

THÈSE

Pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
UFR des sciences fondamentales et appliquées
Centre d'études biologiques de Chizé - CEBC
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

École doctorale : Sciences pour l'environnement - Gay Lussac (La Rochelle)
Secteur de recherche : Dynamique des populations, Biologie de la conservation

Présentée par :
Pierrick Devoucoux

**Conséquences et impacts prévisibles d'une perte d'habitat majeure
sur une espèce menacée aux exigences écologiques complexes :
effets de la mise en place du contournement ferroviaire à grande
vitesse Nîmes-Montpellier sur la dynamique de la population
d'Outarde canepetière des Costières de Nîmes**

Directeur(s) de Thèse :
Vincent Bretagnolle, Aurélien Besnard

Soutenue le 10 octobre 2014 devant le jury

Jury :

Président	Didier Bouchon	Professeur des Universités, Université de Poitiers
Rapporteur	Manuel B. Morales	Profesor, Universidad Autónoma de Madrid
Rapporteur	Jean Secondi	Maître de conférences, Université d'Angers
Membre	Vincent Bretagnolle	Directeur de recherche CNRS, Centre d'études biologiques de Chizé
Membre	Aurélien Besnard	Maître de conférences, CEFÉ de Montpellier
Membre	Carmen Rosa Bessa-Gomes	Maître de conférences, Université de Paris Sud

Pour citer cette thèse :

Pierrick Devoucoux. *Conséquences et impacts prévisibles d'une perte d'habitat majeure sur une espèce menacée aux exigences écologiques complexes : effets de la mise en place du contournement ferroviaire à grande vitesse Nîmes-Montpellier sur la dynamique de la population d'Outarde canepetière des Costières de Nîmes* [En ligne]. Thèse Dynamique des populations, Biologie de la conservation. Poitiers : Université de Poitiers, 2014. Disponible sur Internet <<http://theses.univ-poitiers.fr>>

THESE

pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

École Doctorale Gay-Lussac - Sciences pour l'Environnement

Secteur de Recherche : Dynamique des populations, Biologie de la Conservation

Présentée par
Pierrick DEVOUCOUX

**Conséquences et impacts prévisibles d'une perte d'habitat majeure
sur une espèce menacée aux exigences écologiques complexes :**

**Effets de la mise en place du Contournement
ferroviaire à grande vitesse Nîmes-Montpellier
sur la dynamique de la population
d'Outarde canepetière des Costières de Nîmes**



Directeurs de thèse : Vincent BRETAGNOLLE & Aurélien BESNARD

Soutenue au Centre d'Études Biologiques de Chizé le 10 Octobre 2014
devant la Commission d'Examen

JURY

Manuel MORALES	Professeur	Université de Madrid	Rapporteur
Jean SECONDI	Maitre de conférences-HDR	Université d'Angers	Rapporteur
Carmen BESSA-GOMES	Maitre de conférences	Université Paris-Sud	Examinatrice
Didier BOUCHON	Professeur	Université de Poitiers	Examineur
Aurélien BESNARD	Maitre de conférences-HDR	CNRS CEFE	Directeur
Vincent BRETAGNOLLE	Directeur de Recherche	CNRS CEBC	Directeur



À mes grands-parents, qui m'ont appris à connaître, respecter et aimer la Nature.

À mes parents et frères qui m'ont toujours soutenu et encouragé.



Remerciements :

La Biologie de la conservation, multiplicité et mixité de disciplines, implique un jeu d'acteurs complexe. Il s'agit ici de restituer un travail de thèse dans ce domaine (autant d'apprentissage de la recherche que de recherche elle-même) et de plus d'une thèse CIFRE (donc d'une collaboration entre un partenaire professionnel et un laboratoire) : autant vous dire que ces remerciements risquent de prendre quelques pages... Cette partie, aussi importante pour moi que ce qui la suivra, ne sera ni exhaustive, ni parfaite, j'en demande par avance pardon à ceux que je pourrais oublier.



Mes premiers remerciements iront au cadre et aux encadrants de cette thèse.

Toi **Vincent** le premier, qui m'a fait confiance en me recrutant, me laissant une totale autonomie pendant près de 18 mois de terrain. Tu as su me diriger et me recadrer le cas échéant, m'appuyant dans mes demandes ou mes besoins auprès des autres interlocuteurs du projet. Merci pour le temps que tu m'as consacré malgré une charge de travail toujours colossale, pour m'avoir appris à améliorer ma réflexion ou encore pour tes reformulations rigoureuses.

Un énorme merci également à **Aurélien**, mon co-directeur, pour ton accueil au CEFE, ton suivi attentif, ton humanité en toutes circonstances, ton aide indispensable en statistiques et surtout, surtout, pour ton optimisme forcené qui tournait parfois à l'acharnement thérapeutique ! L'avenir de la Conservation passe par des gens comme toi qui ne craignent pas de travailler sur des jeux de données parfois à faible valeur ajoutée, mais déterminants pour les gestionnaires.

Je remercie ensuite les gens un peu plus éloignés qui comptèrent beaucoup dans mes choix universitaires. Merci à **Frédéric BERTUCCI** qui m'a fait apprécier la recherche à une époque où l'idée de faire une thèse ne me serait sans doute jamais venue, ainsi qu'à toute la super équipe de l'ENES pour l'ambiance formidable qui y régnait, mêlant respect, courtoisie et émulation entre chercheurs et étudiants. Merci à **Raphaël MUSSEAU** qui m'a inculqué une rigueur certaine, m'a permis de faire mes preuves sur le terrain et initié à la Conservation.

Qui dit CIFRE dit entreprise.

Je tiens donc à remercier la direction de Réseau Ferré de France qui a financé ce sujet.

Je remercie M. **Christian PETIT**, directeur régional de Réseau Ferré de France en Languedoc Roussillon d'avoir accepté d'accueillir dans ses équipes l'OVNI (Ornitho Velu Non Identifiable) que j'étais. Un merci tout particulier à **Jean-François RUIZ**, chef du service Environnement de la DR LR : toujours là pour arrondir les angles, parvenir à glisser toutes mes contraintes dans des ordres de missions et un poste de travail classique (oui, les outardes ne connaissent pas les conventions collectives). J'ai pu grâce à toi tirer le meilleur parti professionnel de mon immersion en entreprise. Merci **Violaine BERNARD**, chargée Environnement du CNM, avec qui j'ai découvert tout le projet, les acteurs et qui m'a permis d'y trouver ma place. Merci pour tous nos échanges, ta compréhension également vis-à-vis des contraintes que peut avoir un ornitho de terrain. Merci également à tous les personnels de la DR qui se sont impliqués personnellement pour m'aider dans mes démarches, mes budgets, etc : merci **Isabelle, Sylvia, Aurore, Jessica, Virginie**. Et puis merci aux autres membres de la délégation pour leur intérêt, leurs questions pertinentes, leurs avis francs pendant mes passages éclairs dans les bureaux ou en salle de pause.



Le CNM est un PPP (partenariat public-privé)... oui, faire un *PhD* en *CIFRE* entre la *DR LR* de *RFF*, le *CEBC* et le *CEFE*, dans le cadre du *CNM*, une *LGV* construite en *PPP*, en plein milieu d'une *ZPS*, c'est s'exposer à utiliser d'entrée de jeu pas mal d'acronymes... (à ce titre, tous les acronymes de l'ouvrage sont détaillés dans la partie Glossaire).



Qui dit PPP dit passage du projet des mains de RFF à celles d'un partenaire privé, en l'occurrence la société de projet Oc'Via. Merci donc à ceux qui prennent depuis plus d'un an déjà la relève du projet : **Grégoire GOETTELMANN**, du service Environnement, ainsi que **Hortense LEBEAU** et **Brice QUENOUILLE**, de Biositiv. Merci pour l'intérêt que vous avez marqué depuis le début pour ce travail de thèse, l'implication de mes premiers résultats dans l'élaboration de vos réflexions et de vos dossiers. Un merci plus particulier à Brice pour nos discussions sur la conservation et la compensation, et leur développement à venir.

Merci aux membres des services de l'État pour leur suivi, leur sollicitation et leur investissement, particulièrement **Anne PARIENTE**, **Pascale SEVEN**, **Patrick BOUDAREL**, **Luis DE SOUSA** (DREAL LR), **Sylvain MATEU** (DDTM), **Lionel PIRSOUL** (CEN LR).

S'agissant d'un travail universitaire, il demande une évaluation rigoureuse, ce qui demande de l'intérêt et du temps. Je tiens donc à remercier ici **Manuel MORALES** et **Jean SECONDI** d'avoir accepté la lourde tâche d'être rapporteur de ce manuscrit de thèse, à une époque de l'année particulièrement chargée. Merci à **Carmen BESSA-GOMES** et **Didier BOUCHON** d'avoir accepté la charge d'examineur et (je l'espère à l'heure où j'écris ces lignes) d'avoir fait le déplacement. Un merci au passage aux valeureux relecteurs : **Julie**, **Laura**, **Maman**, **Marie**, **Sarah**, **Gautier**, **Geoffrey**, **Papa** & **Paul** (dont les remarques judicieuses me sauvèrent bien des fois !). Et un second merci à **Julie** pour le coup de main biblio !

Le cadre étant fixé, passons à présent au matériel et méthodes via deux structures essentielles. Chez Biotope, merci à **Thomas MENUT** pour sa passion des outardes et son investissement. Merci à **Thierry DISCA** pour son approche si juste des problématiques de conservation et des meilleures options de mitigation possible. Merci à **Fabien QUETIER** pour l'intérêt porté à ce travail. Merci à **Sylvain GRIZARD**, géomaticien hors pair et surbooké, qui m'a beaucoup aidé dans le travail de carto des premières saisons de terrain, et à **Jérémy CORNET** par la suite. Merci à **Vincent LIEBAULT**, l'expert ornitho, pour sa bonne et égale humeur et son sens de l'humour. Merci à tous les **stagiaires de Mèze** qui un jour ou l'autre chaussé les bottes (ou pire, qui ne les avaient justement pas chaussées...) pour goûter aux joies des randonnées en friches organisées en plein cagnard par votre GO préféré. Et puis un IMMMENSE MERCI à **Anaïs GSELL-EPAILLY**, LA stagiaire parfaite : sans toi, ton énergie, ta bonne volonté, nos journées d'assolement de 12h, tout le travail de pré-carto, je n'aurais jamais réussi la première saison de terrain. Trouve ici l'expression de ma profonde reconnaissance.



L'étroite collaboration entre le BE précédemment cité et le Centre Ornithologique du Gard, qui fournirent ensemble leurs quotas de professionnels et de bénévoles, nous permirent de tenir nos (ambitieux) objectifs. Merci donc à **Daniel BIZET**, directeur du COGard, de Meridionalis et en charge du PNA LR, pour ton accueil chaleureux et ton implication tout au long de ce projet et même en dehors (mutualisation des moyens, des protocoles, poursuite bénévole de certains). Merci de m'avoir fait partager toute ton expérience des outardes de Costières, merci pour ta confiance.

Au sein du COGard, je me dois aussi de remercier ceux qui sont venus trimer avec moi sur le terrain. En tout premier lieu **Geoffrey MONCHAUX**, toi qui fis tellement plus que ta part, qui le fait encore et bénévolement, c'est beau. Quand on voit la reconnaissance que peuvent avoir les outardes, d'aucuns diront que c'est sans doute aussi un peu con...

Au COGard également les salariés et stagiaires qui participèrent aux protocoles **Cyrille SABRAN** et **Bérenger REMY**, **Lucile TESNIERE** (même si je ne suis jamais que le coussin toussa...) **Marlène MASSOUH**, **Sandrine KELLER**, **Mathilde BRUNEL**, **Jérémy DECHARTRE**. Un grand merci également à tous les bénévoles des comptages coordonnés. Travailler dans ces conditions avec le monde associatif et tant de bonnes volontés est un plaisir rare !



Autre élément déterminant sur le terrain, les interlocuteurs locaux. Merci à messieurs **BENOIT, VIGUIER** et **MONBEL**, qui nous permirent de travailler sur leurs parcelles en totale liberté, à **Thierry GRZEGANEK** de l'ONCFS du Gard. Merci également à la Chambre d'Agriculture du Gard via **Gaëlle BOISMERY** et **GUY MARJOLLET** pour leur aide.

Une fois tout ceci cadré, il fallut de nombreuses petites mains pour tout réaliser.

Merci aux anciens chizéens qui m'ont aidé et formé aux premières captures (et apporté un peu de recul sur la réalisation d'une thèse) **Steve** « multitâches » **AUGIRON** & **Benoît GANGLOFF**. Merci également à « mes » contractuels **Kévin COURTOIS**, **Numa-Nil RENAULT**, **Lucile TESNIERE**, et à ceux qui ont sacrifié bénévolement week-ends et soirées pour un coup de main bienvenu, **Jess**, **Cyrille**, **Lucie**, **Geoffrey**. Sur le terrain, il arrive toujours des tuiles & des problèmes matériels : merci à **Benjamin VOLLOT** pour son aide inestimable aux moments critiques. Merci aussi pour les séances de baguage moineaux et palus dans la bonne humeur, pour ta confiance et ton amitié. Merci également à **Charly BOST** et **Olivier DURIEZ** pour leurs avis et conseils techniques dans le déploiement des balises.

Un effort exceptionnel de terrain a pu être mené en 2012 grâce à deux stagiaires de compétition : merci à **Déborah AUCLAIR**, pour son goût du terrain, ses compétences naturalistes hors pair et ses « photos dossiers », merci à **Justine PRZYBILSKI** pour son autonomie, la pertinence de ses réflexions et la rigueur de son travail. J'espère vous avoir au moins autant appris que vous m'apprîtes ! Le moral c'est déjà 50% de la réussite : merci enfin pour votre bonne humeur autant que votre bonne volonté qui nous permirent de réaliser sans coup férir un programme plus chargé que le Chemin des Canaux à l'heure de pointe (ou qu'un nîmois un soir de feria au concert des Ricounes...).

Un immense merci à **Willem VLUGT** de Nîmes ULM à Courbessac, qui a accepté cette idée farfelue de visser une antenne sur son aile pour chercher ces oiseaux qui traînent si souvent sur son taxiway.

Enfin à ma « famille Beaucairoise » aujourd'hui plus éclatée qu'un lek d'outarde : **Geoffrey**, **Lucie**, **Cyrille**, **Jess**, **Martin**, **Sushi**, **Benjamin**, **Sandrine**, **Karline**, **Numa**, **Ondine**, **Lucile**, **Justine**, **Jérôme** : merci pour les rares week-ends, les nombreuses soirées, les barbecues, ces renards entendus dont nous ne vîmes que la queue...

Merci à ceux qui permirent, dans et en dehors du boulot, un semblant de vie sociale au sein de la cinquième base des TAAF : Chizé et ses moments de « vie improbable ».

Merci à l'équipe Agripop, au soutien sans faille et la bonne ambiance qui règnent entre les thésards et assimilés : **Licia CALABRESE**, **Hélène DERAISON**, **Gaétane LE PROVOST**, **Carine PRECHEUR**, **Gaël CARO**, **Damien CHIRON**, **Kévin LE REST**, **Ronan MARREC**, **Paul MIGUET**, **Fabrice REQUIER**, **Vincent TOLON**. Merci aussi aux contractuels, tout particulièrement **Thierry FANJAS-MERCERE** & **Alexis SAINTILAN**, ainsi entre autres que quelques-uns de leurs prédécesseurs pour leur aide précieuse : **Amandine DESTERNES**, **Jean-François BLANC**, **Mathieu LIAIGRE**, **Nicolas OHRANT** & **Vincent** « Braco » **ROCHETEAU**.



Bien entendu un plus grand MERCI à mes coreligionnaires du bureau *Avipop*, royaume de la *sériositude** (Ségo sors de ce corps !) à la décoration contestable (et contestée) : **Laura** « logicielle » **HENCKEL**, Miss ZA 2013-2014-2015, spécialiste en boucles R, papesse de la SB Team et chante de la Franche-Comté ; **Adriana IGLESIAS-VASQUES**, Miss Pérouvie, inventrice du régime procrastinien et adepte du Bureau (qui contribua pour beaucoup à notre *grossesse**).

(*en péruvien dans le texte)



Parce que le *Trash-mais-courtois* est un état d'esprit qui méritait bien quelques efforts de prosodie :

Merci aux herpétos, **Stéphane** et ses disciples :
 A la blonde **Ayala** (aux sobriquets multiples),
 À **Tony** et **Manon**, au petit **Jéréemie**...
 À **Élise** et **Télyo** et le *Katkat* aussi !
 (S'appeler Chevalier, Souchet, L'oiselle ou Lek,
 Et détester les piafs ? Vous abusez les mecs !)
 On a trippé pas mal, tout osé et tant rit :
 « **Subtilité, finesse et herpétologie** (© Chaton) » !

Merci à **Charlène LELOUTRE** ma coloc si facile à vivre et indispensable (« *Qu'est-ce qu'on est serrés au fond de la Boutonne, chante l'épinoche !* » (© JJC)), bises à **Mathias**.

Merci aux membres de l'atelier brasserie *La Chevrete Encervoisée* ©, en particulier le maître brasseur **Xavier DUCHEMIN**.

Merci aux anciens, aux présents, aux éloignés, thésards, VSC ou autres stagiaires. Sans ordre ni logique : **Aurélié D.**, **SuperBidouille**, **Laurie** (Chaton) T., **Fabien V.**, **Rémi F.**, **Gaétan R.**, **Alice C.**, **Carole O.**, les auvergnats **Badu-Marina-Meumeu-Guigui** (Bougnat Powa !), **Nathanaël V.**, **Lara** Miss Savoie, **Juliette P.**, **Elsa M.**, **Antoine M.**, **Aurélié G.**, **Rémi B.**, **Jéréemie D.**, **Joan F.**, **Tim P.**, **Andrea S.**, la Maison Des Dépravés, **Laurent G.**, **Pierre** (Mon lapin) **B.**, **Baptiste P.**, **Alex G.**, **Alizée M.**, **Philippine C.**, **Andréaz D.**, **Alex C.**, **Julien C.**, **Mathilde P.**, **Marion K.**, **Valentin M.**, **Ambre D.**, **Maxime P.**, **Thomas J.**, **Tim B.**, **Florian O.**, **Camille G.**, **Yves L.B.**, **Joffrey J.**, **Cédric C.**, **Mathieu A.**, ... pardon aux oubliés...



Merci enfin à tous les stagiaires de cette dernière année qui me supportèrent lors de mes pauses sociales ou qui vinrent me rappeler de me nourrir ~~et de dormir~~. Parce ce que c'était surtout « *une question de mental* », merci à **Axelle(s)**, **Ayala**-rabbi-gorfou, **Cécile**-Boncomme-ça, **Claire** (au rattrapage), **Elodie** « Bonhomme ! », l'acérbe **Flavie**, la chaste-et-pure **Gwen**, elle-est-où-**Jeanne**, **Julie**-les-yeux-verts, **Laure**-aux-mains-de-fée, smiling **Lisa**, screaming **Loy**, Maman **Marie** la Murène-à-Moustaches-Masquée, la riante **Marine**, la profonde **Mariane**, **Alex**-le-mineur, **BigBen** l'aristo, cries « **STOFF !** », **Didi**-the-King, **Flo** le malt(h)eux métalleux, **JJC** ^{1er du nom} (vu à la télé), **Jules**-vénile, **Médhi**-à-toutes-heures (pardon...), **Paul** (ça-va-le-faire)-comme-sur-des-roulettes, **Raoul** l'opportuniste, **Tit Ben** le malsain, le fantasque **Tic**, l'érotique **Tac** & *the last not the least*, le fin et subtil **Thomas** : on avait dit « *Pas soirée* » !!!



Merci aux étoiles qui filèrent dans mes nuits. Merci à la robuste Dacia.

Merci enfin aux fidèles *garagnas* de *Sainté*, de *Saint Ch'mond*, aux foréziens et aux expats : **Adrien**, **Benoît**, **Carole**, **Didou**, (l'encombrant) **JF**, **Julie**, **Lionel**, **Lucie**, **Pauline**, **Pierre**, **Rémy**, **Romain**, **Rose** & son époux **Tof**, **Sarah**, qui sont resté fidèles *pour selon que j'ai pas été souvent rendu aux pampilles*, merci mes *belets* !

Et je finirais par toi, compréhensif et courageux (mais heureusement rarissime) philosophe gardois, qui, au sortir de ta vigne, n'hésita pas à nous assener cette révélation :

« *Les outardes, il y en a toujours eu et il y en aura toujours !
 Ce que vous faites, ça ne sert à rien.
 Vous crèverez de faim et vous l'aurez bien cherché !* »

Puisse l'avenir te donner raison seulement sur un point...



*« Votre existence est merdique, mon pauvre ami :
vous avez l'œil qui brille dès qu'un oiseau pète, c'est triste à voir ! »*

Alexandre Astier (*Kaamelott*)

*« Tu peux cracher,
même rire,
Et tu le dois
À ton étoile,
À ton étoile. »*

Bertrand Cantat

*« La seule certitude que j'ai,
C'est d'être dans le doute ! »*

Pierre Desproges



Notes sur l'acquisition, le partage et la valorisation des données

La récolte des données de terrain a été réalisée par le bureau d'étude Biotope, le Centre Ornithologique du Gard, le Conservatoire des Espaces Naturels du Languedoc-Roussillon et le Centre d'Études Biologiques de Chizé pour le compte de Réseau Ferré de France et Oc'Via.

Des données supplémentaires ont été gracieusement fournies par le Centre Ornithologique du Gard et Meridionalis, la Chambre d'Agriculture du Gard, le Conservatoire des Espaces Naturels de Provence-Alpes-Côte-D'azur. Ces données restent la propriété de leurs ayants droits respectifs et apparaissent ici avec leur autorisation.



Les données récoltées pour Réseau Ferré de France ont été gracieusement mises à disposition de nombreux intervenants publics et privés dans le cadre de problématiques liées au modèle d'étude (Plan National d'Actions, travaux de recherche, péril aviaire).

Ce travail a été initié et suivi localement par la Direction Régionale de l'Environnement et de l'Aménagement Local du Languedoc-Roussillon (DREAL*).



Ces travaux et des analyses complémentaires ont fait l'objet de **restitutions** dans le cadre des **comités de pilotage** de zone Natura 2000*, comités de pilotage de Plan National d'Action* en région, d'actions de **vulgarisation** auprès des partenaires du projet, des **comités de suivi** des Mesures Compensatoires, de l'**Observatoire** de l'Environnement, du **réseau des doctorants** de RFF-SCNF Infra-DCF, ainsi que d'interventions dans les modules de Biologie de la Conservation du **Master** Écologie-Éthologie de l'Université Jean Monnet à Saint Etienne et du master Géographie et Gestion de l'Université de La Rochelle.



