between the field and landscape scales?. *Peerj*, Volume 3, p. e1097.

Sausse, C., Penillard, E., Barbottin, A. & Jiguet, F., 2011. Evaluation de l'impact de la culture de colza sur la biodiversité aviaire en France: enjeux, méthodes, premiers résultats. *Oléagineux, Corps Gras, Lipides*, 18(3), pp. 145-152.

Sausse, C. et al., 2006. Estimation des pertes à la récolte du colza d'hiver (*Brassica napus*) dans des conditions variées. *OCL*, Volume 13(6), p. 431:438.

Schaub, M. et al., 2011. Habitat-density associations are not geographically transferable in Swiss farmland birds. *Ecography*, 34(4), pp. 693-704.

Schmidt, A., Guichard, L. & Reau, R., 2010. Le colza est très dépendant des pesticides dans les rotations courtes sans labour. *Agreste Synthèses*, Volume 121, p. 7.

Scholefield, P. et al., 2011. Modelling the European Farmland Bird Indicator in response to forecast land-use change in Europe. *Ecological Indicators*, 11(1), pp. 46-51.

Sebillotte, M., 1974. Agronomie et agriculture. Essai d'analyse des tâches de l'agronome. *Cahiers de l'ORSTOM*, Volume 24, pp. 3-25.

Sheeren, D., Bonthoux, S. & Balent, G., 2014. Modeling bird communities using unclassified remote sensing imagery: Effects of the spatial resolution and data period. *Ecological Indicators*, Volume 43, pp. 69-82.

- Shrubbs, M., 1988. The influence of crop rotations and field size on a wintering Lapwing *V. vanellus* population in an area of mixed farmland in West Sussex. *Bird Study*, 35(2), pp. 123-131.
- Sirami, C., Brotons, L. & Martin, J.-L., 2009. Do bird spatial distribution patterns reflect population trends in changing landscapes?. *Landscape ecology*, 24(7), pp. 893-906.
- Siriwardena, G. M., Baillie, S. R., Fuller, R. J. & Robinson, R. A., 2014. How can functional space for farmland birds best be studied? A comment on. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Volume 192, pp. 8-11.
- Siriwardena, G. M., Cooke, I. R. & Sutherland, W. J., 2012. Landscape, cropping and field boundary influences on bird abundance. *Ecography*, 35(2), pp. 162-173.
- Squire, G. et al., 2003. On the rationale and interpretation of the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 358(1439), pp. 1779-1799.
- Stephens, P. A., Freckleton, R. P., Watkinson, A. R. & Sutherland, W. J., 2003. Predicting the response of farmland bird populations to changing food supplies. *Journal of Applied Ecology*, 40(6), pp. 970-983.
- Stoate, C., Moreby, S. & Szczyr, J., 1998. Breeding ecology of farmland Yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Bird Study*, 45(1), pp. 109-121.
- Stoate, C. & Szczyr, J., 1997. *Seasonal changes in habitat use by yellowhammers (Emberiza citrinella)*. Brighton Crop Protection Conference Weeds, Brit. Crop Protection Council, pp. 1167-1172.
- Storkey, J. et al., 2013. Using functional traits to quantify the value of plant communities to invertebrate ecosystem service providers in arable landscapes. *Journal of Ecology*, 101(1), pp. 38-46.
- Surmacki, A., 2005. Do dense and fast growing crops provide foraging habitats for insectivorous birds ?. *Polish Journal of Ecology*, Volume 53, p. 129:133.
- Topping, C. J., Odderskaer, P. & Kahlert, J., 2013. Modelling skylarks (*Alauda arvensis*) to predict impacts of changes in land management and policy: development and testing of an agent-based model. *PloS one*, 8(6), p. e65803.
- Tryjanowski, P. et al., 2011. Conservation of farmland birds faces different challenges in Western and Central-Eastern Europe. *Acta Ornithologica*, 46(1), pp. 1-12.
- Vickery, J. et al., 2008. *Predicting the impact of future agricultural change and uptake of eentre Level Stewardship*, Thetford: British Trust For Ornithology.
- Whittingham, M. J. et al., 2009. Habitat associations of British breeding farmland birds. *Bird Study*, 56(1), pp. 43-52.
- Whittingham, M. J. et al., 2007. Should conservation strategies consider spatial generality? Farmland birds show regional not national patterns of habitat association. *Ecology Letters*, 10(1), pp. 25-35.

Whittingham, M. J., Wilson, J. D. & Donald, P. F., 2003. Do habitat association models have any generality? Predicting skylark *Alauda arvensis* abundance in different regions of southern England. *Ecography*, 26(4), pp. 521-531.

Wilcox, J. et al., 2014. Farmland Birds and Arable Farming, a Meta-Analysis. Dans: E. Lichtfouse, éd. *Sustainable Agriculture Reviews*. s.l.:Springer International Publishing, pp. 35-63.

Wilson, J. D. et al., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 75(1), pp. 13-30.

Wilson, J. D., Whittingham, M. j. & Bradbury, R. B., 2005. The management of crop structure: a general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds?. *Ibis*, 147(3), pp. 453-463.

Wilson, J., Evans, J., Browne, S. & King, J., 1997. Territory distribution and breeding success of skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in southern England. *Journal of Applied Ecology*, Volume 34, pp. 1462-1478.

Wu, J. & Li, H., 2006. Concepts of scale and scaling. Dans: *Scaling and uncertainty analysis in ecology*. Dordrecht: Springer, pp. 3-15.

ANNEXE : liste des espèces d'oiseaux citées

Nom commun	Common name	Nom scientifique
Accenteur mouchet	Dunnock	<i>Prunella modularis</i>
Alouette des champs	Skylark	<i>Alauda arvensis</i>
Bergeronnette printanière	Yellow wagtail	<i>Motacilla flava</i>
Bruant des roseaux	Reed bunting	<i>Emberiza schloenicus</i>
Bruant jaune	Yellowhammer	<i>Emberiza citrinella</i>
Bruant proyer	Corn bunting	<i>Emberiza calandra</i>
Chardonneret élégant	Goldfinch	<i>Carduelis carduelis</i>
Choucas des tours	Jackdaw	<i>corvus monedula</i>
Chouette effraie	Barn owl	<i>Tyto alba</i>
Corbeau freu	Rook	<i>Corvus frugilegus</i>
Corneille noire	Carrion crow	<i>Corvus corone</i>
Etourneau sansonnet	Starling	<i>Sturnus vulgaris</i>
Faucon crécerelle	Kestrel	<i>Falco tinnunculus</i>
Fauvette grisette	Whitethroat	<i>Sylvia communis</i>
Gorge bleue à miroir	Bluethroat	<i>Luscinia svecica</i>
Grive draine	Mistle thrush	<i>Turdus viscivorus</i>
Grive musicienne	Song thrush	<i>Turdus philomelos</i>
Linotte mélodieuse	Linnet	<i>Carduelis cannabina</i>
Locustelle mouchetée	Common grasshopper-warbler	<i>Locustella naevia</i>
Merle noir	Blackbird	<i>Turdus merula</i>
Moineau friquet	Moineau friquet	<i>Passer Montanus</i>
Perdrix grise	Grey partridge	<i>Perdix perdix</i>
Phragmite des joncs	Sedge warbler	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>
Pie bavarde	Magpie	<i>Pica pica</i>
Pigeon colombin	Stock dove	<i>Columba oenas</i>
Pigeon ramier	Wood pigeon	<i>Columba palumbus</i>
Pinson des arbres	Common chaffinch	<i>Fringilla coelebs</i>
Pipit farlouse	Meadow pipit	<i>Anthus pratensis</i>
Rouge gorge	Robin	<i>Erithacus rubecula</i>
Rousserolle effarvate	Eurasian reed warbler	<i>Acrocephalus scirpaceus</i>
Rousserolle verderolle	Marsh warbler	<i>Acrocephalus palustris</i>
Tarier des prés	Winchat	<i>Saxicola rubetra</i>
Tourterelle des bois	Turtle dove	<i>Streptopelia turtur</i>
Troglodyte mignon	Wren	<i>Troglodytes troglodytes</i>
Vanneau huppé	Lapwing	<i>Vanellus vanellus</i>
Verdier d'Europe	Greenfinch	<i>Chloris chloris</i>

Annexe 3. Élaboration d'une base de données des paysages agricoles en appui à des observatoires nationaux de la biodiversité (en préparation pour Sciences Eaux et Territoires)

Résumé

Exploiter les données issues des réseaux nationaux d'observation de la biodiversité implique de pouvoir décrire précisément des paysages de quelques km² n'importe où en France. Nous avons testé l'élaboration de ce type de base de données au format original, dans le cas du suivi de l'avifaune en zone agricole. La particularité de cette base est d'intégrer des données issues de plusieurs bases nationales spatialisées : le Registre Parcellaire Graphique (RPG) pour les cultures et les prairies, la BD Topo de l'IGN pour les éléments arborés et le réseau routier, et Corine Land Cover (CLC) pour les espaces non agricoles. Nous présentons ici la méthode d'élaboration de cette base ainsi que les leçons génériques que nous avons tirées de cette expérience.

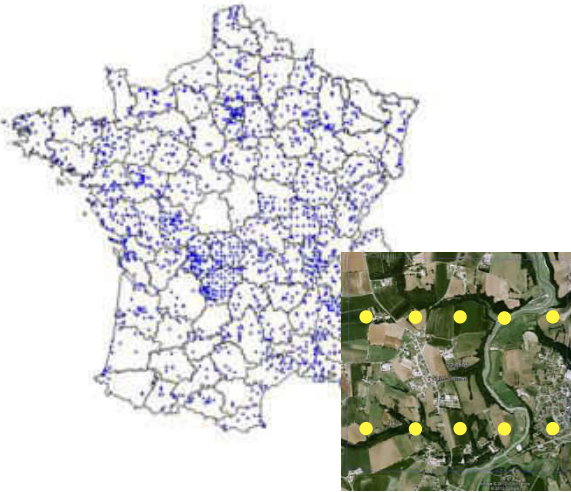
Introduction

Les dispositifs nationaux de suivi de la biodiversité connaissent actuellement un développement important. Ces dispositifs, dont le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) est typique (encadré), sont constitués d'un grand nombre de zones d'observation distinctes réparties sur l'ensemble du territoire national. Les espaces agricoles font l'objet d'une attention particulière avec notamment la mise en place de l'Observatoire Agricole de la Biodiversité sous l'égide du Ministère de l'Agriculture.

Ces observatoires ont pour objet de suivre des évolutions de faune et de flore, et si possible d'en comprendre les causes. Pour ce faire, il importe de pouvoir caractériser les paysages autour des zones d'observations. L'offre croissante d'information spatialisée à haute résolution crée à ce titre de nouvelles possibilités. Caractériser les paysages sur ce type de dispositif est une démarche originale, tranchant avec celle plus classique consistant à cartographier un territoire continu (un bassin versant, une zone atelier...). En effet, l'objectif porte sur la production d'une batterie d'indicateurs paysagers pour chaque zone d'observation. De plus, la description des espaces agricoles implique un niveau de détail important permettant de distinguer les habitats d'intérêt écologique semi-naturels (les Infrastructures Agro-Ecologiques ou IAE), et les différentes cultures.