Remarques de mises en forme préliminaires :

De nombreux *anglicismes* sont utilisés en écologie. Leur traduction française est parfois complexe. Leur reformulation en français peut être lourde et peut prêter à confusion avec des termes français de définition proche ou n'ayant pas le même sens, voire ils peuvent ne pas avoir d'équivalent en français. Aussi nous les utiliserons si possible avec parcimonie. Cependant, il s'agit pour la plupart de concepts-clefs, qui de plus sont mentionnés comme tels dans la littérature internationale.

Nous définirons chacun de ces termes anglais dans le présent ouvrage lors de leur première utilisation ainsi que dans un glossaire spécifique en annexe. Ces termes seront notés en *italique*. Nous espérons de la sorte simplifier la tâche du lecteur désireux de mener des recherches bibliographiques dans le domaine.

Un certain nombre d'acronymes récurrents sont utilisés dans cet ouvrage. De même que les mots-clefs anglais et français, ils seront marqués d'un astérisque et défini dans un glossaire en fin d'ouvrage.

Les noms latins des espèces ne seront pas mentionnés dans le manuscrit mais répertoriés dans la liste des espèces en fin d'ouvrage.

Les noms des packages de R utilisés seront indiqués en italique et répertoriés dans une liste des packages en fin d'ouvrage avec le détail des fonctions utilisées. Si une fonction est intégrée d'office au programme R, le package ne sera pas mentionné.



Sommaire

Plan du manuscrit.....	14
1. Introduction générale	16
1.1 Impact des infrastructures linéaires de transport.....	16
1.1.1 La mortalité par collision	17
1.1.2 Barrière et fragmentation de l'habitat.....	18
1.1.3 Création de corridors et de nouveaux habitats.....	20
1.1.4 Pertes et modifications directes et indirectes d'habitat.	21
1.2 La perte d'habitat, effet inéluctable de l'aménagement.....	23
1.3 Le cas des Lignes ferroviaires à Grande Vitesse (LGV)	24
1.4 Effets de la perte d'habitat sur la dynamique des populations : le cas des Infrastructures Terrestres de Transport	25
1.4.1 Quelques notions démographiques clés : capacité de charge, taux de croissance et densité dépendance	25
1.4.2 Influence de la distribution de l'habitat sur celle des individus.....	26
1.4.3 Effet de la perte d'habitat sur la distribution des individus	28
1.5 Éviter, Réduire, Compenser	29
1.6 Cadre du projet de thèse	31
1.6.1 Le cas d'étude, le Contournement Nîmes-Montpellier (CNM*)	32
1.7 Impact prévisible du Contournement Nîmes-Montpellier.....	34
1.7.1 L'Outarde canepetière, une espèce parapluie.....	36
1.7.2 Effets prévisibles de la mise en place du Contournement Nîmes-Montpellier sur la population des Costières	37
1.8 Problématique.....	38
2. Matériel & méthodes	41
2.1 Zone d'étude	41
2.1.1 La Costière	41
2.1.2 Un axe de transport majeur.....	41
2.1.3 Un paysage agricole dynamique.....	42
2.2 Modèle d'étude	43
2.2.1 Description.....	43
2.2.2 Cycle annuel.....	44
2.2.3 Système de reproduction	45
2.2.4 Régime alimentaire	47
2.2.5 Habitat	47



2.2.6	Répartition et menaces	48
2.2.7	Protection et études	49
3.	Méthodes d'étude :	50
3.1	Dénombrements par la méthode des transects	50
3.1.1	Échantillonnage des transects	50
3.2	Dénombrements par la méthode des quadrats	51
3.2.1	Caractéristiques du quadrat :	52
3.2.2	Échantillonnage des quadrats	53
3.3	Relevé de l'occupation des sols	55
3.4	Captures	57
3.5	Suivi télémétrique	59
3.6	Suivi Argos	62
3.6.1	Contexte	62
3.6.2	Acquisition et transfert des données	62
3.6.3	Caractéristiques techniques	63
3.7	Comptages hivernaux synchronisés	63
3.7.1	Délectabilité hivernale	63
3.7.2	Recensement par secteur	65
3.8	Analyse statistique	66
3.8.1	Analyses statistiques des données issues du protocole de transects	66
3.8.2	Analyses statistiques des données issues des protocoles de quadrats	68
4.	Historique des populations d'outardes méditerranéennes	71
4.1	Contexte national	71
4.2	Tendances au niveau des populations méditerranéennes sédentaires	72
4.3	Dynamique de la population des Costières de Nîmes	73
4.3.1	Modèles de croissance de populations	73
4.3.2	Pendant la période de reproduction	74
4.3.1	Pendant l'hivernage	80
4.3.2	Comparaison entre période de reproduction et période d'hivernage	83
4.4	Connectivité des populations méditerranéennes	86
4.5	Influence des changements agricoles sur la dynamique des populations méditerranéennes	89
4.5.1	Origine des populations méditerranéennes	89
4.5.2	La croissance rapide des plaines de Crau	90
4.5.3	Le déclin de la population des Causses lozériens	90
4.5.4	Influence des changements agricoles sur la population de Costières	91



5.	Paramètres influençant les taux de croissance locaux	94
5.1	Distribution spatio-temporelle des taux de croissance	94
5.2	Taux de croissance par maille.....	95
5.3	Densité-dépendance locale	98
6.	Sélection d'habitat.....	103
6.1	Introduction	103
6.2	Résultats	106
6.2.1	Variables locales	106
6.2.2	Rôle de l'autre sexe en local	109
6.2.3	Rôle des variables à l'échelle régionale	109
6.3	Discussion :	111
6.3.1	Rappels des connaissances	111
6.3.2	Faible sélectivité aux échelles locales et régionales	111
6.3.3	L'importance des facteurs sociaux sur la sélection d'habitat de l'Outarde canepetière	112
6.3.4	Sélection d'habitat dans une population à saturation et implications pour la Conservation	113
6.4	La qualité des habitats agricoles en Costière peut-elle contribuer à la dynamique de croissance de la population ?	114
6.5	Les données de suivi télémétrique confirment-elles ces résultats ?	115
7.	Évaluer l'impact.....	120
7.1	La Costière de Nîmes, un territoire morcelé par les infrastructures de transport ..	120
7.2	Effet comparé de deux types de lignes ferroviaires sur la distribution et taux de croissance locaux des effectifs d'outardes	121
7.2.1	Effectifs théoriques et observés	121
7.2.2	Effet de la ligne de fret sur les effectifs cumulés	125
7.2.3	Effet de la ligne à grande vitesse sur les effectifs cumulés.....	126
7.2.4	Comparaison des effets	126
7.3	Distribution actuelle et évolution récente des effectifs à proximité du tracé	127
7.4	Évaluation prédite et observée de l'impact à l'échelle de la ZPS.....	131
7.4.1	Description de la méthode de prédiction	131
7.4.2	Impacts observés en 2013 et 2014.....	133
7.5	Évaluation prédite et observée de l'impact à l'échelle individuelle.....	139
7.5.1	Déplacement global d'une année sur l'autre	139
7.5.2	Comportement des mâles impactés pendant les travaux	143
7.6	Effets attendus du Contournement Nîmes-Montpellier pendant l'hivernage.....	146
8.	Discussion.....	150



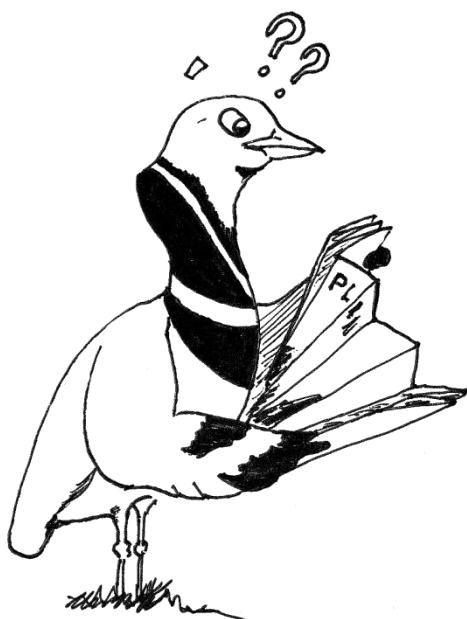
8.1	Évolution spatiale et temporelle de la population des Costières	150
8.2	Densité-dépendance et sélection d'habitat	151
8.2.1	Différences sexuelles dans la sélection habitat.....	152
8.3	Impacts des travaux	152
8.3.1	Collision	152
8.3.2	Perte d'habitat	152
8.3.3	Évitement.....	152
8.3.4	Effet de barrière.....	153
8.3.5	Effet de corridor et création d'habitat.....	153
8.4	Implications en termes de conservation.....	153
9.	Perspectives.....	155
	Bibliographie.....	151
	Glossaire et abréviations.....	169
	Liste des espèces.....	173
	Liste des packages.....	174
	Liste des figures.....	176
	Liste des tableaux.....	180
	Annexe.....	181



Plan du manuscrit

Suite à une introduction générale et à la présentation des matériels et méthodes utilisés (Parties 2 et 3), nous chercherons dans une première section à caractériser la croissance de la population des Costières (Partie 4). Une seconde section (Partie 5) étudiera plus finement la distribution de cette croissance dans l'espace et le temps. La troisième section de résultats (Partie 6) essaiera de comprendre les patterns de distribution par la sélection d'habitat. Elle reprendra pour cela en français le contenu du premier article (en Annexe). À partir des éléments de sélection d'habitat, nous développerons dans une dernière section une première estimation quantitative des impacts et les premières conséquences visibles des travaux de mise en place de l'infrastructure (Partie 7).

Les éléments de discussion et de conclusion des résultats seront développés dans chaque partie. Une section dénommée « Discussion » synthétisera les différents éléments de discussion développés dans le manuscrit (Partie 8) et quelques pistes de perspectives (Partie 9).





Introduction





1. Introduction générale

1.1 Impact des infrastructures linéaires de transport

Définie par Ellenberg *et al.* en 1981 puis popularisée par Forman *et al.* en 1998, la **road ecology*** est la discipline qui étudie les effets des infrastructures linéaires (en général, les routes) sur les composants, les processus et la structure des écosystèmes. La recherche en *road ecology** vise dans un premier temps à quantifier les effets écologiques des routes, son but ultime étant d'éviter, de réduire et de compenser leurs impacts négatifs sur les individus, les populations, les communautés et les écosystèmes (Van der Ree *et al.* 2011). Cette discipline a produit au cours des vingt dernières années un nombre important de publications scientifiques et d'ouvrages traitant des impacts des routes sur le paysage (voir Fahrig & Rytwinski 2009, Forman *et al.* 2002 pour des *reviews**), les communautés (e.g. Le Viol *et al.* 2008, Driscoll & Weir 2005), les populations (e.g. Bouchard *et al.* 2009, voir Benitez-Lopez *et al.* 2011 pour une *review**), ou encore leur structure génétique (e.g. Balkenhol & Waits 2009, Marsh *et al.* 2008, Epps *et al.* 2005, voir Holderegger & Di Giulio 2010 pour une revue).

Selon la *road ecology**, on différencie chronologiquement deux types d'effets des routes : les effets primaires que nous détaillerons ci-après, et les effets secondaires que sont le changement de l'utilisation des sols, l'urbanisation et le développement industriel, l'exploitation de nouvelles ressources au voisinage des nouvelles infrastructures (Seiler 2001). Les effets primaires des routes se traduisent par des perturbations physiques, chimiques, sonores et visuelles. Celles-ci peuvent impacter directement ou indirectement les populations animales et végétales, à court et long termes. Certains impacts sont immédiats (e.g. mortalité directe des individus par collision (**roadkill***), phénomènes d'évitement) d'autres délayés et/ou durables dans le temps (e.g. isolation et fragmentation des populations) (Forman 1995).

Les impacts primaires peuvent être regroupés en cinq catégories (d'après Seiler 2001, voir aussi Van der Zande *et al.* 1980) :

- **La mortalité directe par collision** : une partie des animaux utilisant les bords des infrastructures ou cherchant à les traverser va être tuée par collision.
- **La perte d'habitat** : l'emprise même de la voie va créer une perte nette d'habitat.
- **La création de zones d'évitement** : la voie va perturber et polluer l'environnement physique, chimique et biologique et ainsi altérer l'habitat disponible pour la faune et la flore sur une distance plus large que l'infrastructure seule, cette distance est généralement nommée distance de perturbation et permet de définir la « zone d'effet de la route » (*road-effect zone**).
- **La création de barrières** : pour la plupart des organismes non volants, les infrastructures linéaires vont restreindre leurs déplacements, l'utilisation de leur domaine vital, fragmenter leur habitat et parfois rompre la connectivité entre populations, créant ainsi des populations isolées.
- **La création de corridors (et d'habitat)** : les bordures des ouvrages et les infrastructures les accompagnant peuvent créer des couloirs de déplacement pour une partie de la faune sauvage, des refuges ou de nouveaux habitats.



Nous reprenons ci-après cette classification, mais certains effets spécifiques aux routes et non retrouvés sur les voies ferrées à grande vitesse (e.g. l'éclairage des voies de circulation, l'imperméabilité du manteau), ne seront pas détaillés dans ce manuscrit.

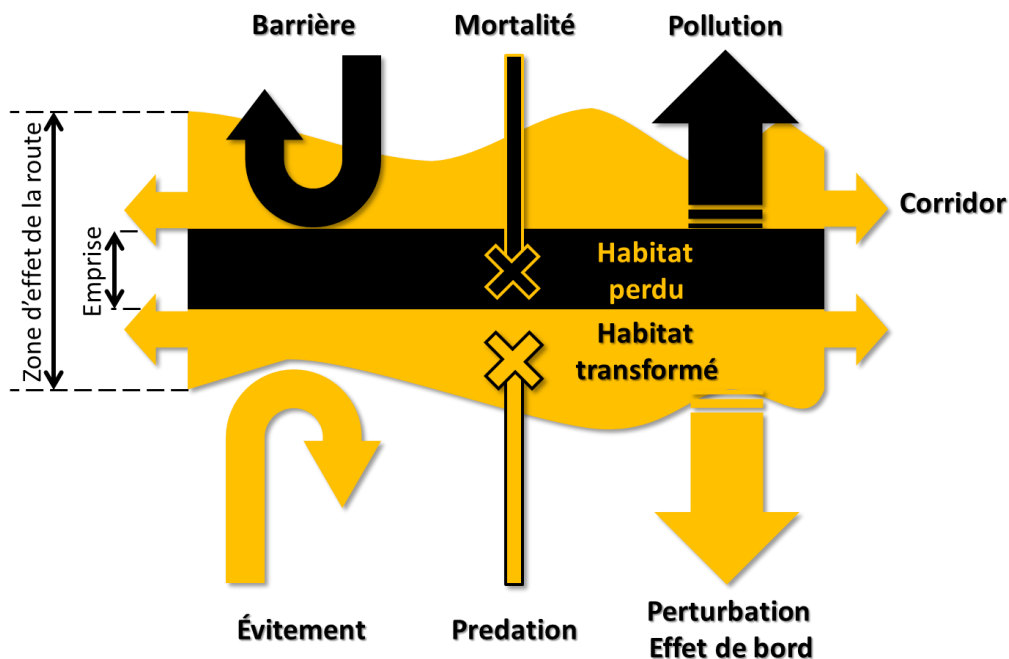


Figure 1 : Illustration des différents types d'impacts primaires (en noir : effets de l'emprise ; en orange : effets de la zone d'effet de la route) (adapté de Van der Zande et al. 1980).

1.1.1 La mortalité par collision

Deux types de **mortalité directe** sont imputables aux routes : celle impliquée par leur construction d'une part, celle due aux collisions des individus avec les véhicules d'autre part (Trombulak & Frissell 2000). La mortalité du premier type est rarement évoquée dans les études sur les impacts des constructions de routes, contrairement à d'autres formes de destruction d'habitat documentée (par exemple les coupes à blanc et leur impact sur les populations de salamandres, Petrenka et al. 1993, Semlitsch et al. 2009, Todd et al. 2009).

La mortalité routière ou *roadkill** est bien documentée et considérée comme une part essentielle de la recherche en *road ecology** (Coffin 2007). La largeur de l'ouvrage et le taux de circulation ont des impacts différents selon les groupes d'espèces, notamment en fonction de leurs capacités de déplacement et d'évitement (reptation, marche, course, vol). Les reptiles et amphibiens sont déjà impactés par des voies de circulation de faible largeur à trafic faible ou modéré (Fahrig et al. 1995, Hels & Buchwald 2001). Les voies étroites à fort trafic impacteront également les reptiles et les amphibiens mais également les moyens et grands mammifères (Clevenger et al. 2003). Les oiseaux et petits mammifères seront quant à eux majoritairement victimes de collision sur les voies rapides larges (Oxley et al. 1974, Romin & Bissonette 1996). Les facteurs influençant le taux de collision des espèces peuvent être liés à des caractères intrinsèques de l'espèce impactée. On a pu constater chez certaines espèces que la densité locale de la population et le comportement de vol étaient liés à des fortes mortalités routières (e.g. l'Effraie des clochers, Massemin & Zorn 1998).



La mortalité aviaire annuelle par collision dans les pays européens peut représenter 350 000 à 27 millions d'individus selon le pays, et dépend de la densité et la composition du réseau routier (Erritzoe et al. 2003). Aux États-Unis, ce sont près de 80 millions d'oiseaux qui sont tués annuellement (Erickson et al. 2005). Or les collisions routières ne sélectionnent pas la qualité des individus tués : les individus en bonne condition physique et aptes à la reproduction sont autant sujets aux collisions que les individus plus faibles (Bujoczek et al. 2011). Il a été montré un impact local significatif des collisions sur la viabilité à long terme de plusieurs espèces considérées comme menacées à l'échelle nationale au Royaume-Uni (Forman 1995, Forman et al. 1997). C'est notamment le cas du Geai à gorge blanche et du Caracara du Nord *ssp audubonii*, espèces endémiques de Floride (Mumme et al. 2000, UICN 2012), et de la Bernache néné endémique des îles Hawaï (Huijser et al. 2007, UICN 2012). De façon générale des mesures de mitigation* locales (e.g. passages à faune, mise en place de haies) ont pu être mises en place (voir Glista et al. 2009 pour une *review** des ouvrages de franchissements et autres mesures de mitigation*). Leur efficacité a été testée et discutée (e.g. Mata et al. 2005, Clevenger & Waltho 2005). Elles ont localement permis de réduire le taux de mortalité d'espèces fortement impactées par les taux de *roadkill** (Clevenger et al. 2001, Kenneth Dood et al. 2004).

La mise en place d'une infrastructure linéaire de transport s'accompagne généralement de nombreux réseaux et notamment de réseaux électriques aériens (Andrews 1990). Les oiseaux sont plus ou moins sujets aux collisions et électrocutions avec les lignes électriques suivant leur type de vol et leur « morphologie alaire » (Rayner 1988). Certains ordres sont plus particulièrement touchés par les collisions (Galliformes, Gruiformes, Péléciformes et Ciconiiformes) ou les électrocutions (Ciconiiformes, Falconiformes, Strigiformes et Passeriformes) (Bevanger 1998). C'est le cas d'un nombre important d'espèces protégées et menacées, notamment l'Outarde canepetière et barbut qui sont les plus importantes victimes de collision en Espagne (Janss & Ferrer 2000). L'électrocution est pour un certain nombre de populations ou d'espèces la première cause de mortalité, altérant leur distribution et leur densité locale (e.g. le cas du Grand-duc d'Europe, Sergio et al. 2004).

L'impact de la mortalité routière sur la viabilité des populations reste cependant généralement inférieur à celui des effets indirects des routes (Forman & Alexander 1998, Reijnen & Foppen 2006), détaillés ci-après.

1.1.2 Barrière et fragmentation de l'habitat

Les Infrastructures Terrestres de Transport (ITT*) constituent des obstacles continus de grande longueur. Ceci a des conséquences paysagères et écologiques (rupture de corridor écologiques) ou hydrologiques (érosion, continuité des bassins versants, modification des écoulements des nappes phréatiques). La rupture des continuités écologiques va se traduire à la fois localement par la modification des domaines vitaux des individus et le morcellement des populations (Seiler 2001). Avec le développement de l'écologie du paysage, les recherches se sont portées sur les effets à plus large échelle des routes, leurs impacts dans la fragmentation du paysage et leur effet dans l'évolution des paysages (Andrews 1990, Noss 1993, Reed et al. 1996, Saunders et al. 2002, Hawbaker & Radeloff 2004). Cette fragmentation de l'habitat en plusieurs unités, et la réduction de la surface globale d'habitat disponible, ont plusieurs types d'effets.



L'**effet de barrière** est particulièrement sensible chez les espèces présentant des grands domaines vitaux et/ou des phénomènes de migration. Ainsi, la mise en place d'une Ligne à Grande Vitesse (LGV), doublée d'une autoroute, sur le plateau tibétain constitue aujourd'hui la principale menace pesant sur la population endémique menacée d'Antilope du Tibet (Mallon 2008, UICN 2012), mais ces dernières semblent employer de plus en plus les passages à faune en place (Xia et al. 2007).

L'effet d'isolation des populations et des habitats s'accompagne d'une modification des conditions environnementales de l'habitat en bordure des fragments (« effet de bord » ou « effet de lisière »). Il peut s'agir de modifications de luminosité, d'humidité, de température ou de vent (Laurance et al. 2008), d'abondance de prédateurs, d'apparitions d'espèces invasives (Vander Haegen 2007, Malt & Lank 2007).

La figure 2 montre l'effet de la construction de routes sur la fragmentation d'un habitat.