Dans le cadre d'une étude sur l'impact des cultures sur l'avifaune, nous avons expérimenté l'élaboration d'une telle base d'étendue nationale pour décrire les paysages sur environ 1000 carrés STOC de 4 km² suivis entre 2006 et 2010. Nous présentons ici la méthodologie mise en œuvre, les problèmes à résoudre d'acquisition et d'intégration des données, et les leçons plus générales que nous avons tiré de cette expérience. Au-delà du cas de l'étude de l'avifaune en zone agricole, cet article se veut une réflexion sur l'accompagnement méthodologique des observatoires de biodiversité.

STOC - Le Suivi Temporel des Oiseaux Communs



Le Suivi Temporel des Oiseaux Communs coordonné par le Museum National d'Histoire Naturelle a débuté en 1989. L'échantillonnage ponctuel simple en constitue le volet le plus connu, qui permet l'établissement de tendances par espèces et groupes d'espèces. Il a notamment permis de mettre en lumière le déclin des spécialistes des espaces agricoles comme l'alouette des champs. Ce dispositif est constitué d'environ un millier de carrés de 4km² suivi chaque année par des ornithologues volontaires. Les écoutes sont réalisées deux fois en saison de nidification, sur 10 points au sein de chaque carré. Pour plus d'information, voir Jiguet et al., 2012.

Quelles variables paysagères décrire ?

Notre étude a consisté à estimer un effet sur l'avifaune des cultures annuelles (diversité et types) conditionnellement à d'autres variables paysagères importantes pour l'avifaune. Ces variables sont plus ou moins bien connues. Les effets des habitats semi-naturels (e.g. haies) et des grandes structures paysagères (e.g. surfaces arables / prairies) ont fait l'objet de nombreux travaux. Certains facteurs (e.g. réseau routier) ont fait l'objet d'études ponctuelles sur des zones localisées et des espèces modèles, dont la généralité reste à démontrer. Le cas des cultures est particulier. Les études en écologie du paysage ont longtemps considéré les cultures comme un habitat unique, la surface labourable, à la fois pour des raisons pratiques d'inaccessibilité des données, et de tradition intellectuelle. Or des travaux de terrain ont montré l'importance pour plusieurs taxons, dont les oiseaux, de certains attributs des cultures. Ces attributs peuvent être bien identifiables comme la structure du couvert et sa dynamique de développement, ou bien plus flous pour les agronomes, comme leur capacité à fournir des ressources alimentaires via une faune et une flore associée. Il n'existe à ce jour aucune classification fonctionnelle bien établie. La liste des éléments paysagers candidats à un impact sur l'avifaune n'est pas connue précisément, pas plus que la façon de les caractériser.

Compte tenu de ces incertitudes, et partant du principe qu'il est plus simple d'agrèger des variables que de les désagréger, nous avons choisi d'élaborer une base à la plus haute résolution thématique et planimétrique possible. La stratégie a consisté à identifier des bases de données spatialisées publiques, d'étendue nationale, et décrivant de la manière la plus détaillée possible l'occupation du sol, particulièrement en zone agricole (éléments semi-naturels et cultures). L'intégration de ces informations dans une seule base de données a permis par la suite de calculer divers indicateurs paysagers pour notre étude.

Sources de données

Trois bases décrivant l'occupation du sol répondent à nos critères : le Registre Parcellaire Graphique (RPG) pour les cultures et les prairies, la BD Topo de l'IGN pour les éléments arborés et le réseau routier, et Corine Land Cover (CLC) pour les espaces non agricoles. Des données dérivées du RPG

ont été fournies par l'Observatoire du Développement Rural de Toulouse (INRA) pour donner des informations sur les successions de culture à l'échelle de l'ilot de culture. D'autres sources de données spatialisées ont été mobilisées pour réaliser des zonages selon des critères administratifs et géographiques. L'ensemble des sources de données spatialisées sont présentées dans le tableau 1.

Tableau 1: Bases de données spatialisées utilisées pour nos travaux

Base de données	Objets spatiaux	Attributs	Précision temporelle	Précision planimétrique	Source	Fournisseur	Coût
Registre Parcellaire Graphique 2006 à 2010	Polygones correspondant à au moins un champ cultivé (culture, herbe ou ligneux)	Culture (28 classes) et sa surface dans chaque polygone	Annuelle	Quelques mètres	Déclaration des agriculteurs	Agence de Services et de Paiements	Environ 2500€/an
CORINE Land Cover 2006	Polygones	44 classes d'occupation du sol	2006 +/- 1 an	Mieux que 100 m	Satellite	European Environment Agency	Gratuit
BD Topo®, couches végétation et routes	Polygones (végétation) et polygones (routes)	1 classe pour la végétation	entre 1999 et 2007	5 m	Orthophotos	Institut Géographique National	Gratuit sous licence recherche
Geofla® communes	Polygones correspondant aux communes	Noms et codes INSEE des entités administratives, des communes aux régions		10 m	/	Institut Géographique National	Gratuit

Intégration et traitement des données

Le volume des données à traiter a déterminé le choix du logiciel libre PostgreSQL et de son extension spatiale Postgis. Ce système de gestion de bases de données relationnelle et objet fonctionne comme un serveur interrogeable par des interfaces diverses : Pgadmin pour l'administration et les traitements en SQL (Structured Query Language), et QGIS pour visualiser, si nécessaire, le résultat des requêtes. PostgreSQL est largement utilisé dans le domaine de la recherche et pour la gestion de très grosses bases de données, notamment l'IGN et Météo France. La programmation des requêtes est réalisée en SQL ce qui assure une traçabilité des traitements.

Tableau 2: Modèle de donnée simplifié. Chaque table est décrite par son nom (gras) et ses colonnes. En souligné : colonne utilisable en jointure. Géométrie : objets géométriques, géoréférencés et permettant une jointure spatiale

Thème	Tables	
	<u>Ilot</u>	<u>Ilot groupe culture</u>
<i>RPG ilot</i>	<u>Id ilot</u> <u>Géométrie (polygone)</u>	<u>Id ilot</u> Code groupe culture Surface
	<u>Culture canton (1 table par année)</u>	
<i>RPG canton</i>	<u>Canton</u> Surface code culture 1 ...	
	<u>Succession</u>	
<i>Succession des cultures ODR (traitement du RPG)</i>	<u>Id ilot</u> Culture 2006 ... Culture 2010 Surface	
<i>BD topo végétation</i>	<u>Couche végétation</u> <u>Géométrie (polygone)</u>	
<i>BD topo route</i>	<u>Couche route</u> <u>Géométrie (polyligne)</u> Importance	
<i>CLC</i>	<u>CLC</u> Code clc <u>Geométrie (polygone)</u>	
	<u>Communes</u>	<u>Unité géographique</u>
<i>Unités géographiques</i>	<u>Commune</u> <u>Géométrie (polygone)</u>	<u>Commune</u> <u>Canton</u> Département Région Région agricole Petite région agricole Région écologique
	<u>Oiseaux</u>	<u>STOC</u>
<i>STOC</i>	<u>Code oiseau</u> Nom latin Nom courant Groupe de spécialisation Indice de spécialisation Indice trophique	Numéro du carré Année <u>Code oiseau</u> <u>Géométrie (polygone)</u> Nombre total sur le carré

Le traitement de ces données a suivi plusieurs étapes :

1. Importation des données dans PostgreSQL. Le tableau 2 illustre le modèle de données.
2. extraction des données sur l'emprise de tous les carrés STOC, suivis au moins une fois entre 2006 et 2010.
3. traitement spatiaux pour combiner RPG, BD topo et CLC.
Les couches de données spatialisées sont issues de bases de données hétérogènes et peuvent s'intersecter de manière ambiguë. Pour obtenir une description cohérente et non ambiguë des carrés, nous avons donné la priorité aux données les plus précises : d'abord la BD Topo (couche végétation) puis le RPG et enfin CLC pour combler les interstices (figure 1). Nous avons d'autre part intersecté la couche végétation de la BD Topo avec les classes agricoles de CLC (ci-après 'CLC agri'), en vue de distinguer les éléments arborés en zones agricoles (haies et bosquets) des éléments arborés hors zone agricole. Ces traitements spatiaux ont produit une segmentation des carrés en 4 types d'espaces :

- A : BD Topo dans CLC agri;
- B : BD Topo différent de CLC agri ;
- C : RPG différent de BD Topo. Ce traitement spatial génère de fait des nouveaux îlots rognés par les éléments arborés. Les changements de surfaces induits sont toutefois minimes.
- D : CLC différent de RPG et de BD Topo.
-

L'interprétation de ces segments est donnée par le tableau 3. Cette opération est évidente pour les segments A à C, mais implique des hypothèses pour les classes agricoles et forestières du segment D. Il y a en effet incohérence apparente entre le classement agricole d'un espace selon CLC, et l'absence d'îlot RPG, ou entre le classement forestier selon CLC, et l'absence d'éléments arborés selon la BD Topo. Nous avons interprété les classes agricoles du segment D comme des espaces interstitiels entre îlots PAC, soit des bordures voies de communication et habitats isolés, et les classes forestières du segment D comme éléments arborés hors zone agricole.



Figure 1: Procédures de superposition. La BD Topo est prioritaire sur le RPG (les îlots PAC voient donc leurs bordures rognées par les éléments arborés). CLC vient ensuite combler les vides.

4. calcul des surfaces cultivées en limite des îlots.

Le RPG est constitué d'îlots regroupant un ou plusieurs champs de localisation inconnue. A un îlot peut donc correspondre une ou plusieurs cultures dont la surface est connue, mais pas la localisation. En conséquence l'estimation des surfaces des cultures est inconnue en cas d'intersection entre l'îlot et les limites du carré STOC. Pour résoudre ce problème, la surface d'une culture à l'intérieur d'un îlot intersecté est considérée égale à la surface de l'îlot intersecté multipliée par la proportion de la culture dans l'îlot.

5. estimation des surfaces en cultures de printemps et cultures d'hiver

La distinction entre cultures d'hiver et de printemps est importante du point de vue des oiseaux. Les 28 codes cultures regroupés accessibles au niveau des îlots du RPG ne permettent pas toujours une telle distinction (e.g. la classe 'orge' intègre les 2 types printemps et hiver). Nous avons donc calculé des estimateurs. Une surface déclarée en orge a été ainsi affectée à la classe hiver selon un tirage aléatoire fonction de la proportion orge d'hiver/orge de printemps au niveau cantonal. Ces proportions ont été obtenues à partir des données cantonales issues du RPG qui permettent de distinguer les cultures selon leur code détaillé (100 à 120 selon les années).

Tableau 3: variables surfacique obtenues après traitement spatial chaque année sur les carrés STOC. Pour la définition des segments issus des traitements spatiaux, se référer au texte. Les surfaces moyennes sont données pour les 437 carrés de l'année 2010 dont plus de 50% de la surface est cultivée. La somme totale est égale à 400 ha, soit la surface d'un carré. Les classes CLC sont décrites de manière agrégées par soucis de simplification.

Source	Classe	Segment	Interprétation (variables finales)	Valeur moyenne ha (2010)
BD topo	Éléments arborés	A	Haies et bosquets en zone agricole	32
		B	Forêts et autres éléments arborés hors zone agricole	116
CLC	Forêts (3 classes)	D	Espaces non cultivés au sein des zones agricoles	45
	Territoires agricoles (11 classes)		Divers types d'espaces au sein des zones non agricoles	28
RPG	Territoires artificialisés, espaces ouverts et arbustifs, zones humides, surfaces en eau (30 classes agrégées)			
	Orge d'hiver			8
	Blé tendre d'hiver			32
	Autres céréales d'hiver			6
	Semences			0
	Plantes à fibres			0
	Divers			3
	Orge de printemps			3
	Blé tendre de printemps			0
	Autres céréales de printemps			1
	Protéagineux			3
	Autres oléagineux			1
	Riz			1
	Légumineuses grains			0
	Autres cultures industrielles			3
	Légumes fleurs			2
	Colza d'hiver	C	Surfaces cultivées	10
	Colza de printemps			0
	Gel industriel			0
	Maïs			19
	Tournesol			3
	Vergers			0
	Vignes			3
	Fruits coque			0
	Oliviers			0
	Arboriculture			0
	Prairies permanentes			47
	Prairies temporaires			23
	Fourrage			2
Estive		4		
Gel sans production		0		
Autres gels		4		

Suite à ces traitements, l'occupation de chaque carré a été reconstituée (tableau 3). L'ensemble des informations intégrées dans la base de données permet également d'autres extractions :

- variables de configuration paysagères : nombre d'éléments distincts, surfaces moyennes, ratio périmètre/surface. Toutefois, le RPG ne permet pas de réaliser ces calculs au niveau de la parcelle cultivée, mais seulement au niveau de l'îlot.
- chainage des carrés suivis d'une année à l'autre pour identifier les variations d'assolement et de l'avifaune.
- estimation des séquences de cultures de 2006 à 2010 grâce aux données fournies par l'ODR. Ces séquences concernent des parcelles reconstituées au sein des îlots, grâce à un traitement spatial et à un algorithme appliqué aux couches 2006 à 2010 du RPG. A chaque parcelle reconstituée sont associées une surface et une séquence du type 'colza – blé tendre – orge – colza'. La méthode se heurte toutefois à un taux de reconstitution des surfaces variables dans les carrés présentant des îlots complexes (Leenhardt et al., 2012 pour plus d'information).

- longueur de réseau routier, selon différentes classes d'importance des routes.

Ces différentes variables sont utilisables pour les analyses ultérieures de la biodiversité aviaire, soit directement, soit après agrégation selon une classification fonctionnelle donnée adaptée au cadre théorique choisie (regroupement des cultures selon leur type printemps/hiver, leur famille botanique...).

Premier bilan

La constitution de cette base de données au format original a d'ores et déjà permis de produire des résultats sur le manque de cohérence entre préférences connues des oiseaux pour les cultures à l'échelle du champ et réponses observées à l'échelle d'un carré STOC (Sausse et al., 2015). Au-delà des enjeux thématiques, elle a permis de soulever plusieurs difficultés, certaines d'ordre pratique, d'autres plus conceptuelles.

« Les données ne sont pas données »

Deux filtres s'opposent à l'accès aux données : la méconnaissance des bases de données existantes, mais aussi des modalités d'accès restrictives.

Le premier point semble trivial, mais ne doit pas être négligé. La biodiversité dans les territoires agricoles est un objet concernant des spécialistes issues de disciplines et d'organismes variées. Notre expérience nous a montré que la géographie et l'ingénierie de l'information ne constituent pas des connaissances innées pour les agronomes et les écologues, et qu'internet ne garantit pas la visibilité des sources de données. Face à la multiplicité des sources d'information, des initiatives ont pris forme pour les structurer, comme le projet GEOSUD dans le domaine de la télédétection, le Référentiel Grande Echelle de l'IGN, et le Système d'Information sur la Nature et les Paysages sous l'égide du Ministère de l'Ecologie.

Les modalités d'accès aux données comportent leur coût et les éventuelles restrictions liées à leur confidentialité. Les travaux présentés ici ont été menés dans un cadre de recherche et ont bénéficié de ce fait de conditions favorables. Mais ils n'auraient pas pu être menés à coût raisonnable dans un cadre privé en raison du coût de l'ensemble des dalles de la BD topo, dont nous n'avons exploité au final que moins de 1%. Les restrictions liées à la confidentialité ont concerné les données relatives aux activités agricoles. Les données du RPG au niveau de l'ilot portent sur des regroupements de cultures alors que les codes détaillés sont accessibles au niveau cantonal. Nous n'avons pu obtenir aucune information sur les raisons de cette restriction.

Ne pas négliger l'informatique

Sur ce type de projet, la volumétrie des données doit être intégrée dès le départ. En effet, l'extraction des informations spatialisées sur l'emprise de tous les carrés STOC a impliqué la mise en œuvre de requêtes sur l'ensemble des objets contenus dans le RPG et les couches retenues de la BD topo. Or de telles bases nationales sont ingérables par les logiciels habituellement utilisés comme Arcgis, sauf mises en œuvre de traitements batch, au niveau par exemple du département, qui se révèlent fastidieux et instables. Postgres s'est imposé après ces expériences malheureuses, mais a nécessité un effort de formation au langage SQL.

Une base de données qui reste imprécise

Notre base de données est sujette à plusieurs sources d'imprécisions. Certaines sont inhérentes aux données de départ : le RPG a une base déclarative ; les dates d'acquisition des informations de la BD topo sont imprécises ; CLC connaît des confusions de classe. D'autres sont inhérentes aux traitements. En particulier, l'estimation des cultures de printemps/hiver génère une incertitude qui pourrait être aisément levée grâce à un accès aux codes cultures détaillés. Enfin, le caractère composite de notre base implique un effort d'interprétation et des hypothèses sur la nature des zones de chevauchement et d'interstices entre couches de départ.

La correspondance entre classes thématiques et classes fonctionnelles n'est pas assurée

C'est en particulier le cas des cultures qui font l'objet de points de vue différent : le RPG suit la logique administrative de la Politique Agricole Commune. Les passereaux, dont les écologues tentent de comprendre le comportement, n'ont pas les mêmes préoccupations. Ils raisonnent en termes de ressources alimentaires et de site de nidification. Le 'blé tendre' de la PAC est très différent pour les oiseaux suivant qu'il est de type hiver ou printemps. Le 'gel industriel' est en réalité principalement du colza d'hiver, etc.

Conclusion

Les bases de données spatialisées mobilisées dans le cadre de notre étude permettent de répondre, moyennant un investissement modéré, aux nouveaux besoins d'exploitation suscités par les observatoires nationaux de la biodiversité en zone agricole. Le système d'information mis en place est flexible. Au-delà du cas de l'avifaune, nous envisageons une exploitation dans le cadre de l'analyse des données des réseaux d'épidémiologie mis en œuvre pour le Bulletin de Santé du Végétal, car l'écologie du paysage est un cadre adapté pour étudier les ravageurs des cultures.

Ce travail doit néanmoins être considéré comme une ébauche. Cette base a été conçue dans un cadre de recherche sans souci d'une mise en production, et nous reconnaissons les problèmes liés à son caractère composite. A l'avenir, ces problèmes pourraient trouver une solution avec la mise à disposition de cartes d'occupation du sol à haute résolution grâce au programme de télédétection Sentinelle 2. Des efforts resteront cependant nécessaires tant au niveau conceptuel (quelles classifications pour quel cadre théorique ?) qu'au niveau de la mutualisation et des retours d'expériences.

Pour en savoir plus

Jiguet F, Devictor V, Julliard R, Couvet D (2012) French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica* **44**(0), 58 - 66.

Leenhardt, D., Therond, O., Mignolet, C., 2012. Quelle représentation des systèmes de culture pour la gestion de l'eau sur un grand territoire ? *Agronomie, Environnement & Sociétés*, 2 (6), 77-90.

Sausse, C., Barbottin, A., Jiguet, F., Martin, P., 2015. Do the effects of crops on skylark (*Alauda arvensis*) differ between the field and landscape scales? *PeerJ* (soumis).

Annexe 4. Do the effects of crops on skylark (*Alauda arvensis*) differ between the field and landscape scales? (publié)

Do the effects of crops on skylark (*Alauda arvensis*) differ between the field and landscape scales?

Christophe Sausse^{1,2,3}, Aude Barbottin^{2,3}, Frédéric Jiguet⁴ and Philippe Martin^{2,3}

¹ Terres Inovia, Thiverval-Grignon, France

² AgroParisTech, UMR 1048 SAD-APT, Thiverval-Grignon, France

³ INRA, UMR 1048 SAD-APT, Thiverval-Grignon, France

⁴ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation UMR7204 CNRS-MNHN-UPMC-Sorbonne Universités, Paris, France

ABSTRACT

The promotion of biodiversity in agricultural areas involves actions at the landscape scale, and the management of cropping patterns is considered an important means of achieving this goal. However, most of the available knowledge about the impact of crops on biodiversity has been obtained at the field scale, and is generally grouped together under the umbrella term “crop suitability.” Can field-scale knowledge be used to predict the impact on populations across landscapes? We studied the impact of maize and rapeseed on the abundance of skylark (*Alauda arvensis*). Field-scale studies in Western Europe have reported diverse impacts on habitat selection and demography. We assessed the consistency between field-scale knowledge and landscape-scale observations, using high-resolution databases describing crops and other habitats for the 4 km² grid scales analyzed in the French Breeding Bird Survey. We used generalized linear models to estimate the impact of each studied crop at the landscape scale. We stratified the squares according to the local and geographical contexts, to ensure that the conclusions drawn were valid in a wide range of contexts. Our results were not consistent with field knowledge for rapeseed, and were consistent for maize only in grassland contexts. However, the effect sizes were much smaller than those of structural landscape features. These results suggest that upscaling from the field scale to the landscape scale leads to an integration of new agronomic and ecological processes, making the objects studied more complex than simple “crop * species” pairs. We conclude that the carrying capacity of agricultural landscapes cannot be deduced from the suitability of their components.