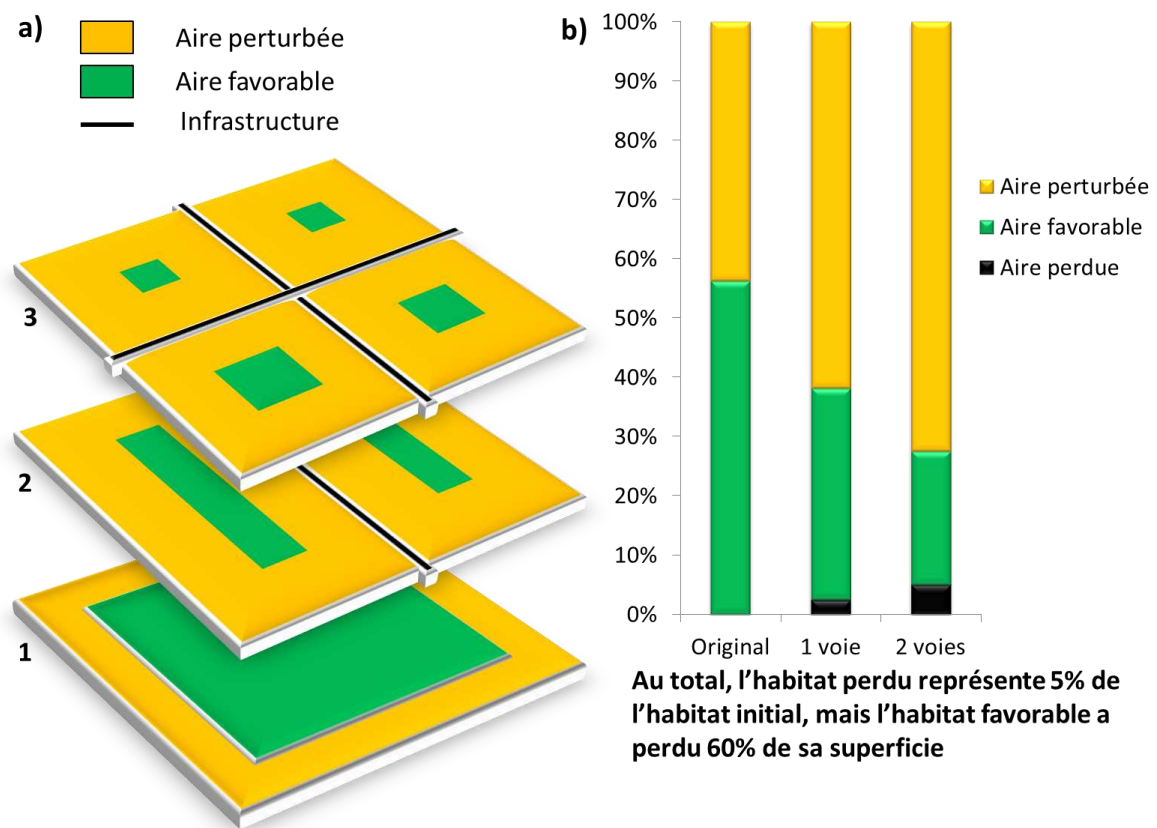


Figure 2 : a) Exemple d'un habitat théorique dont l'effet de bord est de largeur constante (a1), traversé par une (a2) puis deux infrastructures (a3) : les pourcentages de surfaces correspondants sont calculés (b).

La **fragmentation de l'habitat** amène des prédateurs spécialistes à pénétrer plus avant dans des habitats inutilisés auparavant, exposant les espèces y vivant à une diversité et une abondance de prédateurs plus élevée que dans le milieu originel non fragmenté (Newton 1998). Dans le même temps, la fragmentation de l'habitat naturel via le développement des paysages agricoles favorise les populations de prédateurs généralistes (i.e. renards ou corneilles, Andrén 1992).



De plus, une fois l'habitat fragmenté, un certain nombre de patches d'habitat restants sont situés dans les parties les moins favorables de l'habitat telles que les zones d'accessibilité réduite ou disposant de ressources faibles (Huste & Boulinier 2007). Afin de rendre compte de l'habitat réellement utilisable suite à la fragmentation, Eigenbord et al. (2007) ont proposé la notion d'habitat accessible, qui permet une meilleure mesure de la perte de richesse spécifique due aux effets de barrière.

1.1.3 Création de corridors et de nouveaux habitats

Les ITT* sont utilisées par certaines espèces pour guider leurs déplacements (Lipp et al. 2004). On parle d'**effet corridor**.

L'utilisation des routes et leurs abords comme corridor peut être uniquement due à sa structure homogène facilitant des déplacements importants d'individus au travers de paysages complexes. L'étude de la dispersion du Crapaud buffle, espèce originaire d'Amérique du Sud invasive en Australie, a permis de mettre en évidence l'utilisation des routes et particulièrement de leurs abords comme corridors de dispersion : l'entretien ras des bords de route leur fournit un espace de déplacement plus aisé et rapide (Brown et al. 2006).

L'utilisation des routes et leurs abords comme corridor peut aussi résulter du fait que cet ensemble peut représenter un habitat favorable pour un certain nombre d'espèces en leur fournissant une ressource d'intérêt. La végétation à proximité des voies de circulation peut représenter un habitat (Bissonette & Rosa 2009), voire la majorité de l'habitat dans certains paysages (Van der Ree & Bennett 2003). Certains prédateurs vont aussi arpenter les bordures des ITT* sur leur longueur pour intercepter les proies perturbées dans leurs déplacements transversaux aux voies, ce qui constitue la création d'un nouvel espace de recherche de nourriture. Par exemple, des suivis individuels (à l'aide de collier GPS* ou d'émetteurs VHF*) ont permis de montrer que les risques de prédation des caribous par les loups étaient plus élevés à proximité des routes et voies ferrées au Canada (James & Stuart-Smith 2000, Whittington et al. 2011).

La présence de réseaux aériens constitue un des effets attractifs des routes pour certaines espèces utilisant les lignes et poteaux électriques comme perchoirs (Robertson 1930). Ceci peut bénéficier aux oiseaux de proie en leur fournissant un point d'observation élevé sans dépense énergétique (Robertson 1930, Nero & Copland 1981, Bourquin 1983). D'autre part, le fait de se percher le plus haut possible améliore chez les oiseaux chanteurs la fiabilité de la transmission du chant et sa distance de propagation (Mathevon et al. 1996).

La chaleur restituée par le sol sur ces ouvrages, particulièrement le ballast, fournit des places d'insolation pour les reptiles. Elle peut être utilisée également par certaines espèces d'oiseaux pour économiser l'énergie nécessaire au maintien de leur température corporelle (Whitford 1985). Cette chaleur peut aussi attirer beaucoup d'insectes qui eux-mêmes peuvent attirer un certain nombre de prédateurs, essentiellement d'oiseaux, soit parce que ces proies y sont concentrées, soit parce que leur capture est plus aisée sur ce type de milieux (Bergmann 1974). La combinaison de ces deux phénomènes, i.e. chaleur plus importante que les zones alentour et présence de nourriture, peuvent jouer un rôle déterminant lors de périodes critiques quand ces ressources sont limitées, essentiellement en début ou fin d'hiver pour les oiseaux (Zumeta et Holmes 1978, Lindsdale 1929). Dans ce



type de cas, des abondances plus fortes à proximité des voies de circulation ont pu être notées pour certaines espèces d'oiseaux plus tolérantes aux perturbations humaines, pour lesquelles les bordures d'infrastructures enherbées fournissaient des zones de nidification ou de nourrissage (Laursen 1981, Li et al. 2010). Des études menées sur les papillons ont de même permis de mettre en évidence le rôle de corridors écologiques pour ces espèces (Ries et al. 2001).

On constate donc que la mise en place d'ITT*, si elle occasionne essentiellement des perturbations sur l'environnement local, peut cependant, pour un petit nombre d'espèces, apporter des bénéfices. La question de la viabilité des populations en question se pose parfois : l'étude de la dynamique des populations utilisant ces habitats anthropiques permet de déterminer s'ils ne constituent pas à l'inverse des pièges écologiques.

1.1.4 Pertes et modifications directes et indirectes d'habitat.

La première conséquence de la mise en place d'une infrastructure est la perte nette d'habitat sur son passage et à ses abords les plus immédiats (remblais, ballast, rives).

On observe aussi, en plus de la perte nette, un phénomène d'évitement marqué de l'habitat à proximité des voies, dénommé communément **road avoidance***. Cet évitement peut être expliqué par l'existence de perturbations visuelles et auditives, la présence de polluants (traitements phytosanitaires des voies de circulation, métaux lourds) à proximité de l'ouvrage ou encore par le transit de prédateurs le long des voies de circulation. Il se traduit par une distance de perturbation, définie comme la distance jusqu'à laquelle des effets peuvent être détectés sur une partie de l'écosystème (Forman & Alexander 1998).

Deux études menées aux Pays-Bas sur les populations d'oiseaux ont ainsi montré des différences marquées de densité à proximité des autoroutes (Reijnen et al. 1995, 1996). Dans les zones ainsi perturbées, les densités alentour pouvaient être diminuées d'un tiers, tandis que la richesse spécifique s'effondrait à mesure que l'on se rapprochait des voies. Le niveau sonore peut interférer dans le cadre de la communication acoustique pendant la période de reproduction et peut expliquer en partie ces phénomènes d'évitement. Le bruit peut également occasionner une altération du comportement concernant les individus, (troubles de l'audition, augmentation des hormones de stress, modification de la vocalisation) (Klump 1996, Wasser et al. 1997, Slabbekoorn & Peet 2003, Brumm & Slabbekoorn 2005, Barber et al. 2010). Les niveaux sonores à partir desquels les espèces de passereaux communiquant essentiellement par chant sont impactées ont été étudiés (Reijnen et al. 1995, 1996). Les densités diminuent significativement pour des niveaux sonores plus élevés chez les passereaux de prairie que chez les passereaux forestiers. Ces résultats confirment, pour les nuisances sonores en tous cas, que la portée des perturbations sonores est plus élevée dans les paysages ouverts que les paysages forestiers (Seiler 2001). Si la plupart des études menées sur la problématique de l'interférence du bruit l'ont été sur de vraies routes, incluant les aspects confondant déclinés ici (perturbation visuelle, risque de collision, etc.) il a été montré dans l'Idaho (États-Unis) que le bruit seul d'une « route fantôme » générée par l'installation de haut-parleurs reproduisant fidèlement le bruit d'une autoroute suffisait à faire diminuer localement les quantités d'oiseaux, avec des espèces désertant complètement la zone impactée (McClure et al. 2013). D'autres taxons



sont également impactés par le bruit. C'est le cas par exemple des amphibiens (Herrera-Montes & Aide 2011) et des chiroptères qui évitent les zones bruyantes pour se nourrir (Schaub et al. 2008) et réagissent à la présence de véhicules comme à une menace (Zurcher et al. 2010). À ce titre, il a été démontré que les perturbations sonores d'une autoroute affectaient les relations proie-prédateur de certaines chauves-souris avec les insectes dont elles se nourrissent (Siemers & Schaub 2011). Ainsi, au sein d'un écosystème, les interactions interspécifiques peuvent être modifiées par les nuisances sonores d'origine anthropique.

Ces perturbations ont une certaine portée, dite « **distance de perturbation** », différente entre espèces et aussi modulée par le type de paysage dans les alentours de l'ouvrage. Par exemple, les distances de perturbation (définies ici comme les distances à partir de laquelle une diminution de la densité de la population est observée) dans les deux études considérées précédemment étaient variables en fonction de l'habitat (forêt ou prairies) utilisé par les espèces. Les espèces des zones de prairies étaient plus impactées que les espèces de forêts : les oiseaux forestiers présentaient des distances d'évitement plus courtes (Reijnen et al. 1995) que les oiseaux des prairies (Reijnen et al. 1996). La majorité des espèces d'oiseaux des prairies montrait un déclin de l'abondance même à faible trafic. L'influence du trafic sur les oiseaux de plaine a aussi été étudiée aux États-Unis (Forman et al. 2002). Les faibles trafics ne semblaient pas affecter la présence ou la reproduction des individus, tandis qu'à l'opposé les très forts trafics affectaient ces deux paramètres sur des distances allant de 400 à 1200 mètres. Il est en revanche particulièrement intéressant de noter qu'à des trafics moyens, la présence n'était pas affectée, mais la reproduction n'était plus observée sur ces zones. Le recensement des oiseaux seul, sans prise en compte de l'évaluation de la reproduction, aurait conclu à une stabilité des effectifs, quand l'absence de reproduction (donc la baisse de la natalité) toucherait la dynamique de la population.

Les remembrements* des terres agricoles qui accompagnent parfois les mises en place de nouvelles infrastructures peuvent augmenter la zone d'effet jusqu'à plus de 10 ou 20 km de distance, particulièrement dans le cas des autoroutes (V. Bretagnolle, *comm. pers.*).

Si on constate bien un fort évitement des infrastructures linéaires, on comprend également que les distances mesurables varient fortement entre les projets, les espèces et les paysages et qu'il est difficile de tirer des généralités sur les zones impactées. Certaines études se sont spécifiquement attachées à quantifier les zones d'effet d'une route sur un taxon (e.g. Eigenbrod et al. 2009, Bissonette & Rosa 2009). D'autres études cherchent à comparer les impacts relatifs des différents types d'infrastructures de transport (e.g. Li et al. 2010).



1.2 La perte d'habitat, effet inéluctable de l'aménagement

Les cinq principaux types d'impacts énumérés précédemment (**collision, perte d'habitat, évitement, effet barrière et corridor**) peuvent être hiérarchisés en termes de menaces pour les populations.

- La **collision**, si elle peut être particulièrement élevée, n'occasionne la plupart du temps pas de risques à l'échelle de la population ou de l'espèce. Elle peut de plus être contrée par un certain nombre d'aménagements ayant fait leurs preuves.
- L'effet **barrière** est plus difficile à appréhender globalement pour les populations dont les domaines vitaux et les continuités sont rompus, ils peuvent être ramenés à de la **perte d'habitat**.
- L'effet **corridor** peut entraîner localement une augmentation du risque de prédation. En cela il peut, pour les espèces concernées, s'apparenter à un niveau élevé d'évitement. Or l'évitement peut se traduire, via la zone d'effet de la route, par une **perte d'habitat**.
- **La perte d'habitat**, nette (détruite sous le tracé ou issue des remembrements* routiers) ou celle indirecte engendrée par les phénomènes d'évitement, les ruptures de continuité ou l'augmentation du risque de prédation, **semble résumer la majorité des menaces, ou du moins celles qui pèsent le plus sur les individus et les populations.**

La perte d'habitat a été évaluée comme la première cause de perte de biodiversité (Balmford & Bond 2005), principalement par l'urbanisation et l'aménagement d'infrastructures (McKinney 2006).

Classiquement, une perte d'habitat devrait occasionner une diminution de la taille de population des espèces associées à cet habitat ; cependant, une alternative souvent avancée est qu'au contraire les individus déplacés survivront en se reportant ailleurs, ce qui traduit globalement une perception par le public de l'effet à l'échelle des individus uniquement (Sutherland 1996). La disparition ou le déplacement d'individus localement ne remet pas systématiquement en cause le devenir d'une population, si celle-ci possède des capacités de déplacement suffisantes et si ses individus utilisent un domaine vital supérieur à l'emprise du projet. En revanche, la fragmentation des populations par l'implantation de routes, leur isolation les rend plus vulnérables à la stochasticité* environnementale (Stacey & Taper 1992, Reed 2004).



1.3 Le cas des Lignes ferroviaires à Grande Vitesse (LGV)

Les études de *road ecology** se sont intéressées à une grande diversité de types d'ouvrages. Certaines études portent spécialement sur un type de routes et ses spécificités, des routes forestières ou à faible trafic (Marsh & Beckman 2004, van Langevelde et al. 2009) jusqu'aux autoroutes (Hobday & Minstrell 2008, Andrews & Gibbons 2005). D'autres cherchent à comparer l'influence de différents types de routes, de la piste à l'autoroute (Whittington et al. 2005). Cependant, aucune étude ne se focalise spécifiquement sur les voies ferrées et leurs effets. Tout au plus sont-elles abordées comme un aménagement classique, sans spécification des particularités d'un tel ouvrage, sans détailler de différences majeures entre les ouvrages. Les études les plus nombreuses concernent une LGV* du plateau tibétain qui impacte des populations de passereaux et la très rare Antilope du Tibet (Xia et al. 2007, Li et al. 2010, Ng et al. 2013). En France, des études essentiellement axées sur l'utilisation d'une approche statistique (*graph-based approach*) ont été menées en Franche-Comté sur les implications de la mise en place d'une telle ligne (Clauzel et al. 2013, Girardet et al. 2013).

Une LGV* classique, avec ses clôtures, ses rayons de courbure, ses faibles inclinaisons, s'apparente beaucoup à une autoroute. Une récente étude chinoise a conclu que les impacts d'une voie ferrée sur la faune sont semblables à ceux d'une autoroute, mais que la zone de perturbation engendrée est plus élevée, semblable à une route nationale à forte circulation (Su et al. 2014). Tout comme les autoroutes, l'effet de barrière des LGV* est renforcé par la pose systématique de clôtures le long des voies. Si celles-ci vont limiter les risques de collision, l'effet barrière sera complet pour les espèces incapables de les franchir en passant par-dessus ou au travers. Cependant, pour des organismes de petite taille potentiellement capable de s'affranchir de ces clôtures, on a pu constater un effet différent des routes et des voies ferrées. Ainsi, les carabes sont capables de passer régulièrement d'un côté ou de l'autre d'une voie ferrée (Mader et al. 1990) quand des petits mammifères (Mulot à collier et Campagnol roussâtre) ne traversent jamais une route de 6 m de large (Mader 1984). Les voies ferrées peuvent donc présenter une structure plus ou moins perméable selon les organismes.

Cependant, une LGV* présente aussi des particularités. En effet, elle va systématiquement s'accompagner de réseaux électriques aériens contrairement à une autoroute. La présence de caténaires et le risque de collision avec les lignes électriques est par contre un effet indissociable des LGV* à notre connaissance jamais évoqué dans l'étude des impacts des infrastructures routières classiques. Elle ne comporte pas de bitume mais une structure particulière comprenant une couche de ballast soutenant les traverses et les rails, elle-même basée sur une sous-couche stabilisant l'ensemble de l'ouvrage. Les trafics et rythmes de circulation d'une autoroute et d'une LGV* ne sont pas non plus comparables : contrairement à celui d'une autoroute, le trafic d'une voie ferrée est toujours séquentiel. Globalement, le trafic est aussi plus rare, ce qui peut empêcher le développement d'une habitude chez les espèces utilisant les espaces voisins.

Dans le cadre des LGV*, l'étude des chauves-souris a permis de montrer que, pour un grand nombre d'espèces, les voies ferrées et leurs abords constituaient un habitat de chasse et que, dans certains paysages agricoles intensifs, les voies et leurs abords constituaient un habitat équivalent aux habitats naturels étudiés d'autre part (Vandeveldt et al. 2014).



1.4 Effets de la perte d'habitat sur la dynamique des populations : le cas des Infrastructures Terrestres de Transport

1.4.1 Quelques notions démographiques clés : capacité de charge, taux de croissance et densité dépendance

Une branche entière de l'écologie, la démographie, s'intéresse aux évolutions d'effectifs des populations en milieux naturels (Hutchinson 1991, Low et al. 1992). La dynamique d'une population résulte de facteurs intrinsèques, comme les taux démographiques, en interaction avec les fluctuations des paramètres environnementaux, qu'ils soient physiques (climat) ou biologiques (prédation, compétition etc.). Ainsi, l'effectif d'une population varie dans le temps en fonction des taux démographiques : le taux de natalité, de mortalité, d'émigration ou d'immigration. Certains de ces taux sont très difficiles à obtenir sur des populations naturelles, mais le suivi temporel des effectifs permet de calculer le taux de croissance de la population dans le temps. Ce taux, noté r , synthétise les 4 taux précédemment évoqués. Lorsqu'il est égal à 1, il traduit la stabilité des effectifs de la population, tandis que des valeurs inférieures ou supérieures vont respectivement traduire une baisse ou une hausse des effectifs.

La dynamique de la population est la résultante des mécanismes influençant le taux de croissance r . Ces mécanismes peuvent être classés en deux catégories : certains vont dépendre de la densité des individus au sein de la population, d'autres non.

Les mécanismes indépendants de la densité sont extrinsèques à la population et conditionnés par le milieu. Dans le détail, ce milieu va fournir à la population des conditions plus ou moins favorables à son installation, sa survie et sa croissance en fonction de la niche écologique de l'espèce (ressources alimentaires, sites de reproduction, conditions climatiques favorables, faibles quantités de prédateurs, faibles niveaux de perturbation (anthropique ou non)). La capacité de charge du milieu, notée K , peut être définie comme l'effectif maximal qu'un milieu donné peut accueillir en vertu des ressources qu'il fournit.

Les mécanismes densité-dépendants sont intrinsèques à la population. La densité d'individus dans la population va modifier la disponibilité individuelle en ressources, qu'il s'agisse de ressources alimentaires, d'espace (territoire) ou de partenaires sexuels. Elle va également influencer le taux de dispersion, de fécondité, de survie et de prédation ou de parasitisme (Sinclair & Pech 1996).

Les facteurs densité-dépendants vont eux définir la régulation de la population, c'est-à-dire les variations des effectifs, via la densité, de la population autour de la capacité de charge K . Il existe différents types de densité-dépendance négative, qui vont réguler la taille de la population autour de la valeur de K . En effet, des phénomènes de compensation vont se mettre en place, qui auront pour effet de réguler la densité. Si la densité reste stable dans le temps, on parle de compensation exacte (les taux d'entrée et de sortie de la population s'équilibrent, le taux de croissance moyen est nul). Si les densités finales sont inférieures aux densités initiales, et que le taux de croissance diminue de façon marquée, on parle de sous compensation.



Les mécanismes de compensation de densité reposent sur la compétition, on distingue deux cas de figure : si les individus sont de qualité compétitive égale, tous vont souffrir de la diminution de la quantité de ressources disponibles de la même façon, et on parle alors de *scramble competition* ou compétition par mêlée (e.g. Calow et al. 1998, Etienne et al. 2002), généralement associée à la compensation exacte (Nicholson 1954). À l'inverse, si certains individus sont dominants et s'accaparent une partie des ressources au détriment d'autres individus, on parle de *contest competition*, ou compétition par concours. Ce dernier type de compétition est plutôt associé à la surcompensation (Bellows 1981). Par les deux processus de limitation et régulation, les facteurs densité-indépendants et densité-dépendants conditionnent la taille et l'évolution des populations via leur taux de croissance et la capacité de charge de leur milieu d'accueil.

Connaissant à la fois la capacité de charge, le taux de croissance et le mécanisme de densité dépendance*, il est alors possible d'anticiper la dynamique d'une population. Il est pour cela nécessaire de déterminer auparavant la part relative des différents facteurs intrinsèques et extrinsèques sur la dynamique globale de la population.