Submitted 20 March 2015

Accepted 19 June 2015

Published 16 July 2015

Corresponding author

Christophe Sausse,
c.sausse@terresinovia.fr

Academic editor
Budiman Minasny

Additional Information and
Declarations can be found on
page 17

DOI 10.7717/peerj.1097

© Copyright
2015 Sausse et al.

Distributed under
Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

Subjects Agricultural Science, Conservation Biology, Ecology, Environmental Sciences

Keywords Upscaling, Farmland birds, Skylark, Cropping system, Landscape, Rapeseed, Maize

INTRODUCTION

Actions favoring biodiversity in agricultural areas in Europe have been inspired by the principle of “wildlife-friendly farming,” also known as “land-sharing” between farmers and heritage and common species (*Green et al., 2005*). These actions constitute a win-win strategy, in which conservation goals are met and economic profit is achieved, through

ecosystem services (*Tscharntke et al., 2012*). Within such strategies, cropping patterns are an important means of improving landscape quality (*Benton, Vickery & Wilson, 2003; Tscharntke et al., 2005*). Indeed, crops serve as a habitat for a number of species and the loss of diversity resulting from agricultural intensification is considered to have been a major component of biodiversity loss in Europe (*Donald, Green & Heath, 2001a*). Moreover, cropping patterns are designed at the landscape scale, which is more appropriate than the field scale for the assessment and preservation of biodiversity (*Burel et al., 1998; Tscharntke et al., 2005*). They are more labile than fixed landscape elements, as they change every year due to crop rotation and over periods of several years under the influence of market forces and public policies.

Farmland birds may be considered a good surrogate for agricultural landscape quality (*Gregory et al., 2005*). Knowledge about the impact of crops on these birds would therefore facilitate more effective action to preserve biodiversity at the farm scale and beyond. However, most of the available knowledge relates to individuals in their immediate environment: a cultivated field or a spot corresponding to a detection area (about 100 m around the observer). Crops provide various trophic resources for birds (*Holland et al., 2012*). Moreover, their structure can affect nesting and protection against predators (*Wilson, Whittingham & Bradbury, 2005*). These effects are subtle and may vary across seasons. For example, skylarks (*Alauda arvensis*) prefer to forage in winter in high rather than low cereal stubbles, which indicates a cryptic strategy against predators (*Butler, Bradbury & Whittingham, 2005*). But *Powolny et al. (2014)* showed that this behavior was more common among females than males, which preferred flight. In contrast, high and dense crops, like winter cereals, are poorly selected during the breeding season (*Donald et al., 2001b*). Their rapid growth limits the number of nesting attempts, although it can mitigate the impact of predation, with a global negative impact on productivity (*Donald et al., 2002*). This example shows two ecological processes at work in crops: habitat selection, which is a behavioral process, and population increase rate thanks to resources, food and protection provided by the crop. These ecological processes are often translated into terms of crop suitability for nesting and foraging. This concept could be used directly to explain the overall decline of farmland bird populations, as a result of farming management regimes (e.g., switch from spring- to winter-sown crops (*Chamberlain, Vickery & Gough, 2000*)), or indirectly as model parameters for the assessment of a land-use scenario (*Boatman et al., 2010; Topping, Odderskær & Kahlert, 2013; Everaars, Frank & Huth, 2014; Brandt & Glemnitz, 2014*). The rationale underlying these approaches is that the carrying capacity of the agricultural landscape, considered in a general sense as the density that can be sustained for a long period of time (*Dhondt, 1988*), is the addition of the carrying capacities of its components: the crops considered as habitats. We aimed to test this hypothesis. Can field-scale knowledge about crop suitability be used to predict the impact on populations of farmland birds across landscapes?

We chose skylark as the model species for this study because considerable amounts of information about crop suitability in Western Europe are available for this species (e.g., *Wilson et al., 1997; Donald, Green & Heath, 2001a; Donald et al., 2001b; Eraud &*

Boutin, 2002, for the breeding period). This species remains very common, but its numbers have recently declined and its characteristics as an open countryside specialist make it an interesting model for studies of the impact of agriculture management on biodiversity. We focused on the breeding period, when skylark shows a territorial behavior and may nest in crops. Previous studies have reported a general positive association between some crops and skylarks during this period. For example, *Eraud & Boutin (2002)* showed that skylark nest density was highest in alfalfa and set-aside in South-West France, *Chamberlain et al. (1999)* observed a similar trend for set-aside in England, over 1 km² landscapes. *Wilcox et al. (2014)* showed that more skylark territories could be found in set-aside or in legumes (including bean, pea and alfalfa crops) than in other crops. By contrast, other crops, such as rapeseed and maize in particular, seem to have a negative impact on skylark densities. These two widespread crops have contrasting cropping cycles: August to July for rapeseed, and April to October for maize, in most French contexts. The skylark nests on the ground and is most comfortable when the vegetation is short. This species would therefore be expected to be disadvantaged by rapeseed and maize, which are among the tallest annual crops.

Field-scale studies in western France showed that skylark selected rapeseed less frequently for nesting than other crops (*Eraud & Boutin, 2002; Miguet, Gaucherel & Bretagnolle, 2013*). *Whittingham, Wilson & Donald (2003)* drew the same conclusion for two of three regions of the UK studied, accounting for the positive effect of rapeseed in the remaining region by late crop establishment in the fields sampled. *Chamberlain et al. (1999)* showed that the probability of skylark occupancy was lower for rapeseed than for winter cereals. *Eraud & Boutin (2002)* found that rapeseed decreased the breeding success of skylarks. *Wilson et al. (1997)* noted that skylarks could establish territories within rapeseed crops, but without nesting, which was hampered by the rapid development of this crop and accordingly an unsuitable vegetation structure. However, *Siriwardena, Cooke & Sutherland (2012)* showed, for 1 km² landscapes, that there was a positive or neutral association (depending on the control variables) between skylark density and rapeseed in the lowland context, confirming the positive association found by *Chamberlain & Gregory (1999)* for the early breeding season only. The impact of maize has been less thoroughly studied, as this crop is relatively rare in the UK, where many of the studies on farmland birds were carried out. *Eraud & Boutin (2002)* showed that maize had a negative effect on the density of skylark territories. *Dziewiaty & Bernardy (2007)* drew the same conclusion in Germany, and they considered maize to be an ecological trap whose rapid growth hampered the detection of predators. Recent studies on the impact of bioenergy crops in Germany used scores of crop suitability for nesting and feeding, obtained from previous studies, as model parameters (*Everaars, Frank & Huth, 2014; Brandt & Glemnitz, 2014*). Both these studies considered rapeseed crops to be unsuitable for both the nesting and feeding of skylarks. Maize was considered unsuitable for nesting in both studies, but one of these studies (*Brandt & Glemnitz, 2014*) considered it to be suitable for feeding, whereas the other (*Everaars, Frank & Huth, 2014*) did not. All these references concern various farming contexts in the UK, Germany and France, which are largely comparable. Rapeseed

is a component of crop rotations dominated by cereals giving rise to stubble, and maize can be cultivated in monoculture. However, the crop cycle and subsequent management of the intercropping period may differ slightly between latitudes. With few exceptions, the studies carried out did not mention the agricultural practices or conditions likely to generate subtle differences in crop structure or food resources (e.g., fertilization, soil tillage).

In summary, most field-scale studies have suggested that the overall suitability of rapeseed and maize for skylark is low. A constant effect of these crops at the field and landscape scales would therefore imply that the carrying capacity of the landscape would be decreased by the presence of large areas under these crops. However, landscape-scale studies in the UK have cast doubts on this hypothesis in the case of rapeseed.

We tested the hypothesis of invariant effects in the French context, on larger landscapes of 4 km², making use of the variation of crop composition between the grid squares of the French Breeding Bird Survey (FBBS). This 4 km² scale is much larger than skylarks' territories and may potentially accommodate several dozen couples, according to a maximum of 3.3–3.7 territories by 10 ha found by [Eraud & Boutin \(2002\)](#). It is a manageable landscape mosaic from the farmer's point of view. We used nested models to estimate the response of skylark abundance to variations of rapeseed and maize areas between squares and to assess the consistency of effects between the field and landscape scales, by checking the signs of correlation coefficients. According to our hypotheses, we expected lower densities of skylarks in landscapes where maize or rapeseed areas were high. [Whittingham et al. \(2007\)](#) and [Schaub et al. \(2011\)](#) showed that the habitat–density associations identified for farmland birds in one region did not necessarily applied to other regions, in the UK and Switzerland, respectively. We studied the effects of rapeseed and maize on skylark densities throughout France, stratifying landscapes according to local and geographic contexts, to ensure that our conclusions were valid for a large range of contexts.

MATERIALS AND METHODS

Bird data

We used data from the French Breeding Bird Survey (FBBS), a monitoring program in which volunteer skilled ornithologists count birds following a standardized protocol at the same plot, each year since 2001 ([Jiguet et al., 2012](#)). Each year, species abundances were recorded in each 2 km × 2 km squares whose centroids were located within a 10 km radius around a locality specified by the volunteer. On each plot, volunteers carried out ten point counts (5 min each, separated by at least 300 m) twice per spring within three weeks around the pivotal date of May 8th to ensure the detection of both early and late breeders. To be validated, counts must be repeated at approximately the same date between years (±7 days) and at dawn (within 1–4 h after sunrise) by a unique observer in the same order. The maximum count per point for the two spring sessions was retained as an indication of point-level species abundance. The counts obtained at the 10 points were summed to give the abundance for the entire square. The FBBS focuses on common birds that regularly breed in France, hence monitors the breeding skylark across the country.

Table 1 Landscape descriptors.

Variable	Source
Fixed elements	
In agricultural areas	
Annual crop area	LPIS
“Grass” area, i.e., permanent crops, mostly grass and alfalfa	LPIS
Arboriculture and vineyard area	LPIS
Tree area (hedgerows, groves)	BD Topo [®] vegetation layer
Agricultural areas not belonging to any of the above classes (corresponding to interstitial areas, such as field margins, pathways, small buildings, etc.)	All Corine Land Cover classes “Agriculture” not belonging to the LPIS and BD Topo [®] vegetation layer
Number of cropping blocks	LPIS
Number of distinct tree patches	BD Topo [®] vegetation layer
In non-agricultural areas	
Artificialized area	Corine Land Cover
Wetland area	Corine Land Cover
Free water area	Corine Land Cover
Herbaceous and shrubby areas	Corine Land Cover
Forest area	Corine Land Cover
Road length	
Length of non-asphalted road	BD Topo [®] road layer
Length of road with low traffic levels	BD Topo [®] road layer
Length of road with high traffic levels	BD Topo [®] road layer
Annual crops (nested in annual crop area)	
Maize area	LPIS
Rapeseed area	LPIS
Cereal area (wheat, barley, other stubble cereals, both winter and spring types)	LPIS

Notes.

See the glossary for definitions.

LPIS, Land Parcel Identification System; CAP, Common Agricultural Policy.