La qualité de l'habitat est un facteur essentiel de la dynamique des populations, qui peut même supplanter les effets de la taille et de l'isolation des patches dans le cas de la persistance des métapopulations (Thomas et al. 2001). La modification de l'habitat en qualité comme en quantité, va modifier la disponibilité en ressources. Ceci aura pour effet une modification des distributions, donc des effectifs et des densités locales d'individus. Ces modifications des patterns de distribution vont entraîner des modifications des taux de natalité (e.g. réduction de la fécondité), de mortalité (e.g. parasitisme) et de flux migratoires (e.g. dispersion), i.e. le taux de croissance de la population. À terme, ces variations peuvent modifier les patrons de densité dépendance*, abaisser la capacité de charge K et influencer la viabilité de la population.

1.4.2 Influence de la distribution de l'habitat sur celle des individus

La répartition des ressources est généralement hétérogène dans l'espace et le temps, distribuée sous forme de patches de qualités différentes. Sous réserve que les individus soient tous de même qualité compétitive, ils se répartissent alors en fonction de la quantité de ressource disponible. La quantité d'individus présents sur un patch va faire diminuer la quantité de ressource sur ce patch, jusqu'à atteindre le niveau de ressource d'un patch de qualité inférieure : pour un nouvel arrivant, il sera alors plus intéressant de sélectionner un patch de moindre qualité initiale mais dépourvu de concurrents.

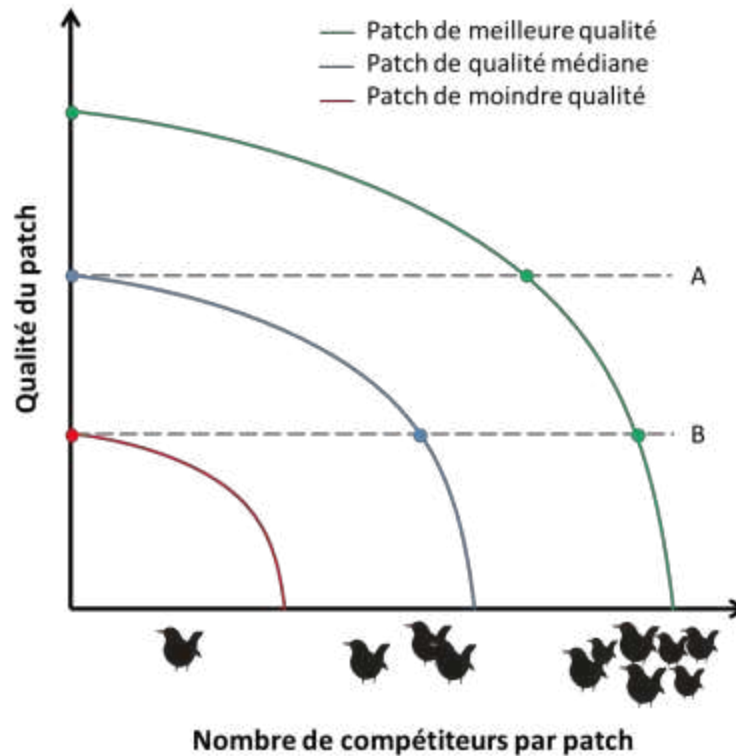


Figure 3 Soit trois patches de qualité différente et des compétiteurs de fitness égale (rouge, bleu, vert). À un instant A, il sera aussi intéressant pour un nouvel individu arrivant sur la zone de sélectionner le patch de qualité médiane (bleu) si celui-ci ne comporte aucun compétiteur, que le patch de qualité supérieure pourvu de nombreux compétiteurs. Cependant, même en absence de compétiteurs, le patch de moindre qualité (rouge) présentera moins d'intérêt. En revanche, à un instant B, un nouvel arrivant aura autant d'intérêt à sectionner les trois patches (adapté de Sutherland 1996). La distribution des individus est ainsi dépendante de la densité.

Cette théorie est dénommée **distribution libre idéale** (*Ideal Free Distribution, IFD*, Fretwell & Lucas 1969). Ses quatre assomptions fortes sont que 1) les individus connaissent parfaitement leur environnement (qualité et quantité des ressources), 2) ils cherchent à maximiser leur fitness individuelle, 3) ils sont de même compétitivité et n'interfèrent pas entre eux dans l'acquisition des ressources, 4) la densité fait diminuer le taux d'acquisition individuel des ressources. Le coût du trajet entre les patches doit être identique et les patches accessibles de la même manière. Sous réserve que la population soit limitée par la ressource étudiée et que la valeur reproductive des individus soit proportionnelle à la quantité de ressources disponible, la quantité d'individus sur le site est indicatrice de la qualité du patch. Cette relation linéaire est dénommée **règle d'adéquation à l'habitat**, ou « *habitat matching rule* » (Pulliam & Caraco 1984, Kennedy & Gray 1993). Du fait de ces assomptions très restrictives, l'IFD et l'*habitat matching rule* qui en résulte sont peu réalistes en dehors de cas très particuliers (travail à très petite échelle), mais elles offrent un cadre conceptuel intéressant, et en quelque sorte une hypothèse nulle (Fagen 1987).



1.4.3 Effet de la perte d'habitat sur la distribution des individus

Les phénomènes d'évitements engendrés par la mise en place de nouveaux aménagements constituent une perte d'habitat indirecte : les zones d'habitat perturbé présentent des densités plus faibles qu'attendu au vu des ressources disponibles. Certaines zones peuvent être totalement désertées. La présence d'individus sur ces zones résulte d'un compromis entre l'impact de la proximité de la route sur la fitness individuelle (e.g. perturbation du comportement, densité de prédateurs, risque de collision, disponibilité alimentaire) et nombre de compétiteurs. Tout dépend, pour une espèce donnée, des valeurs seuils à partir desquelles il est plus intéressant pour un individu donné de s'exposer à des risques plus importants pour disposer d'une densité de ressource élevée et/ou d'une faible compétition. La tolérance relative des individus à un type de perturbation va également dépendre des autres perturbations auxquelles il est exposé par ailleurs sur les sites avoisinants. Ainsi, il peut être plus rentable pour les individus d'exploiter un patch sur lequel ils sont soumis à un niveau de perturbation inférieur, si par exemple des habitats voisins plus riches en ressources présentent un risque de prédation très supérieur ; ou, à l'inverse, dans le cadre d'une population de proies dont les prédateurs sont plus sensibles aux perturbations qu'elles, les perturbations et leur portée vont définir une zone refuge pour celles-ci. Enfin, il existe aussi une composante individuelle de la réponse aux impacts de la ligne, qui sera question de la personnalité des individus (Barratt 1997).

Dans le cadre d'une problématique de perte d'habitat, on comprend intuitivement que la destruction des patches d'habitat de meilleure qualité va diminuer la qualité globale du site de façon plus importante que la destruction des patches de moins bonne qualité.

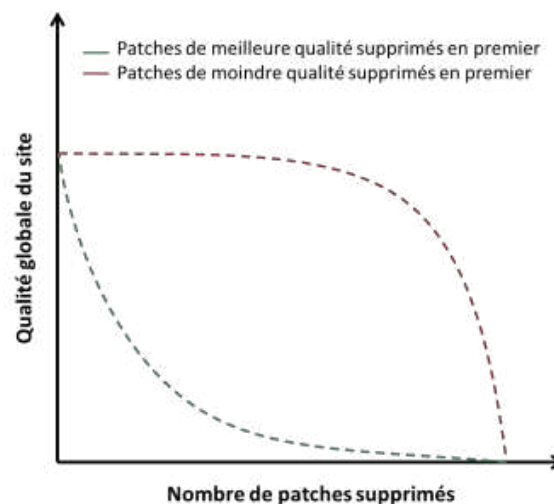


Figure 4 : Effet de la suppression progressive de patches d'habitat sur la qualité globale de l'habitat selon que les meilleurs sont supprimés en premier (courbe verte) ou les moins bons (courbe rouge).

Suite à la destruction d'habitats, les individus des patches détruits vont se déplacer sur les patches restants. Cela risque de mener à un dépassement de la capacité de charge de ces patches. Des mécanismes de régulation, probablement densité-dépendants (émigration, modification des taux de mortalités et natalité), vont alors tendre à rapprocher le système d'un nouvel état d'équilibre.



Il est nécessaire de connaître la capacité de charge des patches d'habitats du site ainsi que la réponse de la population à la destruction (ou diminution de la qualité) des patches d'habitats pour pouvoir prédire les effets de grands projets d'aménagement sur les populations, et ainsi proposer des mesures de compensation éclairées. Ces connaissances sont donc à la base des mesures de mitigation*.

1.5 Éviter, Réduire, Compenser

La prise en compte du respect de la biodiversité dans le cadre des projets d'aménagement fait l'objet d'une réglementation précise au titre de la protection de l'environnement. Cette réglementation demande aux aménageurs* d'estimer localement les impacts de leurs projets sur les écosystèmes locaux afin de les limiter au maximum par la mise en place de **mesures de mitigation***.

La mitigation* ne doit pas être confondue avec la compensation, la seconde n'étant qu'une partie de la première. En effet, il existe trois termes anglais pour le seul terme compensation :

- *Mitigation*, qui désigne la réduction des impacts en général (que ce soit en les évitant, réduisant ou compensant) ;
- *Offset*, qui désigne la mesure en elle-même et les résultats associés attendus ;
- *Compensation*, qui désigne l'action de dédommager. (UICN France 2011).

Dans la procédure européenne, tout aménagement qui peut avoir des effets notables dommageables à l'environnement nécessitant une demande d'autorisation doit faire l'objet d'une expertise environnementale afin d'évaluer son impact (directive 85/337/CCC du 27 juin 1985, dite « Évaluation des Incidences sur l'Environnement » ou EIE) systématique dans le cadre des sites Natura 2000* (directive 92/43/CEE du 21 mai 1992 dite « Habitats »). Plus généralement, elle préconise une réparation en nature des dommages environnementaux touchant un espace naturel et/ou une espèce protégée (directive 2004/35/CE dite « Relative à la Responsabilité Environnementale »).

On parle d'une hiérarchie de la mitigation* (***mitigation hierarchy****), dénommée communément « **séquence ERC*** » (**Éviter, Réduire, Compenser**), qui structure aujourd'hui les démarches d'atténuation des impacts au niveau international. On peut la résumer comme suit : il convient pour l'implantation de tout type de projet de chercher dans un premier temps à éviter au maximum les impacts, puis de réduire le plus possible les impacts résiduels et enfin de proposer et mettre en place des mesures de compensation des impacts réduits. Cette compensation peut prendre de nombreuses formes en termes de mesures concrètes d'ingénierie écologique, de restauration, d'accompagnement, de contractualisation. Il est essentiel que cette hiérarchie de la mitigation* (Éviter, Réduire, Compenser) soit respectée, afin d'éviter une surenchère de la compensation, i.e. il ne faut pas appliquer uniquement des mesures de compensation sans chercher à réduire ou éviter les impacts en amont (e.g. Norton 2008, McKenney & Kiesecker 2010).

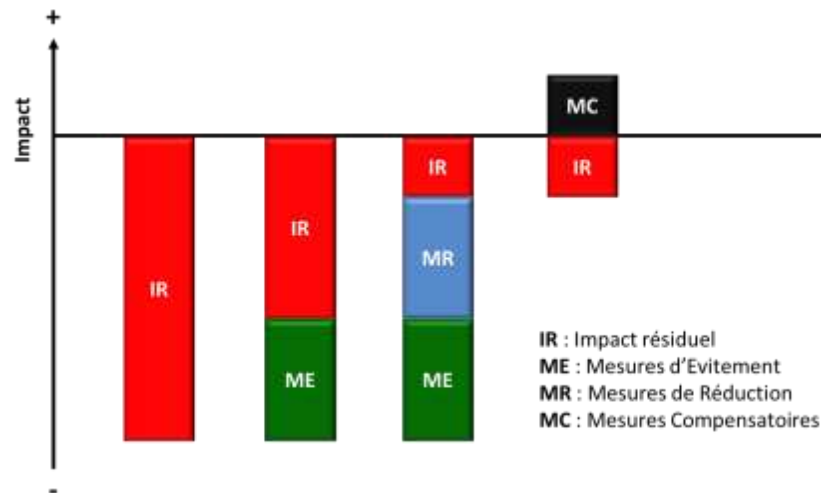


Figure 5 : Illustration de la séquence ERC (adapté de Quétier & Lavorel 2011).

Cette stratégie peut se résumer par le terme anglais « *no net loss* », qu'on peut traduire par « pas de perte nette » (de biodiversité). Ceci nécessite d'arriver à quantifier les impacts, i.e. les modifications spatio-temporelles de peuplement des écosystèmes consécutives au projet. Il faut alors chercher à équilibrer les pertes dues aux projets d'aménagement et les gains engendrés par les mesures compensatoires (Bull et al. 2013). C'est ce qu'on appelle **l'équivalence écologique*** (Quétier et Lavorel 2011).

En cohérence avec la stratégie du « *no net loss* », il est nécessaire de disposer d'un état initial du site pour mesurer les impacts potentiels puis réels. S'il n'est pas possible d'obtenir un état initial du site impacté, un site similaire non impacté peut être utilisé comme référence. Cependant, les milieux peuvent évoluer dans le temps, que ce soit de façon naturelle ou par l'action de l'Homme, il convient à la fois de distinguer ces effets de ceux dû à l'aménagement.

Il existe de plus un autre type d'impacts à prendre en compte, les **impacts cumulés**. La mise en place d'autres aménagements peut à la fois avoir des impacts supplémentaires aux impacts immédiats identifiés, mais également amplifier ces impacts de l'aménagement précédemment identifiés. Par exemple, l'impact cumulé de deux projets peut être supérieur à la somme des impacts des différents projets. Si de futurs projets d'aménagement sont connus a priori, il convient de les prendre en compte dans la réflexion sur les mesures de mitigation* au plus tôt. Il est également nécessaire d'identifier et différencier les impacts respectifs des différents aménagements dans le suivi des mesures compensatoires : l'efficacité de la mise en place des mesures compensatoires d'un projet peut être partiellement masquée par les impacts d'un autre projet. Ceci a pour but de contrôler *a posteriori* la pertinence des mesures établies pour compenser les impacts du projet initial tel que les aménageurs* doivent en faire la preuve.



1.6 Cadre du projet de thèse

L'un des objets de la Biologie de la Conservation est de fournir des données et connaissances permettant de fournir de l'**aide à la décision** (Robinson 2006).

Beaucoup de publications en biologie de la conservation traitent des problématiques de perte d'habitat. Mais il a été par ailleurs souligné que la plupart des publications se basant sur des cas concrets de perturbations ne donnait pas de préconisations pouvant être appliquées sur le terrain (62.5% entre 1998 et 2002), et que seuls 33 % des études avaient réellement débouché sur des applications concrètes (Knight et al. 2008). Seulement 13 % des auteurs qualifiaient les mesures mises en place de « très efficaces ». On parle alors d'un « *knowing-doing gap* », un écart entre les connaissances et la mise en pratique.

Pour être efficaces, les mesures compensatoires doivent être ciblées et évaluées *a posteriori*. La notion de suivi est particulièrement importante. Une partie de l'investissement financier nécessaire aux mesures compensatoires doit donc être dévolue à leur conception, l'évaluation de leur efficacité *a priori*, leur réalisation concrète et l'évaluation de leur efficacité *a posteriori*. Il est essentiel que des protocoles rigoureux et des études scientifiques soient mis en place le plus en amont possible dans le cadre de la réalisation de nouveaux aménagements (Lesbarrerres & Farhig 2012). Cet aspect essentiel de l'évaluation du succès des mesures compensatoires est en plein essor actuellement (Bull et al. 2014). Les structures de franchissement des autoroutes (passages à faunes, ponts-tunnels) ont par exemple fait l'objet de nombreuses études (e.g. McDonald & Saint Clair 2004, Mata et al. 2008, Ascensao & Mira 2007, Ford et al. 2009). Une prise de conscience précoce des enjeux permet une réflexion pertinente sur les choix des mesures à réaliser, leur optimisation et leur efficacité à long terme. La viabilité des populations impactées suite à la mise en place des aménagements et de leur mitigation* est une des mesures fondamentales du succès de la mitigation* (Van der Ree et al. 2007).

Un exemple national notable concerne la population de tortues d'Hermann du massif des Maures (Var), impactée par un projet autoroutier. Elle a pu se maintenir suite à différentes mesures d'accompagnement concertées avec des scientifiques (Guyot & Clobert 1997).

L'étude d'une ou plusieurs espèces indicatrices (cf. Encadré 1) apparaît comme une composante adéquate pour étudier un paysage à différentes échelles et les perturbations qu'il peut subir. Ce type d'analyse, consistant à comparer l'état des sites et leurs fonctionnalités, avant puis après mise en place d'une infrastructure, est répandu en *road ecology**. Dans l'idéal, on applique un protocole de suivi sur les zones impactées et non impactées (contrôle) avant, pendant, puis après travaux. Cette démarche est communément appelée **Before-During-After-Control-Impact (BACI)** pour « témoin avant-après » (Stewart-Oaten et al. 1986). Appliquée sur une espèce, ce type d'approche a été utilisé avec succès (e.g. Outarde barbue en Espagne, Torres et al. 2011).

Le besoin d'expertise scientifique a amené la structure en charge du projet (RFF) à financer, via une Convention CIFRE, des travaux de recherche permettant à terme de mieux estimer les impacts prévisibles et d'affiner les mesures de mitigation* à mettre en place. Cette thèse constitue l'élément principal de ces travaux de recherche.



1.6.1 Le cas d'étude, le Contournement Nîmes-Montpellier (CNM*)

Le Languedoc-Roussillon est une région qui connaît une démographie particulièrement dynamique : entre 1997 et 2007, le nombre d'habitants y a augmenté de 14 %. Cette croissance devrait se poursuivre. 87 % des habitants vivent dans les aires urbaines, également en croissance continue.

Le couloir littoral est un axe majeur de circulation entre la péninsule ibérique et le reste de l'Europe. Les infrastructures terrestres de transports y sont nombreuses et établies depuis longtemps. Il y existe cependant un maillon manquant du réseau ferré à grande vitesse européen : entre Nîmes et Perpignan, les Trains à Grande Vitesse (TGV) circulent sur des voies classiques, à vitesse limitée. La portion Nîmes-Montpellier est particulièrement chargée (une des dix plus chargées de France) avec plus de 183 trains par jour. Le moindre incident sur cette ligne peut engendrer des retards spectaculaires : la ligne se classe parmi les cinq lignes cumulant le plus de retards ces deux dernières années au niveau national (site officiel « qualité transport »), et la moindre interruption stoppe la circulation des trains à grande vitesse et de fret entre l'Espagne et l'Europe entière.



Figure 6 : Réseau à grande vitesse européen et localisation du CNM (adapté de RFF 2014).



Dans un souci de continuité du réseau à grande vitesse à l'échelle européenne et de désengorgement local du trafic, la décision de la construction d'une ligne mixte (TGV & fret) dénommée Contournement Nîmes-Montpellier (CNM*) a été prise dès la fin des années 1990. Suite à différentes études d'impact successives, son tracé a été arrêté et a obtenu sa Déclaration d'Utilité Publique (DUP) en **2005**.

Dans le même temps, on a noté sur cette zone la présence d'espèces patrimoniales, en particulier l'Outarde canepetière, menacée à l'échelle européenne, qui est récemment apparue sur le site et y a vu ses effectifs croître rapidement. À ce titre, la partie gardoise du tracé a bénéficié d'un classement en Zone de Protection Spéciale qui aboutit depuis **2006** (ZPS* « Costière Nîmoise », site FR9112015, dénommée par la suite ZPS*) au titre de la réglementation européenne Natura 2000*.

Les ouvrages de transport de grande ampleur, quelle que soit la reconnaissance de leur utilité publique, font bien souvent l'objet, à l'origine, d'un refus local de la part des riverains (en raison de la crainte de nuisances tels que le bruit, la pollution, et une baisse de la qualité de vie). Ce manque d'acceptation sociale quasi-systématique conduit à construire ces grands ouvrages le plus loin possible des agglomérations. D'un autre côté, beaucoup d'espèces sauvages tolèrent assez mal le voisinage direct avec l'homme et cherchent donc à s'éloigner des fortes concentrations d'infrastructures humaines (e.g. chez les oiseaux Friesen et al. 1995, Marzluff et al. 2001, Rodewald & Bakermans 2006, Rodewald & Shustak 2008). Ainsi, l'Outarde canepetière évite les bâtiments et les infrastructures de transport (Faria & Rabaça 2004, Suarez-Seoane et al. 2002). Il existe donc un fort recouvrement spatial entre la distribution de ces populations et les grands projets d'infrastructure, recouvrement d'autant plus fort quand l'espace est limité ou limitant. C'est très exactement ce qui s'est produit dans le cas qui nous intéresse ici. De plus, il semble assez probable que le fait même de l'existence de ce futur chantier (même au stade projet) ait amené à une certaine forme de spéculation, qui a conduit à l'abandon des terres (notamment viticoles) sur le futur tracé, remplacées par des friches hautement attractives pour les outardes. Ainsi, la population d'outardes a peu à peu augmenté sur l'emprise* même du tracé et ses abords, rendant la compétition pour l'espace non urbanisé encore plus accrue. Enfin, la dichotomie protection de la nature / aménagement rendue possible à l'époque par la séparation du Ministère de l'Environnement de celui de l'Aménagement du Territoire, a amené à une situation paradoxale :

La mise en place d'une Infrastructure Terrestre de Transport (ITT*) de grande envergure dans un espace protégé occupé par une espèce menacée.



1.7 Impact prévisible du Contournement Nîmes-Montpellier

Comme nous l'avons précédemment évoqué, le CNM*, par sa nature d'ouvrage linéaire de grande envergure (plus de 70 kilomètres), va occasionner un fort impact sur l'environnement par destruction et perte d'habitat sur et à proximité de son tracé et par la fragmentation qu'il va occasionner dans le paysage et sur les populations.

À l'aide de la classification *Corine Land Cover* (CLC*) des habitats, 41 habitats naturels ont été identifiés comme impactés par l'ensemble du projet. Il s'agit essentiellement de milieux agricoles (80 %), de bois (9 %) et de garrigues (3 %). Des campagnes de recensement répétées des différents taxons couvrant toutes les saisons ont permis d'identifier plus de 164 espèces animales sur le tracé et ses alentours immédiats (Tableau 1).

Tableau 1 : Répartition par taxon des espèces patrimoniales présentes sur le tracé et sélection d'exemples.

Taxons	Exemples d'espèces
103 oiseaux dont 69 nicheurs parmi lesquels 5 espèces à forts enjeux	Pie-grièche méridionale, Pie-grièche à tête rousse, Alouette calandrelle, Œdicnème criard, Outarde canepetière
13 reptiles	Lézard ocellé, Cistude d'Europe
8 amphibiens	Grenouille de Graf
21 mammifères dont 17 chiroptères	Minioptère de Schreibers, Murin de Capaccini, Grand rhinolophe, Petit murin, Castor d'Europe
2 poissons	Blennie fluviatile, Alose feinte
7 insectes protégés dont 4 libellules, 2 papillons	Cordulie splendide, Gomphe de graslin, Diane, Magicienne dentelée

Les surfaces directement sous l'emprise* actuelle du projet représentent 652,8 ha, celles dont la fonctionnalité est perdue (rupture de continuité, isolement) 30,2 ha et les surfaces perturbées dans un rayon de 400 m de part et d'autre du projet 1886 ha. Par une méthode de calcul basée sur le principe d'équivalence* des habitats mise en œuvre par le bureau d'études environnementales Biotope, les surfaces de mesures compensatoires à mettre en place sont estimées entre 1670 et 2070 ha (chiffrées dans un premier temps (en 2009) à 1140 ha sans cette méthode). De plus, des ouvrages de « transparence » sont prévus tous les 300 m en moyenne le long du tracé, essentiellement à vocation hydraulique, mais aussi 24 passages à petite faune busés et des passages à reptiles aériens sur quelques secteurs clefs.

De nombreux taxons ont ainsi été mis en avant par les études d'impact et pris en compte dans la désignation des mesures de mitigation*. Plusieurs espèces prioritaires en termes de conservations ont été identifiées (notamment espèces inscrites à l'Annexe I de la directive Oiseaux).

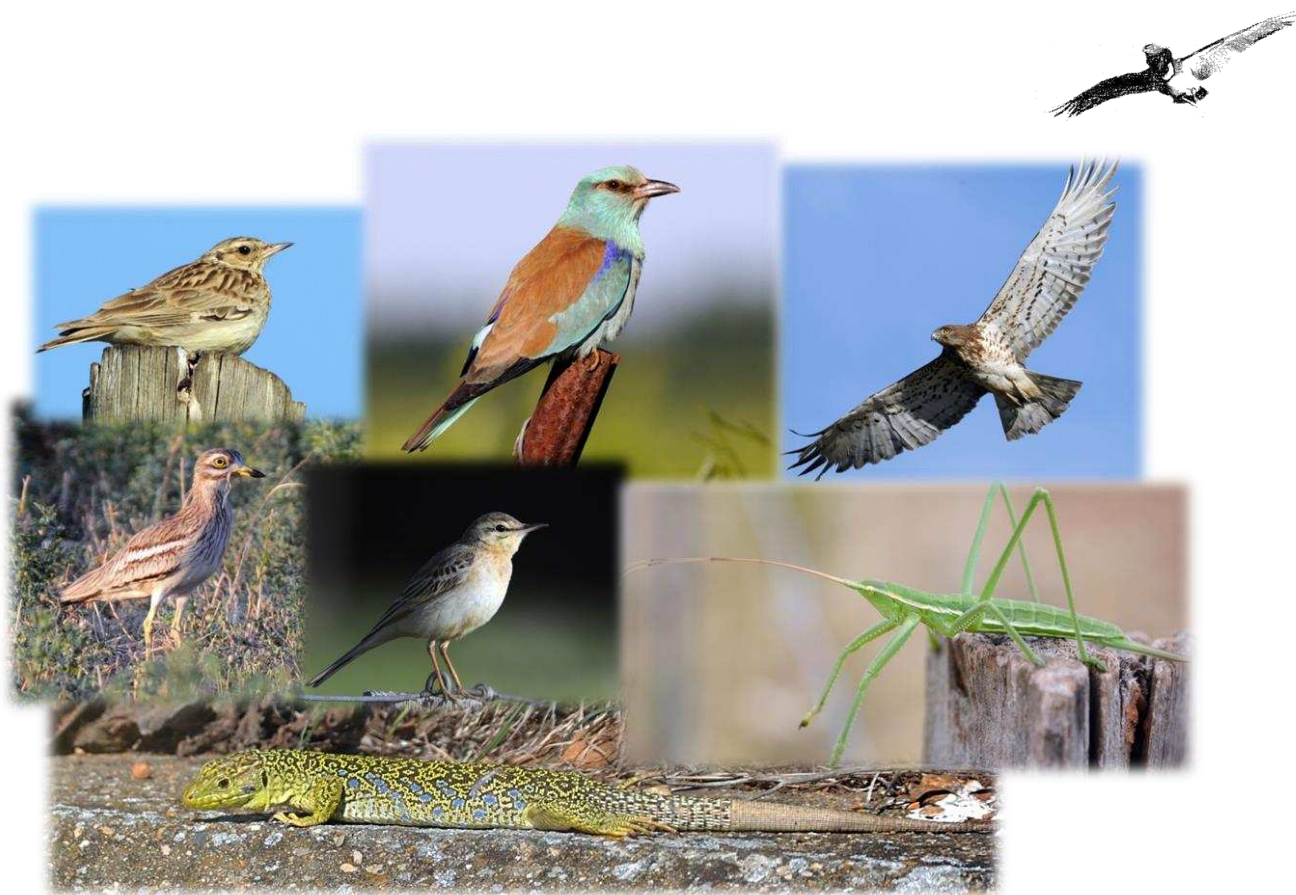


Figure 7 : Quelques illustrations des taxons d'intérêts pris en compte dans les études d'impact.

La ZPS* Costière Nîmoise est un site à enjeux prépondérant de ce tracé. C'est en effet le seul site protégé directement traversé par le projet. Celui-ci comporte plusieurs espèces à fort enjeu patrimonial (Tableau 2).

Tableau 2 : Espèces patrimoniales présentes sur la partie en ZPS du tracé.

Taxons	Espèces
6 oiseaux	Alouette lulu, Œdicnème criard, Outarde canepetière, Pipit rousseline, Circaète Jean-le-Blanc, Rollier d'Europe
1 reptile	Lézard ocellé
1 végétal	Salicaire faux-thésium
1 insecte	Magicienne dentelée

Compte tenu de son caractère d'oiseau emblématique des plaines agricoles et de son niveau de menace élevé à l'échelon européen, l'Outarde canepetière a focalisé une part importante de l'attention en termes de mesure des impacts sur la zone Natura 2000* des Costières de Nîmes.



1.7.1 L'Outarde canepetière, une espèce parapluie

Les oiseaux sont de bons indicateurs des changements environnementaux car ce sont souvent des espèces longévives, hauts placées dans les chaînes trophiques, et parce que leurs suivis sont généralement aisés (Furness & Greenwood 1993). Les oiseaux des paysages agricoles sont le cortège avifaunistique ayant subi le plus important déclin en Europe (Gregory et al. 2005). Actuellement, 83 % des espèces de ce groupe disposent de statuts de conservation défavorables (Birdlife International 2004, Donald et al. 2006). Parmi celles-ci, certaines présentent un intérêt particulier. C'est le cas notamment des outardes, oiseaux steppiques emblématiques des plaines agricoles. Les outardes européennes (Outarde barbut et canepetière) sont des espèces menacées à l'échelle européenne, objets de suivis depuis de nombreuses années (UICN 2012). En France ne subsiste plus comme espèce nicheuse que l'Outarde canepetière. Une dichotomie existe à l'échelon national, entre une population migratrice du Centre Ouest en déclin (-94 % en 20 ans, Jolivet & Bretagnolle 2002) et une population méditerranéenne, sédentaire et en croissance. La densité de la population des Costières de Nîmes dans le Sud de la France est la plus élevée connue à ce jour en Europe.

L'Outarde canepetière utilise des mosaïques d'habitats complexes alternant parcelles hautes et basses, et comportant des fortes disponibilités en arthropodes. Ce faisant, ses besoins en termes d'habitat recoupent ceux d'un grand nombre d'espèces d'intérêt. Une telle espèce est appelée **espèce-parapluie*** (Encadré 1). Cette dénomination se justifie d'autant plus que le cortège d'espèces impactées par le projet dans la ZPS, particulièrement d'espèces d'intérêt, sont des espèces de milieu ouvert (Figure 7 & Tableau 2).

Encadré 1: Espèces parapluie, porte-drapeau, indicatrice ou clef de voûte ?

Divers adjectifs à ne pas confondre sont utilisés pour désigner des espèces faisant l'objet d'un suivi ou d'une communication. Plusieurs de ces termes peuvent s'appliquer à une même espèce, mais ils ont chacun une définition propre.

Une espèce **parapluie** ou **paravent** (*umbrella species*) est une espèce dont les besoins écologiques recouvrent ceux de nombreuses autres espèces. Leur protection et celle de leur habitat profitent à ces autres espèces (Roberge & Angelstam 2004).

Une espèce **porte-drapeau** ou **phare** (*flagship species*) est une espèce dont l'image populaire ou charismatique va être utilisée pour attirer l'attention sur des problématiques de conservation. Elle se rapproche plus du Marketing que de la Biologie de la Conservation (Ducarme et al. 2013).

Une espèce **clé de voûte** (*keystone species*) est une espèce assurant un rôle clef dans le fonctionnement des écosystèmes qu'elle fréquente, et dont la disparition mettrait en péril les fonctionnalités de ces écosystèmes. (Paine 1995).

Une espèce **indicatrice** ou **sentinelle** (*indicator species*) est une espèce dont la présence ou l'évolution des effectifs traduit les fluctuations des conditions environnementales locales (Lindenmayer et al. 2000).



1.7.2 Effets prévisibles de la mise en place du Contournement Nîmes-Montpellier sur la population des Costières

L'Outarde canepetière est impactée, comme d'autres espèces, par les travaux de grandes infrastructures de transport. Cela a déjà été le cas en France avec la construction de l'autoroute A10, et le sera pour la ligne à grande vitesse Poitiers-Bordeaux (LGV* SEA). Sur le secteur d'étude du CNRS de Chizé dans le département des Deux-Sèvres, traversé par l'Autoroute A10, aucune femelle nicheuse n'a été trouvée à moins de 2000 m de l'infrastructure sur des zones autrefois utilisées par l'espèce, tandis que l'effet sur la présence de mâle chanteur porte lui sur 1000 m, sans que les raisons précises de cet évitement ne soient d'ailleurs identifiées (V. Bretagnolle, *comm. pers.*).

La population des Costières présente des enjeux en termes de conservation. Tout comme sa voisine du Centre Ouest, elle est installée dans un paysage agricole dynamique, mais contrairement à cette dernière, son étude ne va pas s'appuyer sur le paradigme des petites populations ou celui des populations en déclin, puisque cette population est actuellement en forte croissance. Par la mise en place de suivis populationnels et individuels, il est possible de suivre en direct l'influence de la mise en place d'une infrastructure de grande taille sur les individus et la population. Des enseignements tirés du fonctionnement de la population des Costière de Nîmes pourraient donc enrichir la réflexion sur l'effet des ITT* sur les populations d'oiseaux présentant des caractéristiques similaires.

Sur un plan plus local, la mise en place de la ligne à grande vitesse (LGV*) va occasionner une perte nette d'habitat. Ce projet d'aménagement va avoir un fort impact sur les écosystèmes locaux, qu'il sera nécessaire de compenser (application de la **séquence ERC***). La mise en place de ces mesures demande l'acquisition de nouvelles connaissances sur le fonctionnement local de cette population.

Ainsi, si l'on peut connaître actuellement son taux de croissance, on ignore la façon dont la mise en place de la LGV* va l'impacter. De la même façon, selon la capacité de charge du milieu, la perte d'habitat occasionnée par la LGV* n'aura pas les mêmes conséquences.

Ces paramètres (r^* , le taux de croissance, et K^* , la capacité de charge) peuvent paraître *a priori* éloignés des préoccupations concrètes des gestionnaires. Rien n'est plus faux. Compte tenu de la réglementation européenne, l'un des objectifs du gestionnaire est de conserver sur la zone après les travaux des effectifs similaires aux effectifs originaux. Ceci nécessite d'identifier les paramètres induisant une croissance positive, afin de les reproduire localement sur des emplacements dédiés (parcelles en acquisition ou en contrats). Si l'habitat favorable disponible ne suffit pas à accueillir l'ensemble des individus, alors la taille de la population pourra être impactée négativement. L'écart local à la capacité de charge va avoir des impacts directs sur le type de stratégie de conservation à mettre en place (Figure 8).

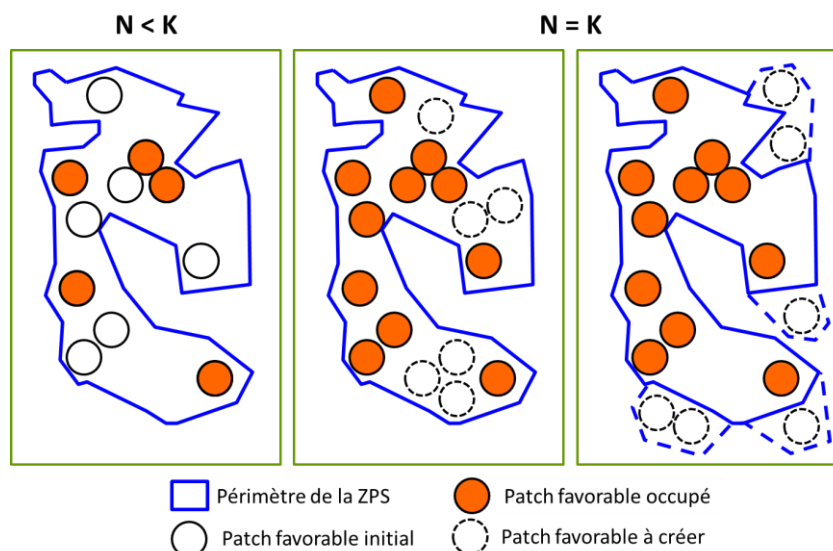


Figure 8 : Stratégies de conservation possibles en fonction de l'écart à la capacité de charge.

Si tous les patches favorables présents sur la zone ne sont pas occupés, une bonne gestion des sites existants pour assurer leur pérennité peut suffire à compenser la perte d'habitat (Figure 8, à gauche). Si au contraire tous les patches favorables sont occupés, il faut alors créer de nouveaux patches favorables. S'il existe localement de l'habitat défavorable à l'espèce cible et dont la transformation ne nuira pas à la dynamique de population d'autres espèces, ces mesures de restauration ou de transformation peuvent être réalisées sur le site (Figure 8, au centre). Si ce n'est pas le cas, la réflexion des gestionnaires doit porter sur la recherche et l'aménagement de sites en connexion avec le site initial (Figure 8, à droite).

1.8 Problématique

La mesure *in natura* du taux de croissance et de la capacité de charge d'une population est extrêmement complexe à obtenir, car cela demande de travailler sur de grandes échelles spatiotemporelles.

En 2006 et 2010, quatre campagnes de recensement de mâles chanteurs sur la zone des Costières de Nîmes ont été réalisées (Desternes & Bretagnolle 2010). Les densités locales ont pu être mesurées et les taux de croissance inter et intra annuels calculés (Figure 9).

Cette première étude de la distribution des mâles chanteurs d'Outarde canepetière a permis de constater une grande hétérogénéité de densités et de taux de croissance locaux. Ceci peut permettre, sur un pas de temps faible, de détailler les paramètres de la croissance locale et, à la même échelle, l'évolution des densités sur une très large gamme. La Costière nîmoise constitue à ce titre un design quasi-expérimental où l'on peut observer de façon synchronique ces phénomènes diachroniques.

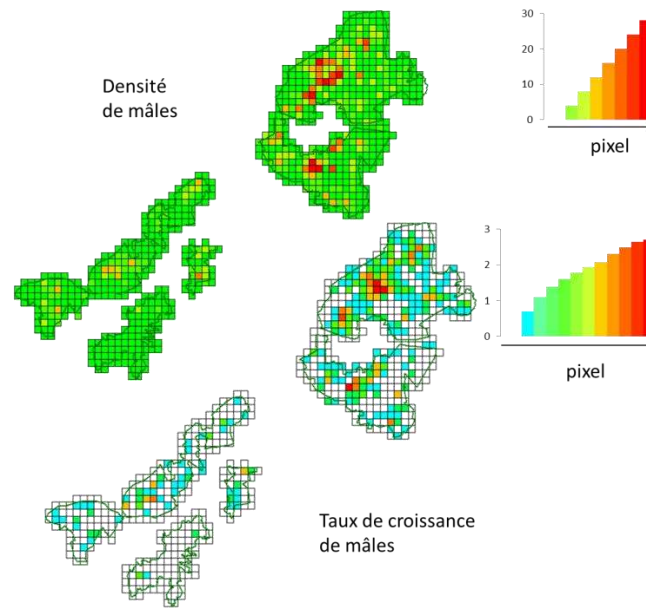


Figure 9 : Représentation schématique de la répartition des individus et des taux de croissance par maille de 500 m*500 m entre les saisons de reproduction 2006 et 2010.

Cette population présentant une phase de croissance exceptionnelle, la question de la régulation et de la limitation des effectifs se pose. La grande disparité des densités permet le postulat suivant : si la capacité de charge K^* est en passe d'être atteinte globalement sur le site, alors c'est déjà localement le cas (i.e., à plus petite échelle). L'étude des patches à très forte densité permettrait alors de définir les mécanismes impliqués dans la limitation de la dynamique de cette population. Notre première question sera la suivante : **la capacité de charge est-elle atteinte ou sur le point de l'être, autant aux échelles locales qu'à celle de la ZPS ?**

Pour y répondre, nous chercherons à modéliser l'évolution des effectifs de la population en fonction du temps, étudierons à plus fine échelle les facteurs expliquant les plus fortes densités et chercherons à évaluer les différents scénarii d'évolution future probables.

La limitation des populations induit des phénomènes de régulation. À ce titre, les paramètres de l'habitat (environnement) et la présence de conspécifiques (comportement) conditionnent la présence et la densité de chaque sexe au court du temps, avec des effets différents en fonction de l'échelle. La maîtrise de ces paramètres est une clef essentielle à toute procédure de modification de l'habitat dans une perspective de conservation. Spatialiser et mesurer les variations de taux de croissance permettraient de diriger les mesures à mettre en place afin de conserver une dynamique de croissance positive.

Ce sera l'objet de notre seconde question : **quels paramètres impliquent localement un taux de croissance positif ?**

Nous proposons d'étudier cette question via une approche complète mêlant larges et fines échelles spatiales et prenant en compte l'influence du comportement chez les deux sexes. À ce jour, aucune étude aussi complète n'a pu être réalisée sur cette espèce.



Matériel & méthodes





2. Matériel & méthodes

2.1 Zone d'étude

2.1.1 La Costière

Notre étude porte sur un site Natura 2000* classé en Zone de Protection Spéciale (ZPS*), subdivisé en 7 îlots pour une surface totale de 13 500 ha, avec une longueur maximale de 40 km pour une largeur moyenne de 10 km. La ZPS* Costière Nîmoise (dite également Costières nîmoises ou Costières de Nîmes) est à cheval sur deux ensembles géographiques : le plateau des Costières d'une part, la plaine de la Vistrenque d'autre part. Le terme Costières vient de l'Occitan « *coustiera* » qui désigne un revers caillouteux dominant une plaine. Le horst des Costières est un plateau argilo-sableux enrichi pas les dépôts du Rhône qui oscille entre 40 et 140 m d'altitude. Il se caractérise par la présence d'un sol de galets siliceux sur les anciennes terrasses alluviales appelé Grès. Celui-ci à la propriété d'emmagasinier la chaleur le jour pour la restituer la nuit. De plus, le climat est typique de la zone méditerranéenne, avec des étés chauds (23,7°C en Juillet en moyenne), des hivers doux (6,3°C en Janvier) et un niveau de précipitation élevé (761mm/an) (données de la station météorologique de Nîmes de 1961 à 1990). C'est pourquoi l'essentiel du plateau est dédié à la culture de la vigne sous l'AOC* « Costières de Nîmes », considérée comme un vignoble de la Vallée du Rhône au sens large.

2.1.2 Un axe de transport majeur

C'est la vallée du Rhône qui va former la limite Est du plateau et de la ZPS*, à partir des communes de Meynes au Nord, Jonquières-Saint-Vincent à l'Est et Bellegarde au Sud. La limite Nord est constituée par les premiers contreforts des Cévennes et l'autoroute A9 qui les longe, de Meynes à Gallargues-le-Montueux en passant par Nîmes.

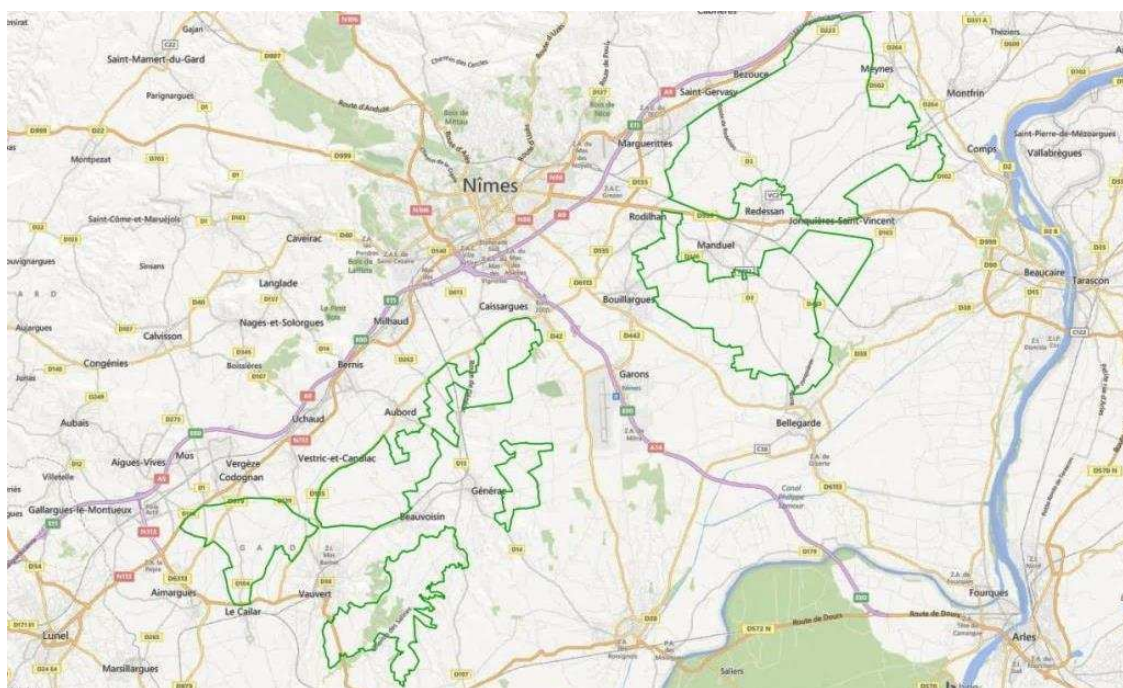


Figure 10 : Emplacement de la ZPS Costière Nîmoise (en contours verts) vis-à-vis des autoroutes (en violet), routes 2 x 2 voies (en jaune large) et voies ferrées (en gris).