Landscape data

For the identification of landscape factors affecting farmland birds, we carried out a literature review based on studies using data from French and UK breeding bird surveys (*Chamberlain & Gregory, 1999; Devictor & Jiguet, 2007; Siriwardena, Cooke & Sutherland, 2012*) or studies focusing on single factors, such as roads (*Reijnen, Foppen & Meeuwssen, 1996*). The variables used in this study are shown in [Table 1](#). These variables were obtained from three national databases: the Land Parcel Identification System (LPIS) 2007–2010, used for the administration of the Common Agricultural Policy (CAP), the BD topo[®] from *Institut Géographique National*, and Corine Land Cover 2006 ([Table 2](#)).

These geographic data were integrated into a single database, with priority given to the data with the best spatial resolution: the BD topo[®], followed by the LPIS and finally Corine Land Cover, mostly to cover the gaps in non-agricultural areas.

The French LPIS is not spatially explicit at crop level. It focuses on cropping blocks composed of one or several fields. Each block is a polygon, the attributes of which are the areas covered by the crops within it, with no specific information provided about

Table 2 National databases used to describe the landscape covering the FBBS squares.

Database	Spatial objects	Attributes	Time interval	Planimetric accuracy	Source	Provider
Land Parcel Identification System 2007–2010	Polygons corresponding to at least one field with annual or permanent or ligneous crops	Crops (28 classes) and their area in each polygon	Each year	A few meters	Declaration by farmers	<i>Agence de Services et de Paiements</i> http://www.asp-public.fr
CORINE Land Cover 2006	Polygons	44 land cover classes	2006 ± 1 year	Less than 100 m	Satellite	European Environment Agency http://www.eea.europa.eu
BD Topo [®] , vegetation and road layers	Polygons (vegetation) and polylines (roads)	1 class for trees 5 classes for roads	Between 1999 and 2007	5 m	Orthophotography	<i>Institut Géographique National</i> http://www.ign.fr

the location of each crop within the block. It was not, therefore, possible to calculate indicators of crop configuration, and estimates of crop area were imprecise when the blocks intersected with FBBS squares. We resolved this problem by considering the area under a crop within such blocks to be equal to the area of the block within the square multiplied by the proportion of the crop in the block. The LPIS did not distinguish between spring and winter crops. Both winter and spring rapeseed crops were present, but this was of very little consequence because the spring type was largely underrepresented (0.2% of the area under rapeseed in France for 2007–2010, *French Ministry of Agriculture, 2009*). The “industrial set-aside” category of the LPIS was considered to correspond to rapeseed, based on cross-checking with data for the administrative area (*French Ministry of Agriculture, 2009*).

The relationships between birds and crops studied here may involve multiple ecological processes: the selection of the squares by skylarks in the year of observation, but also the demographic advantage or disadvantage conferred by the quality of the habitats within these squares. We tried to isolate this last term, to identify long-term effects on the carrying capacity of the landscape regardless of inter-annual crop variations. The four-year study period was too short to take large changes in cropping systems into account. We therefore pooled the data and used average values for both abundance and crop composition, for single squares followed for more than one year between 2007 and 2010.

Sample selection and landscape stratification

We initially selected the FBBS squares for 2007–2010, as LPIS data were available for the corresponding period. We then restricted the study to agricultural contexts, by selecting squares with more than 50% of their area under agriculture according to the LPIS.

According to *Whittingham et al. (2007)*, habitat-density associations may be dependent on landscape type (e.g., openfield vs. grassland), bird density, and geographic context, with this last factor being the most important. We therefore stratified the FBBS squares as a function of landscape type and ecological region, as given by the digital map of European ecological regions (DMEER version 2003) from the European Environment Agency.

Arable crops, grass and trees in agricultural areas strongly influenced the abundance of skylarks (*Chamberlain & Gregory, 1999; Robinson, Wilson & Crick, 2001*). We therefore stratified the FBBS squares according to the grass and tree factors, with an indirect inclusion of arable crops, due to high correlation with grass (−0.87). FBBS squares were classified according to their position on either side of the curve defined by an equation, the parameters of which were selected so as to give equal weightings to both criteria according to their different ranges of variation, and to obtain two well-balanced groups:

$$\sqrt{(0.75 * \text{grass area})^2 + (2 * \text{tree area})^2} = 100. \quad (1)$$

The group below the curve was called “open-field,” and the group above was referred to as “grassland” (*Fig. 1*).

The European ecological regions data incorporate information about climate, flora and topography. Some of these regions contain only marginal parts of France. We therefore

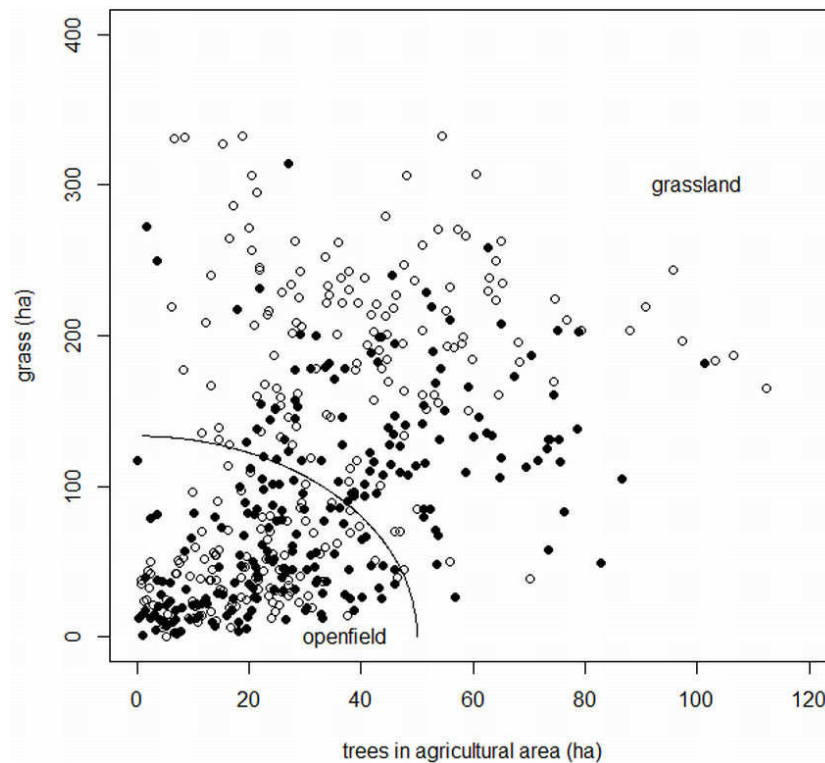


Figure 1 Stratification of the squares. “Openfield” and “grassland” on both sides of the curve defined by the Eq. (1) given in the text; closed circles: Southern temperate Atlantic ecoregion (“West”); open circles: Western European broadleaf forest ecoregion (“East”).

retained only the “Southern temperate Atlantic” and “Western European broadleaf forest” regions, which together include 97% of the previously selected FBBS squares, and which split France into two roughly equal parts, corresponding to the West and the East (Fig. 2). The limit between ecological regions was approximated on the basis of administrative zones. Cross-referencing of the two stratifications yielded four groups: Openfield East; Openfield West; Grassland East; Grassland West.

Once the squares had been assigned to these four groups, we eliminated those considered potentially unsuitable for the crop of interest, by retaining the squares in which its area was non-zero. All squares were considered potentially suitable for skylark according to the large range of this species and the presence of favorable agricultural habitats. We eventually obtained eight samples, corresponding to four groups * two factors of interest (the rapeseed and maize areas; Table 3).

Statistical analysis

Crop compositions are constrained by agronomic rules. For example, rapeseed is systematically grown in rotations with cereals, to the benefit of both species, as this approach improves weed and pest management. Successive rapeseed crops are usually separated by at least three years in the rotation (e.g., rapeseed followed by wheat and barley before a return to rapeseed). Even in landscapes dominated by such a short rotation, the

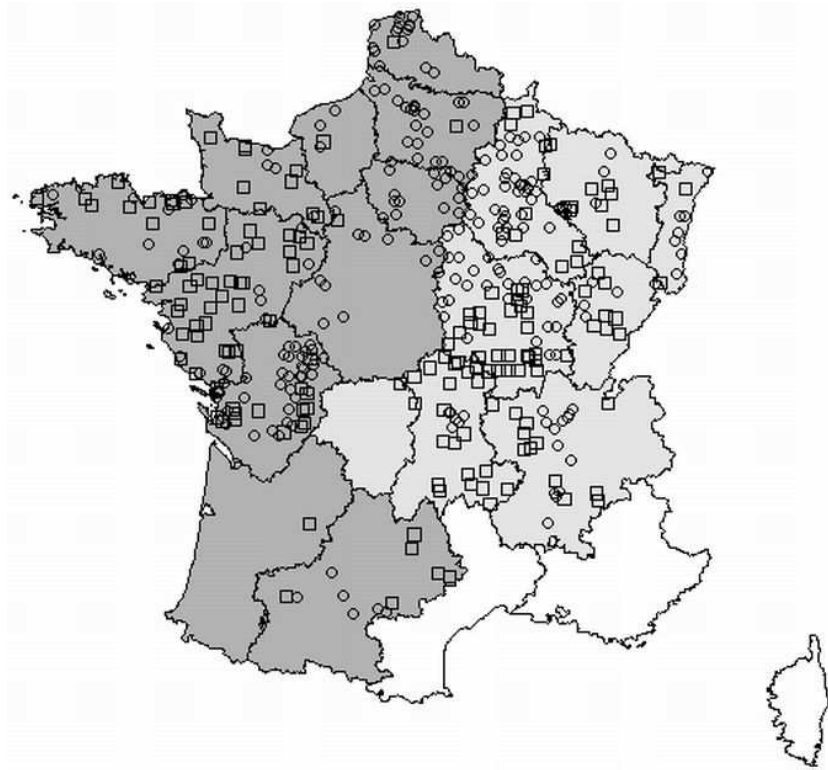


Figure 2 Map of the survey squares. Circles, open-field; squares, grassland; dark gray, Southern temperate Atlantic ecoregion (“West”); light gray, Western European broadleaf forest ecoregion (“East”); black lines, limits between administrative regions.

area under rapeseed therefore cannot exceed one third of the total area under annual crops. By contrast, maize can be cultivated either in rotations or as a monoculture; its area is therefore not limited. These structural relationships may make it difficult to establish isolated responses to individual crops. Confounding effects may occur between crops, or between crops and the total area under annual crops or grass. Before investigating responses, we checked the correlations between these variables for each square sample.

We estimated the relationships between skylark abundance and rapeseed of maize areas for the various squares according to an information theoretic approach. We first built three nested general linear models, where abundance depended on: (1) an autocovariate to minimize the effects of the spatial autocorrelation of abundances ([Augustin, Muggleston & Buckland, 1996](#)), (2) the autocovariate, and the set of fixed elements listed in [Table 1](#), but without the forest area (i.e., used of the whole set would generate collinearity due to the sum of areas being equal to 400 ha), (3) the autocovariate, the set of fixed elements, and the tested factor, i.e., rapeseed or maize area. We used negative binomial regressions due to overdispersion of the count data. Then we considered for each model and all the possible combinations of predictors. The resulting models were compared with Akaike information criterion (AICc with small sample size correction), and we used model-averaging to calculate parameter estimates and 95% confidence intervals for the top

Table 3 Description of the samples used to estimate the responses of skylarks to rapeseed and maize crop areas.

Factor Group	Rapeseed area (ha)				Maize area (ha)				
	Openfield east	Openfield west	Grassland east	Grassland west	Openfield east	Openfield west	Grassland east	Grass- land west	
Sample	Number of squares	107	134	70	80	91	139	120	98
	Variation of the factor	<1–103.7	<1–82	<1–67	<1–45	<1–315	<1–173	<1–118	1–112
	Factor/annual crop area: maximum (%)	39	33	34	26	84	71	100	85
	Variation of annual crop area (ha)	119–368	76–387	10–225	9–240	119–356	76–387	<1–225	6–240
	Skylark abundance (median–maximum)	16–53	11–37	6–43	3–32	14–53	11–62	3–43	3–41
Correlation	Annual crop area	0.33	0.41	0.67	0.50	0.14	–0.18	0.61	0.45
	Grass area	–0.18	–0.42	–0.52	–0.42	–0.21	0.35	–0.45	–0.30
	Rapeseed area	/	/	/	/	–0.63	–0.35	0.09	–0.26
	Maize area	–0.62	–0.37	–0.03	–0.31	/	/	/	/
	Cereal area	0.67	0.41	0.71	0.58	–0.68	–0.46	0.32	–0.02

models ($\Delta AICc < 2$). The influence of sampling on the results was assessed by repeating the analysis 100 times on two third of the data.

Implementation

Data were input and managed with the PostgreSQL 9.2.4 relational database server and its spatial extension PostGIS. The choice of this software was based on its ability to handle entire national databases. The statistical analyses were performed with R version 3.0.1, and the 'spdep' 'MASS' and 'MuMin' packages.

RESULTS

Our samples cover wide ranges of variation representative of French agricultural contexts (Table 3). The open-field groups were, as expected, dominated by annual crops. The maximum crop proportions were consistent with the expert agronomic predictions. Maize covered the entire area under annual crops in some squares, whereas rapeseed area only exceeded one third of the total area under annual crops in one case, possibly due to a discrete field size effect. The correlations between crops were as expected. Indeed, rapeseed was associated with cereals and not with grass, and a spatial exclusion was observed in openfield contexts between maize on one hand and cereals and rapeseed on the other. However, the stringency of the correlations observed depended on the group to which the square concerned belonged.

We highlighted differences in the responses to the factors tested (Table 4) according to regional and local context. According to the parameter confidence intervals, the responses to maize were negative in both grassland contexts. The responses to rapeseed were null or, positive only in the grassland west context. However, the bootstrap procedure showed that the positive response to rapeseed in the grassland west context was less reliable than the negative responses to maize.

The correlations between crops provided information about possible confusion due to the coherence of the cropping systems (Table 3). The weak positive rapeseed-cereals (0.41) and rapeseed-annual crop (0.41) correlations observed in the open-field west context indicated a low level of spatial association, consistent with a low likelihood of confounding effects. By contrast, these spatial associations were stronger in the grassland contexts (east: 0.71 and 0.67; west: 0.50 and 0.58), in which confounding effects were considered more plausible. We did not find a spatial exclusion between maize and cereals in grassland west (-0.02) or east (0.32) that could have explained the negative responses to maize in these contexts.

The regression coefficients (Table 4) indicated that the studied factors had low effect sizes, at most 0.03 birds more or less per ha of rapeseed or maize. A comparison of AICCs suggested that the factors studied had a weaker influence than landscape elements. For example in grassland west, the addition of fixed elements to the autocovariate decreased the AICc by 5% (rapeseed) or 3% (maize), whereas the addition of rapeseed or maize decreased the AICc by 1% in both cases.

Table 4 Results of the analysis of the response of skylark abundance to rapeseed and maize areas.

Factor	Group	Abundance ~ autocovariate	Abundance ~ fixed elements + autocovariate	Abundance ~ fixed elements + factor + autocovariate	Coefficient of the factor		Sampling influence (100 random samples on the 2/3)	
		AICc	Top model AICc	Top model AICc	Lower confi- dence interval	Upper confidence interval	% lower confidence intervals >0	% upper confidence intervals >0
Rapeseed area (ha)	Openfield east	795.9	758.8	758.8	-0.003	0.007	2	100
	Openfield west	906.3	867.7	867.7	-0.001	0.009	27	100
	Grassland east	430.2	416.5	416.5	/	/	/	/
	Grassland west	449.9	428.9	425.0	0.007	0.049	67	100
Maize area (ha)	Openfield east	651.4	620.8	620.8	/	/	/	/
	Openfield west	959.6	912.2	912.2	/	/	/	/
	Grassland east	633.5	608.7	590.2	-0.052	-0.024	0	2
	Grassland west	535.5	520.8	515.3	-0.021	-0.005	0	17

Notes.

/, factor not retained in the top models.

DISCUSSION

Our study highlighted the lack of consistency between the responses of skylark populations at the landscape and field scales. Rapeseed was considered to have a low suitability for skylarks, but our analyses revealed a positive response to this crop in one context. The responses to maize and were partially consistent with expectations based on field-scale data, with the expected negative effects occurring only in grassland contexts. However, our results must be considered in a cropping system perspective. The positive response to rapeseed in grassland west context could not completely be distinguished from that to cereals, due to correlation between these variables. These results were supported in part by the results previously obtained in UK lowland areas by *Siriwardena, Cooke & Sutherland (2012)*, showing a positive response of skylark abundance on 1 km² landscapes to rapeseed area, conditionally to landscape structure or (but not and) field boundaries. This study was however conducted on smaller landscapes on only one year.

The range of variation explored in this study was very large and close to that experienced in the field, due to the large number of squares considered. Are these conditions likely to change in the near future, with a potential impact on the phenomena studied? We consider this to be unlikely for crop rotations. Shortening the interval between successive rapeseed crops in the rotation, leading to an increase in the maximum area under this crop, is not currently on the agenda for agronomic reasons, as this would hinder weed management. However, some innovations could probably change the suitability of crops as habitat for birds. For example, the use of GM rapeseed varieties would change food resources according to the Farm Scale Evaluation study (*Squire et al., 2003*), and the use of associated cover crops, such as legumes, would change both crop structure and food

resources. However, we consider it unlikely that these innovations will be extended to cover large areas in France in the near future.

Origins of the discrepancies between the field and landscape scales

Our results suggest that field-scale studies do not take agronomic and ecological mechanisms operating at larger spatial and temporal scales into account, which is consistent with ecological theory: upscaling involves moving to higher levels of biological organization and larger spatiotemporal extents. This increases complexity and tends to decrease the generality of ecological findings (Lawton, 1999). Diverse biotic and abiotic interactions within the landscape may exacerbate or mitigate impacts. For example, the benefit of organic farming is smaller at farm level than at field level according to Bengtsson, Ahnström & Weibull (2005).

In our case, the discrepancies between field and landscape may be accounted for by mitigation due to the diluted impact of the crop in landscapes to which other habitats make a major contribution. For rapeseed, the constraints on crop rotation have a strong mitigating effect. Rapeseed cannot account for more than one third of the total area under annual crops, and is associated with other more favorable crops, such as cereals. This threshold probably mitigates all the potential unfavorable effects observed at the field scale. Maize crops are not subject to such constraints and can dominate the landscape, leading to an absence of such mitigating effects. Furthermore, fixed landscape elements have a greater weighting than crops.

Mitigating effects, such as those described above, are consistent with the hypothesis of simple additive effects of crop areas in the landscape during the breeding season. They may account for absence of expected effects, but not opposite effects, such as that of rapeseed in one context. We can explain this last case only by abandoning the hypothesis of simple additive effects, and considering more complex processes. This reasoning is more speculative and we suggest here three hypothetical processes compatible with our results:

- (1) “Remote” effects of the crop extending beyond the crop: Rapeseed crops may interact with neighboring habitats because this crop provides more insects than other crops, as it is more attractive to herbivorous insects and pollinators (Hebinger, 2013). However, the scenario in which rapeseed acts as a source of food spilling over into neighboring fields remains theoretical. Studies of the food resources for birds associated with crops (Stoate, Moreby & Szczer, 1998; Cléré & Bretagnolle, 2001; Moreby & Southway, 2002) are scarce and seldom comparable, due to methodological differences.
- (2) Delayed effects from winter to the breeding season. Rapeseed is a favorable crop for skylark in winter. Powolny (2012) observed it was the most selected crop with alfalfa, as its leaves provided a useful source of food during this critical period. For resident populations, this process may have visible effects during the breeding season. A beneficial association between set-aside in winter and bird density in the same area in spring was observed by Whittingham et al. (2005) for a resident passerine, the yellowhammer (*Emberiza citrinella*). In line with this hypothesis, the positive response

to rapeseed may be accounted for by cumulative effects throughout the year, whereas field-scale studies generally focus on partial effects during the breeding season. This mechanism depends on the migratory behavior of the skylarks. A resident population would benefit from rapeseed all over the year, whereas a migratory would not. Resident and migrant populations are poorly delimited in continental Western Europe and a mixture of resident and migratory behavior was observed in one population from the Netherlands ([Hegemann et al., 2010](#)).

- (3) Effect of the crop as a function of its area, with positive effects in small areas becoming negative with increasing area size. Quadratic responses of this type may be accounted for by ecological processes, such as 'landscape complementation' ([Dunning, Danielson & Pulliam, 1992](#)), in small areas, followed by a detrimental loss of appropriate habitats when the crop area exceeds a given threshold. This scenario may be rendered more complex by adding a temporal dimension, as complementation between crops may occur during the breeding season. The growth of rapeseed makes the vegetation structure unsuitable for nesting ([Wilson et al., 1997](#)), but some studies suggest rapeseed is more suitable in the early season than later. [Eraud & Boutin \(2002\)](#) found that skylark density in rapeseed decreased throughout the breeding season, and a positive association between rapeseed and skylark was observed in some cases in early breeding season ([Chamberlain & Gregory, 1999](#)) or with underdeveloped rapeseed ([Whittingham, Wilson & Donald, 2003](#)). This could cause skylark to shift to other more favorable crops, as observed in the case of winter wheat ([Chamberlain et al., 1999](#); [Donald et al., 2002](#); [Hiron, Berg & Pärt, 2012](#)). According to this hypothesis, the area of rapeseed is less important than crop diversity allowing the succession of suitable crop mosaics on the landscape during the breeding season. Habitat diversity on 1 km² landscapes, however, was found to have a negative effect on skylark abundance in UK lowlands ([Chamberlain et al., 1999](#); [Pickett & Siriwardena, 2011](#)). Facing this, [Chamberlain et al. \(1999\)](#) questioned the equal weight given to each crop in their diversity index. The solution probably lies in the development of crop diversity indices taking into account the growth dynamics of the crops and not their simple nature.