La Vistrenque est la plaine alluviale à l'Ouest de Nîmes. La limite Ouest de la ZPS* au sein de la Vistrenque est constituée par la Basse Plaine du Vidourle, qui sert également de frontière administrative entre les départements du Gard (30) et de l'Hérault (34). Cette limite s'étend de Gallargues-le-Montueux au Nord à la commune de Vauvert au Sud. La Costière constituait déjà un couloir important de circulation à l'époque romaine : à l'époque, la Via Domitia (-118 avant Jésus Christ) reliant les Alpes aux Pyrénées était un axe majeur de circulation. Cette voie est elle-même perpendiculaire au tracé de la voie Regordane, axe de transhumance préhistorique, puis voie de communication aux époques romaine puis carolingienne, reliant les Cévennes au port de Saint-Gilles.

2.1.3 Un paysage agricole dynamique

Ces deux paysages ont été profondément transformés par l'agriculture. Les forêts mixtes de chênes verts originelles du plateau des Costières ont été mises en culture, phénomène accéléré par la mise en place de canaux d'irrigation à partir des années 1950. La plaine de la Vistrenque initialement marécageuse a fait l'objet de nombreux drainages.

L'activité agricole est prédominante sur le territoire de la ZPS*, avec une Surface Agricole Utile (SAU) qui représente aujourd'hui 75 % de la surface totale. Ce paysage à dominante agricole se présente comme une mosaïque de cultures alternant avec des parcelles en friches. La taille médiane des parcelles est de 1,09 ha (de 0,01 à 36,32 ha, n = 8012 parcelles). Dans le détail, l'assolement complet de la zone (2012) est dominé par les vignes (36 % de la surface, dont 23 % de vignes à sol nu), devant les friches herbacées (24 %), puis les vergers (10 %), céréales et pâtures (7,5 % chacun), bâtis (5 %), maraîchages (4 %), luzernes (2 %), bois (2 %) et labours (2 %).

En plus de l'AOC* « Costières de Nîmes » précédemment évoquée, les 24 communes recouvertes par la ZPS* comptent également 3 autres AOC* (Huile d'olive de Nîmes, Taureau de Camargue, Pélardon) et une IGP* (Riz de Camargue). Si les activités agricoles liées à ces appellations ne sont pas majoritaires, elles rendent compte du dynamisme du secteur agricole et ont des conséquences directes sur les pratiques agricoles via des chartes. D'importantes campagnes d'arrachage des vignes ont en effet eu lieu au cours des années 90, accompagnées de déprise agricole notamment imputable à l'annonce d'un premier projet de tracé d'une nouvelle ligne de train à grande vitesse. Un certain nombre de terrains situés sur le fuseau ont été laissés à l'abandon. Ce ne sont pas les seuls projets d'aménagement sur la zone. Ces dernières années ont vu s'accélérer l'urbanisation, la création de parcs photovoltaïques et les Zones d'Aménagements Concertées (ZAC) proposées par chaque commune.

Lorsque ces projets se sont accompagnés d'abandon des terres, ils ont pu créer ainsi des friches favorables à l'installation des outardes.



2.2 Modèle d'étude

2.2.1 Description

L'Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*, L.) est le seul représentant de la famille des otididés nichant encore en France. D'une masse approchant le kilogramme et d'une envergure d'environ 1m, l'Outarde effectue un vol très battu et soutenu, d'une vitesse moyenne de 50 à 70 km/h (données issues de balises posées en Poitou-Charentes).



Figure 11 : Femelle (à gauche) et mâle (à droite) en plumage nuptial.

On note un dimorphisme sexuel marqué entre mâles et femelles en période de reproduction. Le mâle présente un collier noir et blanc caractéristique, une tête plus arrondie et un manteau plus uni que la femelle (Figure 11). La coloration générale de la femelle est unie et beaucoup plus mimétique (Figure 11). Autre particularité du mâle, dès la seconde année la quatrième rémige primaire de l'aile présente une échancrure produisant un sifflement lors du vol. Ce sifflement est parfois pris à tort pour une vocalisation. On retiendra enfin que les motifs du collier du mâle sont différents d'un individu à l'autre (Arroyo & Bretagnolle 1999) et qu'ils sont conservés d'une saison de reproduction à l'autre (Jiguet & Ollivier 2002). L'acquisition du plumage adulte demande deux ans. Le cas des mâles de deuxième année est plus délicat : sans collier blanc, ils arborent un plumage quasiment identique aux femelles, mais les motifs des couvertures primaires sont plus réguliers, formant des stries parallèles sur les ailes, le cou est plus fort.

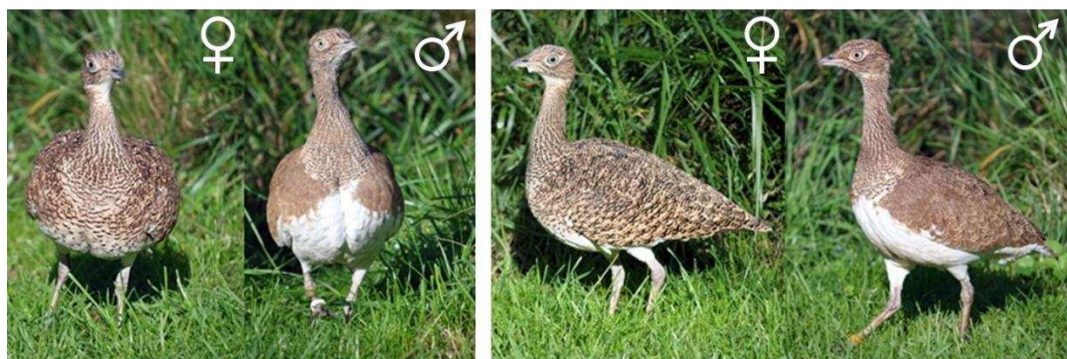


Figure 12: Femelle et mâle en plumage hivernal de face (à gauche) et de profil (à droite).



En période d'hivernage, les différences s'estompent, mais les mâles adultes conservent un cou plus fort, une nette démarcation entre le blanc du ventre et la poitrine, et un manteau uni (Figure 12). Le plumage des femelles n'évolue pas, les motifs du manteau sont plus marqués que pour celui des mâles et on n'observe pas de limite nette entre le ventre blanc et la poitrine. Les jeunes de l'année, lors de leur premier hiver, ont un plumage semblable aux femelles sans limite nette entre la poitrine et le ventre, les motifs des couvertures primaires sont très réguliers, formant des stries parallèles sur les ailes.

2.2.2 Cycle annuel

Contrairement à la population du Centre Ouest de la France, essentiellement migratrice, les outardes des populations méditerranéennes sont sédentaires. Elles sont grégaires la plus grande partie de l'année (Figure 13). En hiver, les groupes comptent régulièrement plusieurs centaines d'individus (jusqu'à 1067 ensemble le 5 janvier 2012, G. Monchaux, *comm. pers.*). Dès la fin Mars, les mâles commencent à muer et acquérir leur plumage nuptial. Ils gagnent ensuite leurs places de chant et débutent les parades en Avril. Les parades cessent généralement vers la fin Juin. Durant cette période, les mâles sont vindicatifs entre eux et envers les femelles. Vers la fin de la période de reproduction, les mâles se regroupent pour muer courant Juillet, puis rejoignent les femelles et les jeunes de l'année avant de reconstituer les groupes hivernaux.

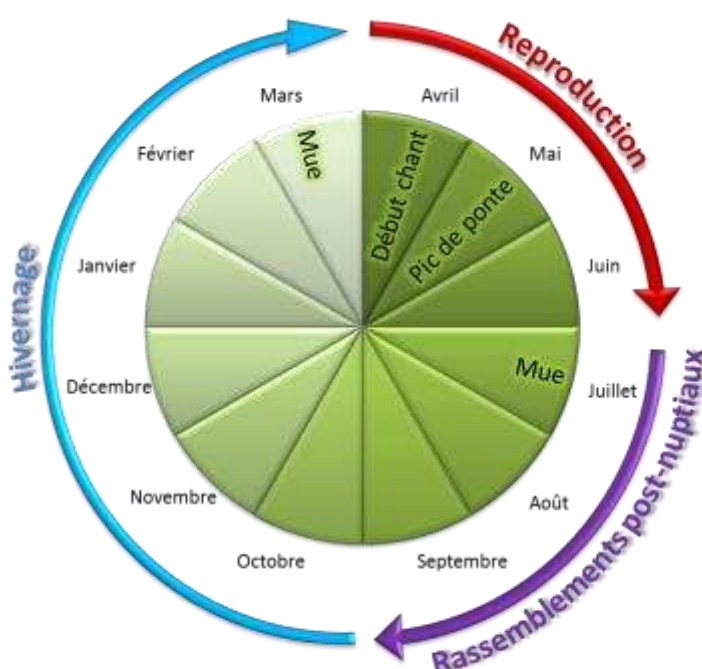


Figure 13 : Cycle biologique annuel de l'Outarde canepetière.



2.2.3 Système de reproduction

L'Outarde canepetière présente un système d'appariement polygyne de type lek éclaté (Jiguet et al. 2000). Un lek se caractérise par une concentration de mâles en parade que les femelles visitent et parmi lesquels elles sélectionnent les mâles avec lesquels s'apparier.

Chez l'Outarde canepetière, les mâles occupent de petits territoires agrégés et peuvent interagir jusqu'à 300-400m de distance. Les individus présentent des stratégies différentes : une unique place de chant, plusieurs places rapprochées ou des déplacements d'un lek à l'autre (Jiguet & Bretagnolle 2001, obs. pers.).

Leur chant est un craquement bref et sonore qui porte à plusieurs centaines de mètres et permet de les repérer de loin. Ce chant accompagne trois types de parade. La plus simple consiste en un piétinement semblable à un roulement de tambour puis l'individu lance la tête en arrière en émettant le fameux craquement. Le second type de parade est appelée parade sifflée : en plus des éléments précédents, le mâle, au moment de lancer la tête en arrière pour produire son chant, va produire trois rapides battements d'ailes, tout en gardant les pieds au sol. Cette parade va à la fois rajouter un stimulus visuel, l'ouverture brève des ailes produisant un « flash » blanc repérable de loin, et sonore, l'échancrure de la quatrième rémige primaire produisant un sifflement lors du battement d'ailes. Le dernier type de parade est le plus spectaculaire : lors du chant, le mâle bondit grâce à ses pattes puissantes et produit trois battements d'ailes sonores et visuels. Il peut atteindre une hauteur d'un mètre environ (Figure 14).



Figure 14 : Vue séquentielle d'un saut de parade.

Le second type de parade est généralement observé tôt le matin ou tard le soir lorsque la luminosité est faible. Le lien entre l'intensité lumineuse et le type de parade a été étudié en Crau : le second type de parade aurait une vocation essentiellement acoustique mais également visuelle à courte portée, tandis que la parade sautée serait à l'inverse plus « visuelle » qu'« acoustique », permettant à l'individu de s'élever au-dessus de la hauteur moyenne de la végétation (Schulz 1987). Ce dernier type de parade est plus volontiers observé lorsque qu'une femelle est dans les parages.



Les femelles vont partager leur période de reproduction en trois phases. Dans un premier temps, elles vont visiter les leks à la recherche de partenaires avec qui s'accoupler. À cette occasion, la compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles étant élevée, on peut observer de véritables phénomènes de harcèlement des femelles par les mâles : il n'est pas rare de voir des femelles en vol poursuivies par plus de 6 ou 8 mâles. Dans un second temps, elles vont chercher un lieu pour nicher. L'Outarde niche au sol, dans une légère dépression non aménagée. Les femelles vont pondre entre 2 et 5 œufs verts de taille comparable à des œufs de poule, qu'elles vont couvrir pendant 21 jours (Figure 15). En cas de destruction de la première ponte, la femelle peut produire jusqu'à deux pontes de remplacement : ceci peut expliquer l'observation de femelles non suivies de poussins (ou *pulli*) à proximité des leks plus tard en saison de reproduction.



Figure 15 : Aspect typique d'un nid avec ponte et poussin de quelques jours.

Les jeunes sont nidifuges, et leur élevage constitue pour les femelles la troisième étape de leur période de reproduction (Figure 15). Ils peuvent voler dès 4 semaines et atteignent la taille d'une femelle adulte au bout de 6 à 8 semaines (Figure 16).

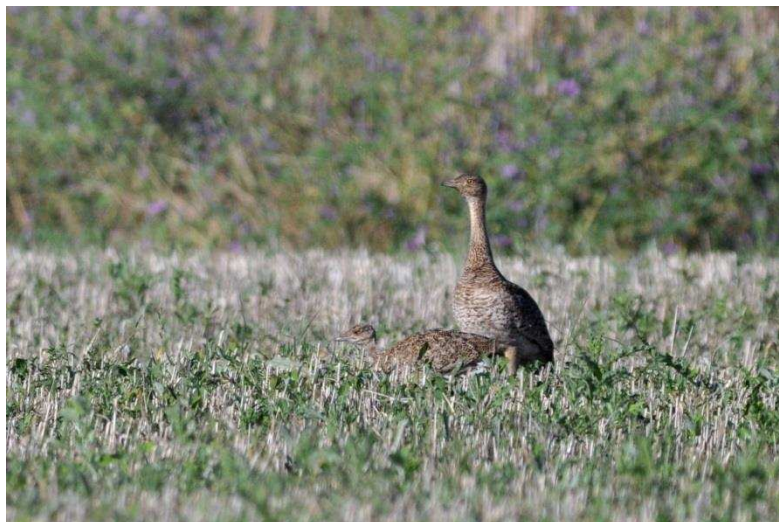


Figure 16 : Élevage des jeunes, femelle et *pullus* de 4 semaines.



2.2.4 Régime alimentaire

Tout au long de l'année, les outardes ont un régime alimentaire essentiellement herbivore et folivore. En période de reproduction s'y ajoute une forte proportion d'invertébrés, au moins chez les femelles et les jeunes (qui eux sont strictement insectivores). Les arthropodes sont essentiels à l'élevage des jeunes : dans les 4 premières semaines de leur existence, il leur faut en ingérer environ 200 par jour, essentiellement des coléoptères et orthoptères (Jiguet 2002). Des récoltes de fientes en période de reproduction et en période de rassemblements post-nuptiaux ont été réalisées lors de notre étude afin d'analyser plus en détail le type de ressources effectivement utilisées par les outardes en Costière Nîmoise. Leur analyse par *bar-coding*, une technologie qui permet d'identifier les signatures ADN des fragments retrouvés, est en cours.

2.2.5 Habitat

Originairement oiseau des milieux steppiques, on retrouve aujourd'hui l'Outarde dans les milieux agricoles extensifs en Europe. Elle affectionne les zones comportant des prairies sèches et présentant une forte hétérogénéité. Là encore, il y a une ségrégation saisonnière : en période d'hivernage les groupes d'outardes utilisent des grandes parcelles de végétation préférentiellement légumineuse (luzerne, colza) et basse. De la sorte, elles peuvent disposer d'une ressource abondante tout en limitant le risque de prédation par la taille du groupe et de la parcelle.



Figure 17 : Rassemblement sur une luzernière en fin d'hivernage.

En période de reproduction, les mâles vont sélectionner des occupations des sols basses, afin que leur parade porte le plus loin possible, que ce soit de façon sonore ou visuelle. De leur côté, les femelles vont préférer des parcelles à la végétation plus haute afin de dissimuler leur présence et leur nid aux prédateurs et aux mâles. Elles auront tendance à sélectionner des parcelles riches en orthoptères afin d'assurer l'élevage des jeunes.

Ainsi, un paysage présentant une succession de parcelles hautes et basses, riches en ressources alimentaires, sera optimal pour que les deux sexes y trouvent des habitats favorables contigus et s'y reproduisent.



2.2.6 Répartition et menaces

À l'origine répandue de la Russie à l'Afrique du Nord, l'Outarde canepetière était présente dans presque tous les pays d'Europe occidentale. Les populations russes et kazakhes hivernant en Azerbaïdjan, Turkménistan, Géorgie, et Ouzbékistan principalement semblent en hausse (Mischenko 2004), mais peu d'études existent sur ces populations. Leurs effectifs même sont mal connus, il existerait au moins 17 000 individus recensés dans la seule province russe d'Orenbourg (Antonchikov *in litt.* 2012). L'Outarde canepetière a connu un déclin spectaculaire dans la seconde moitié du XX^{ème} siècle. Elle ne subsiste plus aujourd'hui que dans 4 pays européens : le Portugal, l'Espagne, la France et l'Italie (Sardaigne). La péninsule ibérique à elle seule comprend la majeure partie de la population Ouest Européenne. En France, le déclin a atteint 94 % pour la population migratrice du Centre-Ouest entre 1975 et 2000 (Jolivet & Bretagnolle 2002).

Ce déclin global de la population Ouest européenne est imputable à la modernisation de l'agriculture. La mécanisation conduit à la destruction des nids et des femelles lors de la fauche, l'augmentation des pesticides diminue la ressource en invertébrés, les remembrements* suppriment les mosaïques paysagères favorables à l'espèce (Bretagnolle et al. 2011, Inchausti & Bretagnolle 2005).

Encadré 2 : L'ampleur du déclin de la population Ouest européenne

Depuis le début du XX^{ème} siècle, l'espèce s'est éteinte en Algérie, en Tunisie, en Turquie, en Allemagne, en Grande Bretagne, en Autriche, en Pologne, en Slovaquie, en Hongrie, en Moldavie, au Monténégro, en Serbie, en Grèce, en Roumanie, en Bulgarie. Les dernières populations du Maroc sont quasiment éteintes tandis qu'elle a récemment disparu d'Italie continentale (pas d'observations depuis 2007, A. Santangeli, *comm. pers.*).

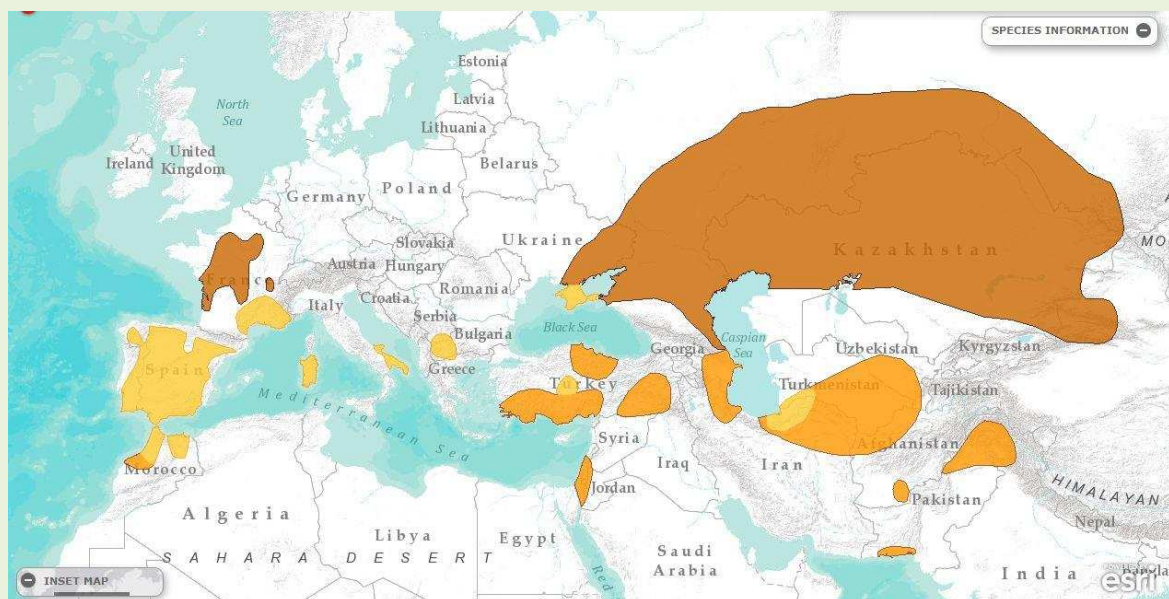


Figure 18 : Aire actuelle de répartition de l'espèce (du plus sombre au plus clair : zones utilisées en reproduction uniquement, en hiver uniquement, toute l'année) (source : UICN 2014).



2.2.7 Protection et études

L'Outarde canepetière est reconnue quasi menacée à l'échelle européenne et fait l'objet d'une protection dans tous les pays de l'Union Européenne. Comme les trois espèces d'outardes présentes en Europe, elle est inscrite à l'annexe I de la directive du 30 novembre 2009 dite directive « Oiseaux » (2009/147/CE). L'article 2 de cette directive impose aux États membres de maintenir les populations de toutes les espèces d'oiseaux à un niveau satisfaisant.

Transposé en droit français, l'Article L411.1 du Code de l'Environnement précise que la destruction de spécimens d'espèces protégées (de faune ou de flore) - y compris la destruction, l'altération ou la dégradation du milieu particulier à ces espèces – est interdite.

L'Outarde canepetière figure d'autre part parmi les espèces de vertébrés protégées menacées d'extinction et dont l'aire de répartition excède le territoire d'un département (Arrêté Ministériel du 9 juillet 1999). Les conditions de demande et d'instruction des dérogations (article L. 411-2 du Code de l'Environnement) portant sur ces espèces sont fixées par l'arrêté du 19 février 2007. Ce dernier précise que des dérogations ne peuvent être accordées qu'après avis du Conseil National de la Protection de la Nature (article 3) et qu'elles ne peuvent être accordées que par le Ministre de l'Écologie (article 5).

En France, plusieurs programmes nationaux ont été successivement mis en place afin de la protéger et d'améliorer l'état des populations. Ils passent notamment, dans le cadre de Plans Nationaux d'Action (Figure 19), par des comptages nationaux tous les 4 ans (2004, 2008, 2012).