In conclusion, the effects of crops were not simply additive when switching from field to landscape, but the underlying causal mechanisms remain unclear. If we are to understand such processes, we must take into account subtle interactions between crops, and between crops and fixed elements, and further investigations of the shape of the responses are required.

Importance of context

We observed contrasts between ecological regions (for rapeseed) and between openfield and grassland contexts (for maize). These sources of variability were expected, but their true origins remain unclear. Possible underlying mechanisms were discussed by [Whittingham et al. \(2007\)](#) and [Schaub et al. \(2011\)](#). The reflections of these authors call into question the tendency to oversimplify objects for conceptual reasons (lack of prior knowledge of their variability) or practical reasons (data availability). Indeed, regional

differences may indicate that the bird populations evolved differently, with different habitat preferences (unlikely according to [Whittingham et al. \(2007\)](#)), or types of migratory behavior, with consequences mentioned here above. Regional differences may also result from ecological or agronomic gradients that are unknown or cannot be described at the required resolution, e.g., agricultural practices (pesticide use, previous crop, soil tillage) resulting in differences in a given crop between regions, from the bird's point of view. For example, [Shrubb \(1988\)](#) showed that, in winter, lapwings (*Vanellus vanellus*) could differentiate between wheat following rapeseed and wheat following wheat, due to the stimulatory effect on the soil fauna of the organic manure applied after rapeseed in the cropping systems of West Sussex. This example highlights the complexity of the agronomic processes potentially affecting crops and subsequent species-habitat associations. The spatial variation of the responses raises a practical problem. In a perspective of applied research, the question is not so much determining whether or not there is an effect, as identifying the conditions and locations in which this effect is expressed. However, it was not our goal. We aimed instead simply to highlight differences, revealing gradients operating at large scales and the influence of some key elements of the landscape.

Consequences for management

Our results concerning field/landscape inconsistencies and variations with local and regional context may reasonably be assumed to apply to situations other than that of the effect of spatiotemporal crop allocation on skylark. We consider here implications for future studies on both sides of decision-making and local management. Our findings call into question the analytical approaches aggregating the effects of individual habitats in methods for assessing and planning land use over large scales (e.g., life cycle assessment ([Geyer et al., 2010](#)), land use scenarios ([Brandt & Glemnitz, 2014](#))). We need to refine the models to catch possible interactions and non-linear responses. For this purpose, field- and landscape-scale studies are complementary and can be put together in both top-down and bottom-up directions, by constructing a hypothesis at one scale and verifying it at the other. We also need to accept that the explanation “the effects are context-dependent” is unsatisfactory in a perspective of applied research for rural extension. The adaptation of management measures advocated by some authors ([Whittingham et al., 2007](#); [Schaub et al., 2011](#)) implies an ability to define the boundaries of contexts precisely. It is easy to recycle existing administrative entities, but this may be difficult to justify if we are focusing on the bird's viewpoint. We still need to open the fuzzy box of “context,” with empirical (mapping the responses) or mechanistic (identifying the underlying causes) methods.

These are programmatic rather than practical considerations. We should stress that our study provides no evidence directly useful for advice and rural extension. Skylark abundance was used as a biological indicator, not as an indicator for management regardless of geographic context. Moreover, if we consider crop allocation as a means of improving the status of farmland birds, the effect sizes obtained were so small that the gain would be minimal for a large range of possible losses (crop allocation suboptimal for gross margin, work organization, agronomy, etc.). By contrast, responses were general and so imprecise that

local improvements based on local diagnosis could not be excluded. Is it better to prescribe the same remedy for all patients, on the basis of imprecise models, or to take time the time to examine each case separately? This debate is beyond the scope of agronomy and ecology.

Glossary—The following definitions are not canonical and are limited to the context of this study.

Annual crop	A crop that completes its cycle in less than one year. Annual crops are also arable crops, but not all arable crops are annual (e.g., alfalfa is grown over a period of more than one year).
Crop allocation	Decision made annually by the farmer, about which crops to grow in which fields.
Crop rotation	The succession of annual crops in the same field. It usually, but not always, follows a regular and cyclic temporal pattern.
Cropping block	One or several amalgamated fields, i.e., not separated by linear features such as roads or ditches.
Cropping pattern	Combination of the crops in the landscape, described by crop areas (crop composition) and field shape and organization (field configuration).
Cropping system	The crop rotation and agricultural practices applied to each crop (e.g., soil tillage, fertilizer use and pesticide applications). The cropping system is considered at the field scale.
Field	Area cultivated with a single crop, usually maintained, with the same boundaries, from year to year.
Fixed elements or structural landscape features	All types of stable land use over the time of the study (4 years), i.e., forests, hedges, fields with annual crops, permanent crops, etc.
Landscape	Continuous space consisting of a number of fields and non-agricultural areas.
Monoculture	Crop succession with a single annual crop.
Permanent crop, denoted “grass”	Grass, permanent set-aside, fodder crops such as alfalfa in place for more than one year, but excluding ligneous plants, such as orchard trees and grapevines.

ACKNOWLEDGEMENT

We thank the volunteer ornithologists for providing the French Breeding Bird Survey data.

ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS

Funding

The authors declare there was no funding for this work.

Competing Interests

Christophe Sausse is employee at Terres Inovia, the technical center for oilseed crops, grain legumes and industrial hemp.

Author Contributions

- Christophe Sausse conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, wrote the paper, prepared figures and/or tables.
- Aude Barbottin and Philippe Martin reviewed drafts of the paper.
- Frédéric Jiguet contributed reagents/materials/analysis tools, reviewed drafts of the paper.

Data Deposition

The data on skylark abundance are the property of the volunteer ornithologists who have not given their permission to publish it alongside this article. The raw data will be provided on request to Frédéric Jiguet (fjiguet@mnhn.fr).

REFERENCES

- Augustin N, Muggleston M, Buckland S. 1996.** An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology* **33**:339–347 DOI [10.2307/2404755](https://doi.org/10.2307/2404755).
- Bengtsson J, Ahnström J, Weibull AC. 2005.** The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* **42**(2):261–269 DOI [10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x).
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003.** Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* **18**(4):182–188 DOI [10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9).
- Boatman ND, Pietravalle S, Parry HR, Crocker J, Irving PV, Turley DB, Mills J, Dwyer JC. 2010.** Agricultural land use and skylark *Alauda arvensis*: a case study linking a habitat association model to spatially explicit change scenarios. *Ibis* **152**(1):63–76 DOI [10.1111/j.1474-919X.2009.00969.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00969.x).
- Brandt K, Glemnitz M. 2014.** Assessing the regional impacts of increased energy maize cultivation on farmland birds. *Environmental Monitoring and Assessment* **186**(2):679–697 DOI [10.1007/s10661-013-3407-9](https://doi.org/10.1007/s10661-013-3407-9).
- Burel F, Baudry J, Butet A, Clergeau P, Delettre Y, Cœur DL, Dubs F, Morvan N, Paillat G, Petit S, Thenail C, Brunel E, Lefeuvre JC. 1998.** Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* **19**(1):47–60 DOI [10.1016/S1146-609X\(98\)80007-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80007-6).
- Butler SJ, Bradbury RB, Whittingham MJ. 2005.** Stubble height affects the use of stubble fields by farmland birds. *Journal of Applied Ecology* **42**:469–476 DOI [10.1111/j.1365-2664.2005.01027.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01027.x).

- Chamberlain DE, Gregory RD. 1999.** Coarse and fine scale habitat associations of breeding skylarks *Alauda arvensis* in the UK. *Bird Study* **46**(1):34–47 DOI [10.1080/00063659909461113](https://doi.org/10.1080/00063659909461113).
- Chamberlain D, Vickery J, Gough S. 2000.** Spatial and temporal distribution of breeding skylarks *Alauda arvensis* in relation to crop type in periods of population increase and decrease. *Ardea* **88**(1):61–73.
- Chamberlain D, Wilson A, Browne S, Vickery J. 1999.** Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season. *Journal of Applied Ecology* **36**(6):856–870 DOI [10.1046/j.1365-2664.1999.00453.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00453.x).
- Cléré E, Bretagnolle V. 2001.** Disponibilité alimentaire pour les oiseaux en milieux agricole : biomasse et diversité des arthropodes capturés par la méthode des pots-pièges. *Revue d'Ecologie* **56**:275–297.
- Devictor V, Jiguet F. 2007.** Community richness and stability in agricultural landscapes: the importance of surrounding habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **120**(2–4):179–184 DOI [10.1016/j.agee.2006.08.013](https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.08.013).
- Dhondt AA. 1988.** Carrying capacity: a confusing concept. *Acta Oecologia* **9**(4):337–346.
- Donald PF, Evans AD, Buckingham DL, Muirhead L, Wilson JD. 2001b.** Factors affecting the territory distribution of Skylarks *Alauda arvensis* breeding on lowland farmland. *Bird Study* **48**:271–278 DOI [10.1080/00063650109461227](https://doi.org/10.1080/00063650109461227).
- Donald PF, Evans AD, Muirhead LB, Buckingham DL, Kirby WB, Schmitt SIA. 2002.** Survival rates, causes of failure and productivity of skylark *Alauda arvensis* nests on lowland farmland. *Ibis* **144**:652–664 DOI [10.1046/j.1474-919X.2002.00101.x](https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00101.x).
- Donald PF, Green RE, Heath MF. 2001a.** Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **268**(1462):25–29 DOI [10.1098/rspb.2000.1325](https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1325).
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992.** Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **5**(1):169–175 DOI [10.2307/3544901](https://doi.org/10.2307/3544901).
- Dziewiaty K, Bernardy P. 2007.** Auswirkungen zunehmender Biomassennutzung (EEG) auf die Artenvielfalt—Erarbeitung von Handlungsempfehlungen für den Schutz der Vögel der Agrarlandschaft—Endbericht. Technical Report. Bundesministerium Für Umwelt Naturschutz und Reaktorsicherheit.
- Eraud C, Boutin JM. 2002.** Density and productivity of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in relation to crop type on agricultural lands in western France: small field size and the maintenance of set-aside and lucerne are important to ensure high breeding pair densities and productivity. *Bird Study* **49**(3):287–296 DOI [10.1080/00063650209461277](https://doi.org/10.1080/00063650209461277).
- Everaars J, Frank K, Huth A. 2014.** Species ecology and the impacts of bioenergy crops: an assessment approach with four example farmland bird species. *GCB Bioenergy* **6**(3):252–264 DOI [10.1111/gcbb.12135](https://doi.org/10.1111/gcbb.12135).
- French Ministry of Agriculture. 2009.** Agreste. Available at <http://agreste.agriculture.gouv.fr/>.
- Geyer R, Stoms DM, Lindner JP, Davis FW, Wittstock B. 2010.** Coupling GIS and LCA for biodiversity assessments of land use. *The International Journal of Life Cycle Assessment* **15**(5):454–467 DOI [10.1007/s11367-010-0170-9](https://doi.org/10.1007/s11367-010-0170-9).
- Green RE, Cornell SJ, Scharlemann JP, Balmford A. 2005.** Farming and the fate of wild nature. *Science* **307**(5709):550–555 DOI [10.1126/science.1106049](https://doi.org/10.1126/science.1106049).
- Gregory RD, Van Strien A, Vorisek P, Gmelig Meyling AW, Noble DG, Foppen RPB, Gibbons DW. 2005.** Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **360**(1454):269–288 DOI [10.1098/rstb.2004.1602](https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1602).