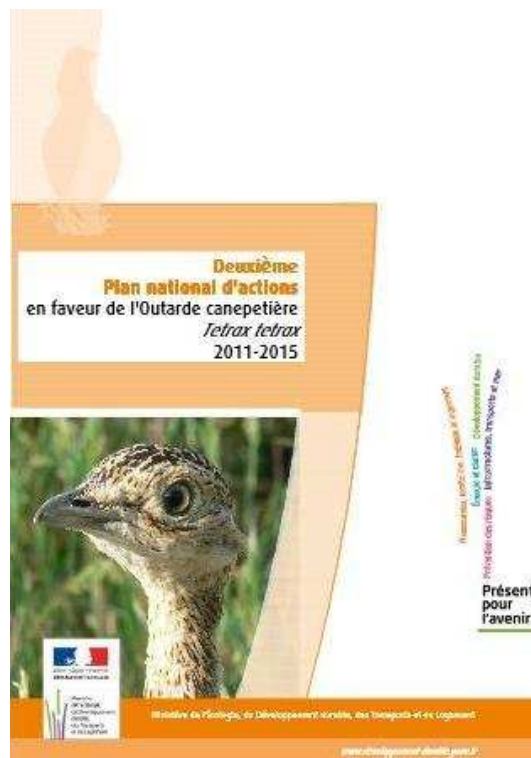


Figure 19 : Page de garde du Plan National d'Action 2011-2015 (source : MEDDTL).



3. Méthodes d'étude :

3.1 Dénombrements par la méthode des transects

3.1.1 Échantillonnage des transects

Un recensement répété des individus sur la zone devrait permettre de constater l'évolution des densités et la présence de saturation locale. Les mâles ayant un comportement particulièrement détectable à la fois visuellement mais surtout auditivement, une procédure classique de recensement par points d'écoute à rythme régulier a été mise en place. Elle sera dénommée ici méthode des transects.

L'étude de la distribution des individus sur la zone d'étude complète (ZPS* et quelques noyaux de population annexe en bordure, Figure 20) a été réalisée par points d'écoutes répartis le long de transects.

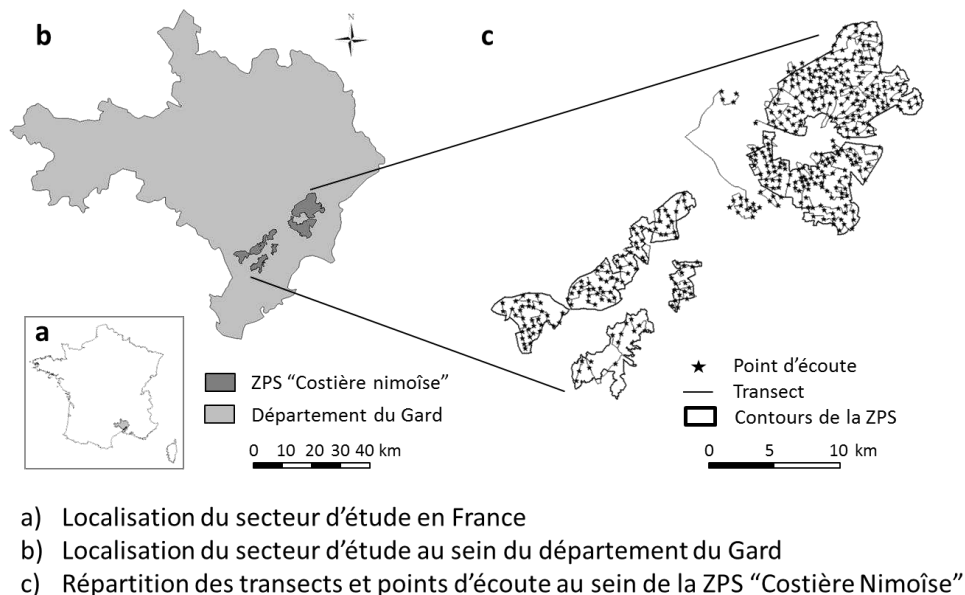


Figure 20 : Répartition des transects et points d'écoute dans et autour de la ZPS.

La technique des points d'écoute est une technique classique d'Indice Ponctuel d'Abondance (IPA). Elle est généralement utilisée pour procéder à un échantillonnage de la zone. Dans notre cas, les points ont été répartis de façon à couvrir l'ensemble de la zone dans l'objectif d'obtenir un recensement quasiment exhaustif. Chaque observateur dispose pour chaque point d'écoute d'une carte représentant une vue aérienne précise du point et de la zone alentour sur laquelle il note la position la plus précise possible qu'il peut estimer pour chaque individu. Il indique s'il s'agit d'un individu vu ou entendu, ainsi que le degré de précision (localise à la parcelle près ou non). Si des femelles sont contactées, elles sont également notées. Au point suivant, l'observateur dispose d'une nouvelle carte sur laquelle il note de nouveau tous les individus entendus et leur localisation. L'observateur ne livre aucune interprétation. Ainsi, certains individus peuvent être comptabilisés plusieurs fois depuis des points d'écoute différents.



Dans le cadre de cette thèse et en partenariat technique avec les géomaticiens du Bureau d'Étude Biotopie (S. Grizard et J. Cornet), une méthode automatisée d'élimination des doubles comptages a été mise au point. Elle est réalisée sur un logiciel de SIG* (Système d'Information Géographique) une fois toutes les localisations brutes des feuilles de terrain informatisées. Cette méthode est restrictive : en cas de doute, les doublons sont supprimés, de sorte que l'effectif final obtenu soit un effectif minimum, sans altérer la distribution des points.

421 points d'écoutes ont été choisis, le long de chemins carrossables qui maillent la zone. Les points sont distants de 500 m en moyenne, ce qui correspond à la portée du chant d'un mâle. Sur certaines zones à très forte densité, la distance de 500 mètres est trop large pour obtenir un recensement efficace, les points ont donc été disposés tous les 300 mètres. Les points d'écoute ont été regroupés en 25 transects.

Chaque transect doit être réalisé en voiture, soit le matin soit le soir, dans les deux heures suivant le lever du jour ou précédant son coucher. Cette période correspond au pic de chant des mâles (Jiguet & Bretagnolle 2001). Afin de ne pas perturber l'écoute des observateurs et de ne pas modifier l'activité des mâles, les comptages ne sont réalisés que dans des conditions standardisées de météo : vent inférieur à 20 km/h, absence de pluie. Les transects sont réalisés en voiture par des experts ornithologues connaissant l'espèce. Chaque point d'écoute démarre 30 secondes après l'extinction du moteur et dure 5 minutes. Ce temps est extensible à 10 dans le cas d'une forte densité d'individus délicats à localiser avec précision. Les 25 transects doivent être réalisés sur une période maximum de 15 jours afin de donner une représentation fiable et figée de la distribution sans influencer le nombre de doubles comptages.

3 campagnes ont été réalisées en 2010, 4 en 2011, 1 en 2012 et 1 en 2013. Les campagnes intra-annuelles visent à identifier le pic de chant et un éventuel changement de la distribution au cours de la saison de reproduction. Les campagnes inter-annuelles sont réalisées au pic de chant, estimé à la mi-mai.

3.2 Dénombrements par la méthode des quadrats

Pour obtenir des données fines et un compromis correct entre précision de l'échantillonnage et taille totale dudit échantillonnage dans un temps restreint, une méthode de recensement par quadrats a été mise en place.



3.2.1 Caractéristiques du quadrat :

L'occupation des sols est divisée en 19 catégories. Des regroupements ont dû être faits pour les analyses par quadrat (

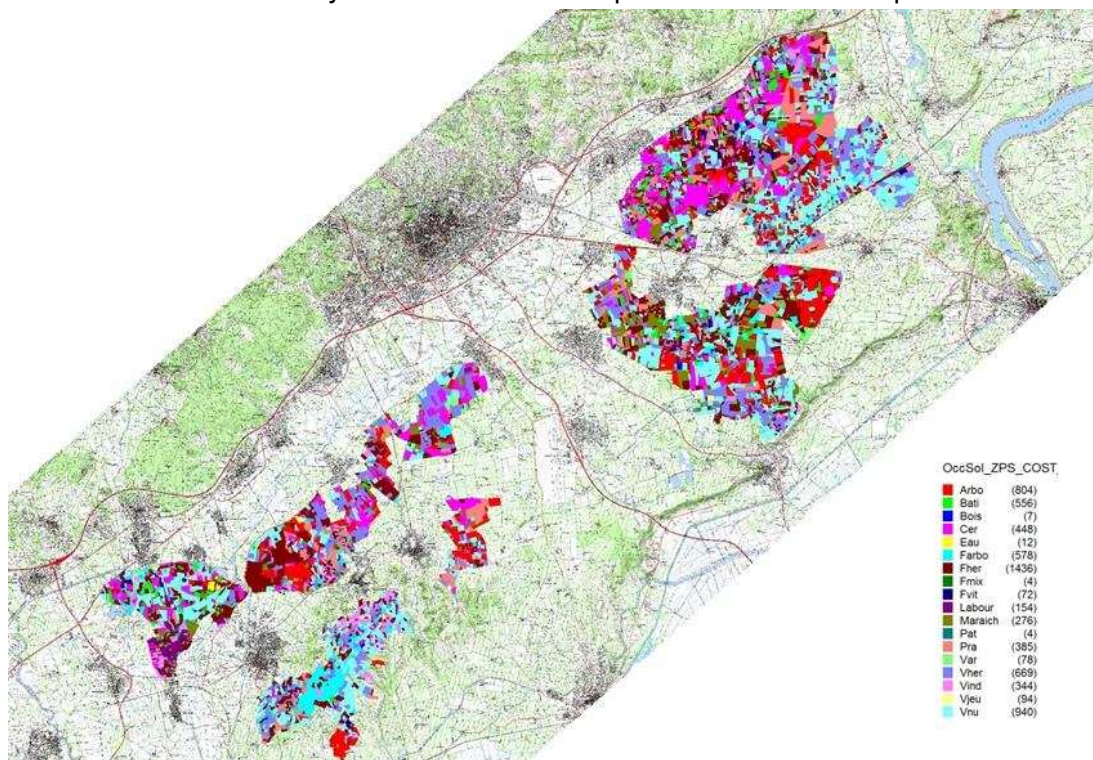


Figure 23 : Diversité des occupations des sols en Costière.

Ensuite, un contrôle sur le terrain de l'occupation des sols de chaque parcelle est réalisé, qui permet de corriger le contour exact de chaque parcelle et de lui associer un des 19 types d'occupation des sols répertoriés dans la grille suivante (Tableau 3).

Tableau 3), en fonction du caractère annuel des cultures (céréales, maraîchages ou prairies artificielles) ou semi permanent (luzernes, prairies permanentes, pâtures), de l'engagement des parcelles en mesures agroenvironnementales (MAE*), ou de la présence d'éléments ligneux (vignes, vergers).

Du fait de la déprise agricole, il y a de nombreuses friches dans la zone, dont certaines sont colonisées par les arbres. Elles sont nommées friches mixtes par la suite lorsque les ligneux représentent moins de 20 % de la surface, puis friches arborées quand la surface colonisée est supérieure à 20 %. Certaines catégories n'ont pas été échantillonnées lors des protocoles de quadrats car elles ne sont pas utilisées par les femelles pour nicher : soit le couvert végétal y est insuffisant ou inexistant (vignes à sol nu, vignes jeunes, labours, maraîchages), soit elles ne représentent pas un habitat stable dans le temps et une surface très faible sur l'ensemble de la zone (vignes arrachées, labours, maraîchages), soit elles sont des structures nettement défavorables aux outardes dans leur ensemble (bâtiments, canaux, boisements). Ainsi, 10 catégories d'occupation des sols ont été retenues (Tableau 3), ce qui représente 8 500 ha (62 % de la surface de la ZPS*). À noter que l'occupation des



sols de l'ensemble de la ZPS* est restée relativement constante entre les années en 2011 et 2012 (*Paired T-test*, $t = 0,69$, $df = 11$, $p\text{-value} = 0,50$).

La hauteur de la végétation dans les quadrats est mesurée en 5 classes de hauteur : 0 à 10cm, 10 à 30 cm, 30 à 50 cm, 50 à 70 cm et plus de 70 cm, par une estimation en pourcentage par classe (par contrôle visuel, avec une précision d'environ 10 %). Deux mesures sont effectuées par deux observateurs différents pour chaque quadrat, la moyenne des résultats de ces deux mesures par catégorie est utilisée pour les analyses.

Un indice de la disponibilité alimentaire a été obtenu à partir de l'abondance en orthoptères, dont le recensement peut se faire de façon rapide et simple et qui constituent une ressource clef pour l'élevage des jeunes (Jiguet et al. 2002, Bretagnolle et al. 2011). Pour chaque quadrat, l'observateur central de la ligne de battue compte les orthoptères sautant sur une largeur de 1 m (50 cm de part et d'autre de son transect de 100 m de long), ce qu'on peut directement convertir en une densité d'orthoptère par mètre carré pour chaque quadrat (Figure 22).

3.2.2 Échantillonnage des quadrats

Alors que les mâles sont faciles à recenser, les femelles sont notoirement plus délicates à détecter visuellement et ne produisent pas de chant à l'instar des mâles. L'étude de leur sélection d'habitat passe donc par d'autres méthodes de comptage, en l'occurrence basées sur l'envol des individus. 582 quadrats ont été sélectionnés aléatoirement dans les 10 catégories d'occupation des sols retenues pour cette méthode (Figure 21) de sorte à obtenir minimum 30 quadrats pour chaque sous-catégorie d'occupation des sols ; quelle que soit la surface représentée par cette catégorie. La fonction aléatoire est un utilitaire du logiciel de SIG* utilisé. Chaque quadrat est réalisé dans une seule parcelle (aucun quadrat ne recouvre de parcelles différentes) et ne comporte qu'un seul type d'occupation des sols. Dans certains cas, malgré une vérification préalable en début de saison, le quadrat initialement visé n'a pu être réalisé (12% des quadrats, $n=65$) en raison de changements de l'occupation des sols, de restriction de l'accès ou de la présence de troupeaux la plupart du temps. Ledit quadrat a alors été remplacé par le quadrat d'habitat favorable le plus proche. La taille moyenne des parcelles prospectées est de 3 ha (de 0,30 à 36,3 ha) et celle des quadrats de 0,87 ha (de 0,3 à 3,81 ha) la variabilité des surfaces prospectées s'expliquant essentiellement par la forme des parcelles.

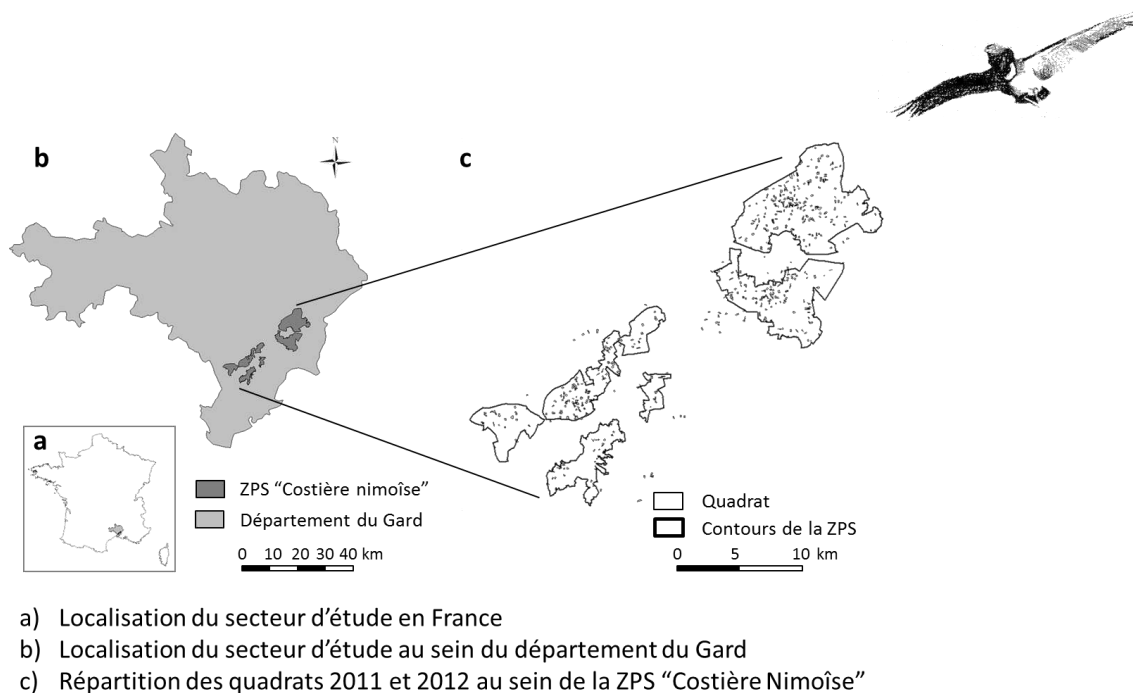


Figure 21 : Localisation des quadrats (n=622).

Chaque quadrat est prospecté par 5 observateurs alignés côte à côte à 10 m de distance, prospectant la parcelle par 2 transects de 50 m consécutifs dans un sens puis dans l'autre (afin de prospecter une longueur de 100 m lorsque le quadrat fait bien 1 ha, cf. Figure 22). Afin d'éviter les traces olfactives dans la parcelle à proximité des nids, qui pourraient guider les prédateurs (chiens, renards, fouines), chaque observateur porte des bottes en caoutchouc. La vitesse de prospection est élevée afin de limiter autant que possible la durée de la perturbation, et reste uniforme afin d'assurer un taux de détection constant. Dès qu'une outarde s'envole, la localisation précise de son point d'envol est enregistrée à l'aide d'un GPS (Garmin ©), tandis que son âge et son sexe sont déterminés par les deux ornithologues expérimentés présents respectivement à chaque bout de la ligne à l'aide d'une paire de jumelles d'un grossissement de 10.

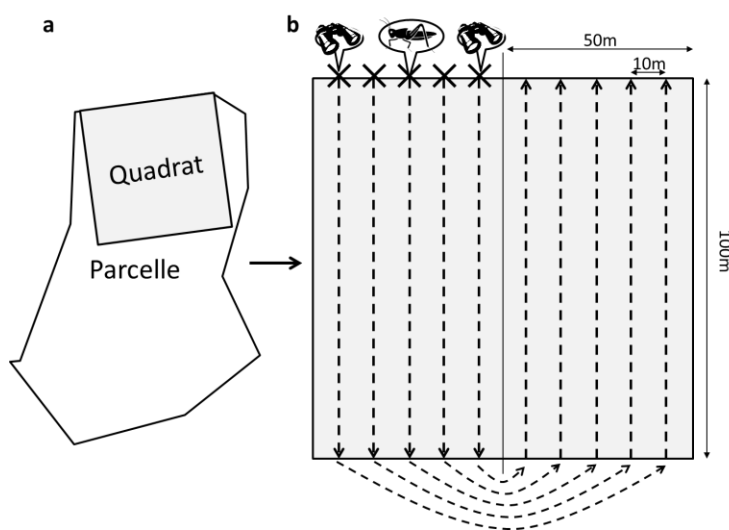


Figure 22: Principe des quadrats a) localisation d'un quadrat au sein d'une parcelle, b) parcours des 5 observateurs (croix) par 5 transects (parcours en pointillés). Les experts ornithologues sont figurés par des jumelles, le compteur d'insectes par un criquet.



Afin d'éviter les doubles comptages, les oiseaux s'envolant sont suivis jusqu'à s'assurer qu'ils ne se sont pas reposés dans le quadrat prospecté. Pour les mêmes raisons, les quadrats prospectés une journée donnée sont distants de plus d'un kilomètre afin que les oiseaux comptabilisés sur un quadrat n'aillent pas se poser dans un second quadrat prospecté le même jour. La prospection des quadrats a lieu de 7 h à 12 h dans la matinée et de 15 h à 20 h l'après-midi afin d'éviter que les pontes ou les nichées potentiellement découvertes soient exposées au rayonnement vertical du soleil aux heures les plus chaudes de la journée. Les prospections se font avec des conditions standardisées de météo, les jours de fort mistral et de pluie sont évités afin d'assurer un taux de détection répétable et de limiter les risques pour les œufs et les poussins. Le nombre total de quadrats prospectés est similaire en 2011 (292 quadrats) et en 2012 (290 quadrats). Ils ont été prospectés entre le 12 mai et le 21 juin 2011, et entre le 23 mai et le 22 juin 2012 pendant la période de nidification des femelles.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R, version 3.0.2 (R Core Team, 2014). Dans tous les modèles, la date relative (en jours Jullien) a été testée en linéaire et en quadratique. Toutes les variables ont été standardisées afin d'autoriser les comparaisons multiples.

3.3 Relevé de l'occupation des sols

L'occupation des sols (ou assolement) de la totalité de la ZPS* (ca. 13 500 ha et > 8 500 parcelles) a été relevée chaque année (2010 à 2014) (Figure 23). Un premier travail de cartographie est réalisé afin de dessiner le contour des parcelles sur un logiciel de SIG* à l'aide de photographies aériennes et vues satellitaires.

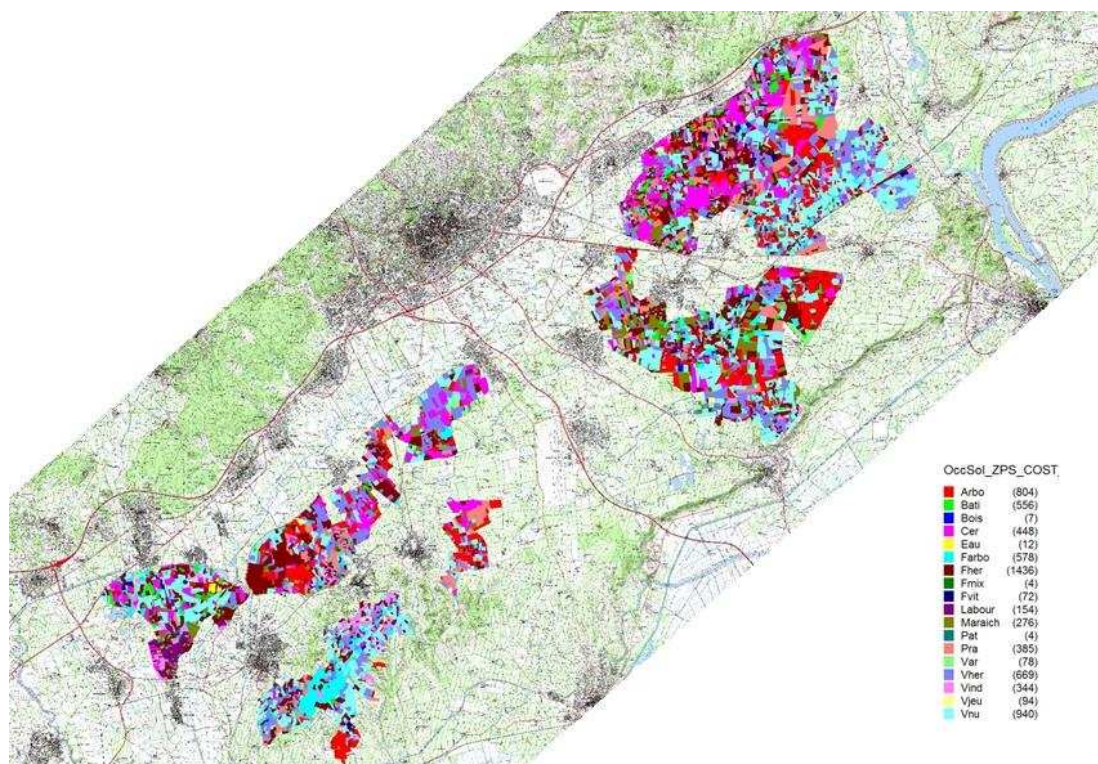


Figure 23 : Diversité des occupations des sols en Costière.