- Hebinger H.** 2013. *Le colza*. Paris: Editions France Agricoles. 528 p.
- Hegemann A, Jeugd HPVD, Graaf MD, Oostebrink LL, Tieleman BI.** 2010. Are Dutch skylarks partial migrants? Ring recovery data and radio-telemetry suggest local coexistence of contrasting migration strategies. *Ardea* **98**(2):135–143 DOI [10.5253/078.098.0202](https://doi.org/10.5253/078.098.0202).
- Hiron M, Berg A, Pärt T.** 2012. Do skylarks prefer autumn sown cereals? Effects of agricultural land use, region and time in the breeding season on density. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **150**:82–90 DOI [10.1016/j.agee.2012.01.007](https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.01.007).
- Holland J, Smith B, Birkett T, Southway S.** 2012. Farmland bird invertebrate food provision in arable crops. *Annals of Applied Biology* **160**(1):66–75 DOI [10.1111/j.1744-7348.2011.00521.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2011.00521.x).
- Jiguet F, Devictor V, Julliard R, Couvet D.** 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica* **44**(0):58–66 DOI [10.1016/j.actao.2011.05.003](https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.05.003).
- Lawton J.** 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**(2):177–192 DOI [10.2307/3546712](https://doi.org/10.2307/3546712).
- Miguet P, Gaucherel C, Bretagnolle V.** 2013. Breeding habitat selection of skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological Modelling* **266**(0):10–18 DOI [10.1016/j.ecolmodel.2013.06.029](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.06.029).
- Moreby S, Southway S.** 2002. Cropping and year effects on the availability of invertebrate groups important in the diet of nestling farmland birds. *Aspects of Applied Biology* **67**:107–112.
- Pickett SR, Siriwardena GM.** 2011. The relationship between multi-scale habitat heterogeneity and farmland bird abundance. *Ecography* **34**(6):955–969 DOI [10.1111/j.1600-0587.2011.06608.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06608.x).
- Powolny T.** 2012. Faire face à l'hiver—Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème? L'exemple de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*). PhD Thesis, Université de Poitiers.
- Powolny T, Bretagnolle V, Aguilar A, Eraud C.** 2014. Sex-related differences in the trade-off between foraging and vigilance in a granivorous forager. *PLoS ONE* **9**(7):e101598 DOI [10.1371/journal.pone.0101598](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101598).
- Reijnen R, Foppen R, Meeuwsen H.** 1996. The effects of traffic on the density of breeding birds in Dutch agricultural grasslands. *Biological Conservation* **75**(3):255–260 DOI [10.1016/0006-3207\(95\)00074-7](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00074-7).
- Robinson RA, Wilson JD, Crick HQ.** 2001. The importance of arable habitat for farmland birds in grassland landscapes. *Journal of Applied Ecology* **38**(5):1059–1069 DOI [10.1046/j.1365-2664.2001.00654.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00654.x).
- Schaub M, Kéry M, Birrer S, Rudin M, Jenni L.** 2011. Habitat-density associations are not geographically transferable in Swiss farmland birds. *Ecography* **34**(4):693–704 DOI [10.1111/j.1600-0587.2010.06584.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06584.x).
- Shrubbs M.** 1988. The influence of crop rotations and field size on a wintering lapwing *V. vanellus* population in an area of mixed farmland in West Sussex. *Bird Study* **35**(2):123–131 DOI [10.1080/00063658809480389](https://doi.org/10.1080/00063658809480389).
- Siriwardena GM, Cooke IR, Sutherland WJ.** 2012. Landscape, cropping and field boundary influences on bird abundance. *Ecography* **35**(2):162–173 DOI [10.1111/j.1600-0587.2011.06839.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06839.x).
- Squire GR, Brooks DR, Bohan DA, Champion GT, Daniels RE, Haughton A, Hawes C, Heard MS, Hill MO, May MJ, Osborne JL, Perry JN, Roy DB, Woiwod IP, Firbank LG.** 2003. On the rationale and interpretation of the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **358**(1439):1779–1799 DOI [10.1098/rstb.2003.1403](https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1403).

- Stoate C, Moreby S, Szczur J. 1998.** Breeding ecology of farmland yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Bird Study* **45**(1):109–121 DOI [10.1080/00063659809461084](https://doi.org/10.1080/00063659809461084).
- Topping CJ, Odderskær P, Kahlert J. 2013.** Modelling skylarks (*Alauda arvensis*) to predict impacts of changes in land management and policy: development and testing of an agent-based model. *PLoS ONE* **8**(6):e65803 DOI [10.1371/journal.pone.0065803](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065803).
- Tscharntke T, Clough Y, Wanger TC, Jackson L, Motzke I, Perfecto I, Vandermeer J, Whitbread A. 2012.** Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation* **151**(1):53–59 DOI [10.1016/j.biocon.2012.01.068](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.068).
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C. 2005.** Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters* **8**(8):857–874 DOI [10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x).
- Whittingham MJ, Krebs JR, Swetnam RD, Vickery JA, Wilson JD, Freckleton RP. 2007.** Should conservation strategies consider spatial generality? Farmland birds show regional not national patterns of habitat association. *Ecology Letters* **10**(1):25–35 DOI [10.1111/j.1461-0248.2006.00992.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00992.x).
- Whittingham MJ, Swetnam RD, Wilson A, Jeremy D, Chamberlain D, Freckleton RP. 2005.** Habitat selection by yellowhammers *Emberiza citrinella* on lowland farmland at two spatial scales: implications for conservation management. *Journal of Applied Ecology* **42**(2):270–280 DOI [10.1111/j.1365-2664.2005.01007.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01007.x).
- Whittingham MJ, Wilson JD, Donald PF. 2003.** Do habitat association models have any generality? Predicting skylark *Alauda arvensis* abundance in different regions of southern England. *Ecography* **26**(4):521–531 DOI [10.1034/j.1600-0587.2003.03522.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03522.x).
- Wilcox J, Barbottin A, Durant D, Tichit M, Makowski D. 2014.** Farmland birds and arable farming, a meta-analysis. In: Lichtfouse E, ed. *Sustainable agriculture reviews*, vol. 13. Cham: Springer International Publishing, 35–63.
- Wilson JD, Evans J, Browne SJ, King JR. 1997.** Territory distribution and breeding success of skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in southern England. *Journal of Applied Ecology* **34**:1462–1478 DOI [10.2307/2405262](https://doi.org/10.2307/2405262).
- Wilson JD, Whittingham MJ, Bradbury RB. 2005.** The management of crop structure: a general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? *Ibis* **147**(3):453–463 DOI [10.1111/j.1474-919x.2005.00440.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2005.00440.x).

Titre : L'assolement influence-t-il la qualité des paysages agricoles pour les oiseaux nicheurs ? Estimations à partir de bases de données nationales

Mots clés : biodiversité, oiseaux, agriculture, diversité des cultures, paysage

Résumé : Les pratiques d'assolement pourraient améliorer la qualité des paysages agricoles pour l'avifaune, et plus généralement pour la biodiversité. Les relations entre avifaune et cultures sont habituellement abordées aux échelles locales (valeurs des différentes cultures comme habitat) et nationales (analyses de tendances), mais peu celle du paysage. Nous avons confronté les données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs sur environ 500 paysages de 400 ha à des données d'occupation du sol à haute résolution. Pour paramétrer des modèles de réponse de l'avifaune, nous avons exploité les variations entre paysages distants (modèles synchroniques), et les variations de paysages suivis d'une année à l'autre (modèles diachroniques). Nous avons observé d'une part que la valeur des cultures comme habitat ne préjuge pas des réponses à l'échelle du paysage, et d'autre part que les réponses synchroniques sont plus fortes que les diachroniques, et parfois contraires.

Nous en déduisons une disjonction entre la qualité du paysage pour l'avifaune et l'effet immédiat de son attractivité sous l'effet des cultures. Les réponses sont modestes et variables selon les contextes paysagers et géographiques. Elles sont plus marquées en contexte de bocage et concernent davantage les spécialistes agricoles que l'ensemble de la communauté. La diversité des cultures est favorable ou neutre selon les cas. L'intérêt des modèles prenant en compte explicitement les interactions entre cultures nous permet de conjecturer que la valeur de chaque culture comme habitat n'est pas fixe et dépend de leur combinaison. Les signaux détectés par cette étude corrélative sont faibles et doivent être interprétés comme tendances qui ne permettent pas de produire du conseil dans des situations particulières. Si l'on considère les niveaux des filiales et des territoires, les résultats remettent en cause certains modèles simples utilisés pour réaliser des évaluations.

Title : Does crop mosaic influence agricultural landscape quality for breeding birds? Assessment by national databases

Keywords : biodiversity, birds, agriculture, crop diversity, landscape

Abstract : The management of crop mosaic could improve the quality of agricultural landscapes for birds, and more generally for biodiversity. Knowledge is available at the field (crop suitability) and national scales (trend analysis), but few at the landscape scale. We therefore linked the French Breeding Bird Survey on about 500 landscapes of 400 hectares, with a high-resolution multi-years land use database. Response models linking birds to crop mosaics were set, based on the variations between separate landscapes (synchronic models), and the variations of landscapes from one year to the other (diachronic models). We found that the information on crop suitability did not allow for prediction at the landscape scale and that the synchronic responses were stronger than diachronic ones, sometimes opposite.

We deduced a disjunction between the landscape quality for birds and the immediate effect of its attractiveness under crop influence. Synchronic responses were modest, and varied with the landscape and geographical contexts. They were more pronounced in complex landscapes with grass and hedges, and for farmland birds compared to the whole bird community. We found that the responses to crop diversity were positive or neutral. The interest of the models taking into account explicitly the interactions between crops allows us to suggest that the crop suitability is not invariable but depends on the crop combination. The signals detected by this study were low and should be interpreted as trends that do not allow advice in specific situations. However, the results challenge some simple models used to perform biodiversity assessments on territories or agri-food and feed chains.