Ensuite, un contrôle sur le terrain de l'occupation des sols de chaque parcelle est réalisé, qui permet de corriger le contour exact de chaque parcelle et de lui associer un des 19 types d'occupation des sols répertoriés dans la grille suivante (Tableau 3).

Tableau 3 : Catégories d'occupation des sols.

Catégorie	Définition	Catégorie échantillonnée	Catégorie pour quadrats	Effectif
Vignes sol nus	Traitement chimique ou mécanique entre les rangs	-	Cultures ligneuses	-
Vignes enherbées	Pas de traitement chimique ou mécanique entre les rangs (sauf fauche ponctuelle)	Oui		30
Arboricultures	Abricotiers, cerisiers, pêchers et oliviers essentiellement	Oui		12
Vignes arrachées	Ceps arrachés, exportés ou entassés	-	Friches hautes	-
Friches viticoles	Vignes abandonnées	Oui		28
Friches mixtes	Friches comportant des ligneux sur moins de 20 % de leur surface	Oui		31
Friches arborées	Friches comportant des ligneux sur plus de 20 % de leur surface	Oui		29
Friches herbacées	Jachères et friches sans ligneux	Oui	Friches herbacées	256
Pâtures	Prairies naturelles pluriannuelles pâturées par les ovins, bovins ou équins	Oui	Prairies	59
Prairies	Prairies artificielles annuelles	Oui		40
Luzernes	Implantées au moins pour 5 ans	Oui		47
Céréales	Annuelles	Oui		17
Vignes jeunes	Vignes inférieures à 1m de haut	-	Cultures basses	-
Maraîchages	Essentiellement cultures de melons, de courgettes et de salades	-		-
Labour	Étape entre deux cultures successives	-		-
Boisements	Garrigue originelle ou vergers abandonnés	-	Défavorable	-
Bâti	Bâtiments usités ou abandonnés, à vocation d'habitation ou agricole (i.e. serres)	-		-
Eau	Canaux et étangs	-		-
Indéterminé (<1 %)	Parcelles inaccessibles ou dont l'utilisation n'est pas connue	-	-	-

Suite à ces relevés, l'occupation des sols est numérisée en intégralité.



3.4 Captures

Les captures ont ainsi été réalisées dans le cadre administratif d'un programme de recherche approuvé et déposé auprès du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), programme dont le détenteur est V. Bretagnolle. À ce titre, tous les individus capturés ont été équipés d'une bague métallique à un tarse fournie par le Muséum et disposant chacune d'un code alphanumérique individuel. Ces bagues permettent une identification individuelle « en main » (en cas de recapture ou de découverte du cadavre). Afin de pouvoir identifier les individus à distance sans les perturber (en les observant à distance à l'aide de longue-vue ou jumelles), les individus sont également équipés d'une bague plastique colorée sur chacun des tibias. La combinaison des deux bagues colorées est unique.



Figure 24 : Individu avec équipement de suivi complet (bagues colorées aux tarse, bague métal au tibia droit, émetteur VHF sur le dos).

Les captures ont eu lieu en 2012 et 2013. Les captures réalisées pour le protocole de suivi télémétriques ont été réalisées sur des rassemblements hivernaux (à l'exception d'une capture incidente de femelle en 2013), tandis que celles du programme d'équipement Argos-GPS* ont été réalisées sur des mâles chanteurs.

Les outardes sont capturées à l'aide de lacets en nylon disposés en lignes. Les boucles de nylon sont équipées d'un nœud coulant et disposées au sol dans la végétation de façon à capturer les individus par les pattes. Le mode de déplacement en alimentation des outardes exclut la capture accidentelle des individus par le cou. Afin d'éviter tout traumatisme musculaire, tous les pièges sont équipés de deux amortisseurs de choc en caoutchouc disposés entre les lacets et les points d'ancrage de la ligne. Ces pièges sont fixés au sol à l'aide de fers à béton enfoncés à la masse et dont l'extrémité dépassant faiblement du sol (5 cm maximum) est rendue inoffensive par la mise en place d'un petit cairn de galets arrondis.



Ainsi, aucun oiseau capturé ne peut accidentellement s'empaler sur le dispositif. Le total du dispositif est placé en hivernage dans des parcelles utilisées pour l'alimentation (luzerne et friches), et en période de reproduction à proximité des places de chant de mâles.

Sitôt un individu pris au piège, l'opérateur en charge des captures intervient et place l'oiseau dans un carton spécialement adapté à la contention d'animaux vivants. L'oiseau est ensuite pesé et mesuré (aile pliée, tarse, bec). Chacun est photographié afin de relever la coloration de l'iris et les motifs du plumage, variables d'un individu à l'autre (Arroyo & Bretagnolle 1999). La balise (adaptée en fonction du protocole, VHF* ou Argos*) est ensuite disposée sur le dos de l'individu et fixée à l'aide d'un harnais en Téflon (ruban tubulaire, Bally Ribbon Mills) spécialement adapté à la morphologie de l'individu. Ces manipulations sont réalisées par deux personnes spécialement formées à cet effet, et ne doivent pas excéder 20 minutes, voire 10 minutes dans l'idéal, afin de limiter le risque de développement de myopathie chez cette espèce particulièrement sujette au stress (Marco et al. 2006, Ponjoan et al. 2008).



Figure 25 : Mâle équipé d'une balise Argos-GPS solaire (à gauche) ou d'un émetteur VHF (à droite).

Au total, 43 individus ont été capturés et équipés, 32 mâles adultes, 4 mâles immatures et 7 femelles adultes. 8 mâles adultes ont été capturés en 2012 et 24 en 2013. On n'a relevé aucune différence significative de longueur d'aile, de tarse ou de bec entre les années (2012 ou 2013), les saisons (reproduction ou hivernage), le sexe (mâle ou femelle) ou l'âge (mâle adulte ou immature). Concernant la masse des mâles adultes, il n'y a pas de différence entre les deux années ($t = 2,14$, $p\text{-value} = 0,06$), mais ceux-ci sont plus lourds en période d'hivernage qu'en période de reproduction (respectivement 932,82 g et 881,00 g en moyenne, $t = 2,29$, $p\text{-value} = 0,03$). D'autre part, en période d'hivernage, les mâles adultes sont significativement plus lourds que les femelles (843,57 g en moyenne, $t = 2,87$, $p\text{-value} = 0,01$) et que les mâles immatures (767,50 g, $t = 5,42$, $p\text{-value} < 0,01$). Il n'y a pas non plus de différence entre les femelles adultes et les mâles immatures ($t = 2,18$, $p\text{-value} = 0,06$).



3.5 Suivi télémétrique

Cette méthode permet d'établir un profil de l'utilisation des habitats par les individus sur l'ensemble du cycle annuel (Wolff 2004). Entre avril 2012 et juin 2013, 27 outardes ont été équipées d'un émetteur UHF de 22,2 g. On a cherché à les localiser 3 fois par semaine en période de reproduction. La détection se fait la plupart du temps au sol à l'aide d'un équipement de télémétrie (ou radio-tracking) constitué d'un récepteur HF (récepteur de type Sika, Biotrack Ltd.), d'une antenne omnidirectionnelle fixée sur le toit du véhicule avec parfois une antenne directionnelle en complément fixée sur le toit, dans les zones de prospection rase de très grande surface (Figure 26). Lors des recherches, le véhicule effectue des déplacements à faible allure sur l'ensemble de la ZPS*. Compte tenu de la portée moyenne des émetteurs (1 à 2 kilomètres au sol en conditions optimales) et de la nature du terrain, nous avons adopté une logique de déplacement permettant d'assurer une probabilité de détection des animaux tous les kilomètres carrés.



Figure 26 : Aperçu des prospections au sol (cliché de droite © D. Auclair).

Lorsque le signal d'un individu est perçu par le récepteur et l'antenne omnidirectionnelle, la direction (azimut) des émetteurs est ensuite déterminée au moyen d'une antenne directionnelle de type Yagi-Uda (Figure 26). La position des émetteurs a été déterminée par triangulation* avec un minimum de deux azimuts (White & Garrott, 1990, cf. Encadré 3, p 59). La position des individus est immédiatement saisie dans un logiciel de SIG* grâce à un micro-ordinateur portable. Les caractéristiques de la parcelle utilisée par l'individu sont également notées, ainsi que des éléments de comportements si le cas se présente (présence et nombre de conspécifiques, interactions éventuelles).



Encadré 3 : Les méthodes de suivi individuel d'oiseaux équipés

Triangulation :

Lorsqu'un signal est détecté de façon suffisante pour en estimer la direction, un premier azimuth est fixé. On cherche ensuite à en tirer un second le plus perpendiculaire possible. L'émetteur se situe théoriquement à l'intersection des deux azimuths. Dans la réalité, de nombreux effets de barrières, d'amplification ou de parasites perturbent les signaux, on opère généralement un minimum de 3 azimuths afin de s'assurer de la localisation de l'émetteur.

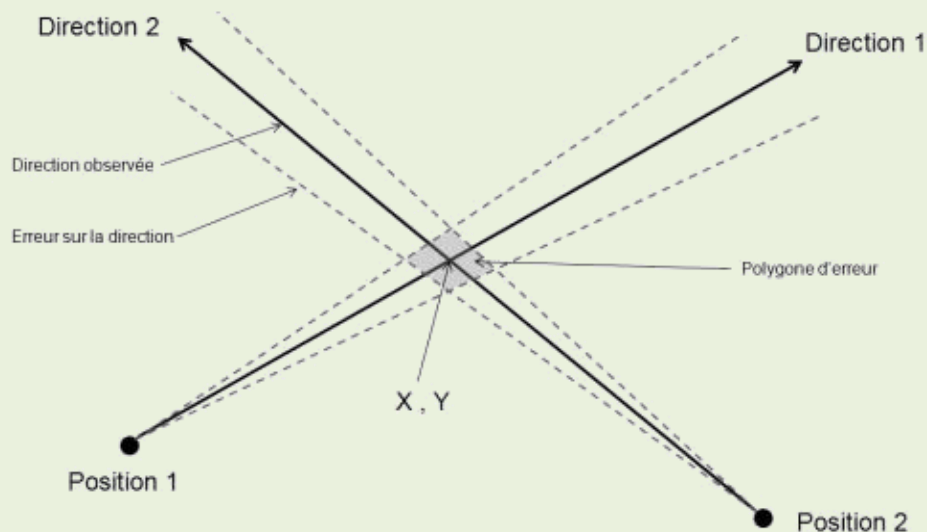


Figure 27 : Principe de triangulation, localisation de l'individu et polygone d'erreur associé en X, Y.

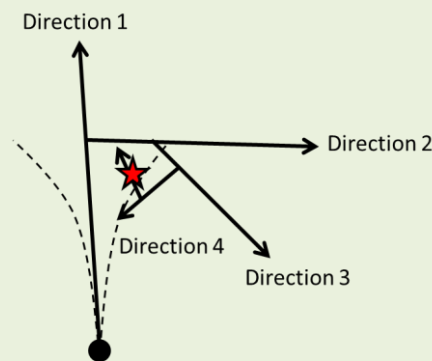
On peut considérer chaque direction obtenue (azimut) comme une estimation assortie d'une erreur et d'un écart-type avec un intervalle de confiance de 95 % (Blanc 1996). L'intersection de ces intervalles d'erreur sur la direction délimite un polygone d'erreur dont l'aire est fonction de plusieurs variables : la variance autour de la direction, la distance entre les sites de réception et la source émettrice, l'angle d'intersection des différentes directions pour une même localisation et l'intervalle de temps entre le tracé des directions (Springer 1979) (Figure 27). La diminution du polygone d'erreur demande de faire un compromis entre les différentes variables. Pour ce faire, l'intervalle de temps entre les déterminations d'azimuts pour un même émetteur et la distance émetteur/antenne ont été réduits le plus possible.

Dans le cadre de notre travail, nous avons cherché à ramener les angles d'intersection des différentes directions successivement déterminées à des valeurs le plus proche possible de 90° (Blanc 1996). Le seuil d'acceptation de l'erreur commise dépend des objectifs de l'étude menée (Blanc 1996). Les objectifs de notre étude ont demandé une précision permettant de déterminer la parcelle utilisée, soit des précisions moyennes de l'ordre de la dizaine de mètres.



Homing :

Cette technique consiste à suivre le signal pour en maximiser l'intensité



Dans les faits, il s'agit de progresser selon une première direction pour percevoir une première fois le signal, puis à changer successivement de direction pour maximiser toujours le signal et finalement passer à l'aplomb de l'émetteur.

En sus des localisations au sol, des survols aériens ont été réalisés afin de retrouver des individus non détectés sur la zone d'étude et ses abords immédiats. Les prospections aériennes ont été réalisées à l'aide d'un appareil ULM de type pendulaire. La portée des émetteurs en vol est de plus de 10 kilomètres dans les bonnes conditions. Du fait de sa vitesse réduite, de ses faibles altitudes et de sa maniabilité, ce type d'appareil permet une détection à la parcelle des individus détectés en croisant méthode de homing* et triangulation* (Encadré 3). Lorsqu'un individu est localisé, sa position est relevée à l'aide d'un GPS à main (Garmin ©).

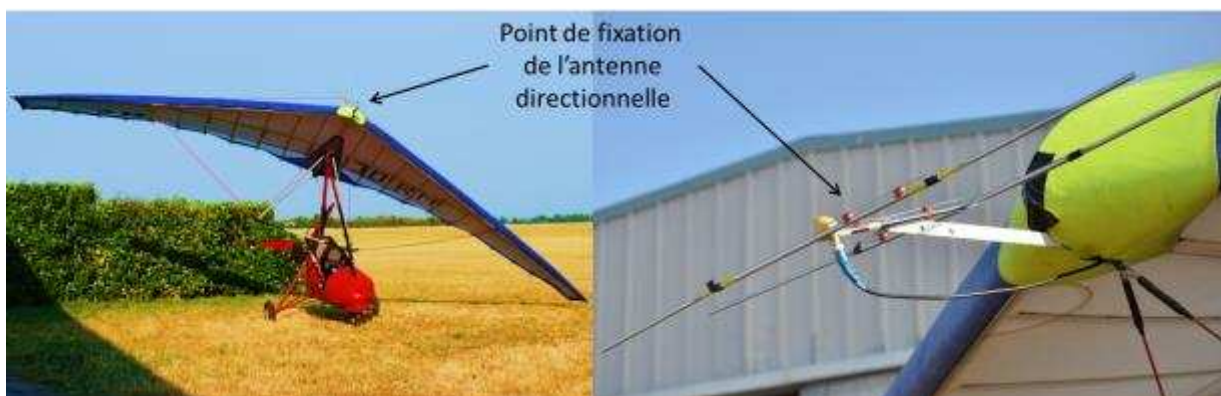


Figure 28 : ULM équipé pour le suivi télémétrique.

Des survols aériens ont été réalisés en début et fin de saison de reproduction afin de relocaliser des individus écartés de la zone. Ils ont permis de couvrir de façon efficace les habitats favorables de la Basse Plaine du Vidourle (34) jusqu'aux environs de l'aérodrome d'Eyguières (13).



3.6 Suivi Argos

3.6.1 Contexte

Si l'utilisation de la télémétrie à l'aide d'émetteurs VHF est pertinente dans le cadre d'une zone d'étude régulièrement suivie, elle connaît un certain nombre de limites.

Elle demande un matériel de coût relativement faible, peu de frais lorsque la prospection se fait au sol. Cependant, elle demande beaucoup de temps et de moyens humains, ainsi qu'un kilométrage cumulé de prospection élevé. Des individus très mobiles ou possédant de fortes capacités de dispersion peuvent s'installer hors des zones suivies et n'être pas retrouvés. L'engagement de recherches aériennes pour retrouver ces individus représente un coût non négligeable. La précision et l'abondance de données dépend uniquement de l'effort de prospection, donc proportionnelle au temps passé, aux moyens humains et financiers mis en œuvre.

Les mâles d'outardes sont philopatriques et globalement fidèles à leur(s) place(s) de chant (Jiguet & Ollivier 2002), on s'attend donc à ce que des mâles paradant sur le tracé du futur aménagement y reviennent l'année suivante. Localement, l'extension d'un lotissement en 2008 sur une zone de lek au sein de la ZPS* a permis de constater le retour des mâles chanteurs en période de reproduction sur la zone. Les individus ont été observés durant la période de chantier paradant à proximité des engins de terrassement et dans les délaissés, avant de progressivement disparaître de l'emprise* du chantier (observations de membres de l'association Nacicca 2008).

En complément des suivis annuels réalisés à l'échelle de la population de la ZPS*, qui vont permettre de suivre les effets de la mise en place de l'aménagement à large échelle, les travaux sont l'occasion unique de suivre en temps réel le comportement des mâles confrontés à la mise en place de la LGV*. Pour ce faire, compte tenu de l'absence de pronostic possible sur le devenir de ces individus, un dispositif de suivi individuel automatisé est plus approprié.

3.6.2 Acquisition et transfert des données

Notre choix s'est porté sur un type d'équipement ayant déjà fait ses preuves sur l'Outarde canepetière, notamment en Espagne, des balises couplant un module GPS* et un émetteur Argos*. Ces balises sont beaucoup plus onéreuses que des émetteurs VHF* classiques, mais ne demandent pas de suivi sur le terrain. En revanche, la transmission et le traitement des données occasionnent des frais d'abonnement par mois et par balise, qui sont fonction du rythme d'acquisition. Dans notre cas, la transmission des données Argos* se fait tous les 5 jours sur 2 tranches horaires de 6h.

Nous avons configuré le module GPS* de sorte à relever 6 positions par jour : 2 positions en début et fin de période d'activité maximale le matin, 2 le soir de la même façon, 1 position à la mi-journée et 1 position au milieu de la nuit. Ainsi, nous disposons de 4 positions en période d'activité maximale et de 2 positions en période d'activité réduite.



La batterie de la balise est alimentée par un panneau solaire d'une durée de vie estimée à 3 ans en moyenne, mais souvent plus longue (Santi MANOSA, *comm. pers.*). En fonction de l'ensoleillement et du niveau de batterie, le module réduit de façon autonome le nombre de positions acquises chaque jour afin de préserver le fonctionnement à long terme de l'équipement.

Les plateformes Argos* émettent automatiquement des signaux haute-fréquence (401.650 MHz +/- 30 kHz) selon le rythme établi par les utilisateurs (donc ici tous les 5 jours). Ces messages permettent à la fois une localisation Argos* (calculée par effet Doppler), mais aussi l'envoi de données enregistrées par des modules couplés à l'émetteur Argos*. C'est le cas du module GPS* intégré dans nos balises. Ainsi, à chaque transmission vers le satellite, les messages envoyés contiennent une localisation Argos* (de faible précision) et les relevés GPS* stockés dans le module correspondant. Ces signaux sont perçus par un ensemble de 8 satellites héliosynchrones. Ceux-ci retransmettent en temps quasiment réel les messages reçus à un réseau d'antennes d'une cinquantaine de stations qui couvrent l'ensemble de la planète. Des stations, les messages sont envoyés à deux centres de traitement (Washington aux USA et Toulouse en France) qui traitent le signal et procèdent aux calculs des localisations. Celles-ci sont alors transmises à l'utilisateur via internet.

De la sorte, nous obtenons tous les 5 jours l'ensemble des positions saisies par le GPS* et une position Argos* pour chacun des émetteurs.

3.6.3 Caractéristiques techniques

Nous avons retenu les modèles PTT-100 Solar Argos/GPS (Microwave Telemetry Inc.), d'une masse de 22 g, ce qui représente moins de 3 % de la masse des individus équipés (cf. 3.4). Leurs dimensions sont similaires aux émetteurs VHF (64 x 23 x 16,5 mm). La précision des localisations enregistrées par le module GPS* est de +/- 18 m.

3.7 Comptages hivernaux synchronisés

3.7.1 Détectabilité hivernale

Comme précisé lors de la présentation du modèle biologique, les outardes présentent un mode de vie grégaire en hiver. Les regroupements hivernaux peuvent être localement très importants (plusieurs centaines d'individus, jusqu'au-delà de 1 000). Les oiseaux ont alors un plumage cryptique et ne vocalisent pas. Leur détection est uniquement visuelle et, compte tenu des hauteurs de végétation et du caractère essentiellement terrestre de leurs déplacements, peut être très délicate. Un certain nombre de parcelles présentent des occupations des sols et des surfaces suffisantes pour assurer disponibilité alimentaire et quiétude aux outardes. Stables dans le temps tant que leurs caractéristiques perdurent, elles abritent souvent la majorité des effectifs hivernants. En fonction de sa connaissance de la zone, de son entraînement à la détection spécifique des outardes en hiver et de son expérience, un observateur sera plus ou moins capable de détecter des groupes de taille parfois importante. Afin d'évaluer ce biais observateur qui fausserait les résultats des



recensements, un protocole d'estimation des différences de probabilité de détection entre les observateurs a été mis en place.

Sur une zone déterminée comportant des sites d'hivernages connus, 9 équipes d'observateurs ont effectué une prospection simultanée. La prospection se fait en voiture, à faible allure, en utilisant l'ensemble des chemins carrossables disponibles afin de pouvoir observer chaque parcelle. Chaque véhicule comporte une équipe constituée d'au moins un conducteur qui gère les arrêts et la sécurité du trajet, et d'un observateur.

L'équipe quadrille les secteurs qui lui sont dévolus en cherchant à détecter à vue, à l'aide de paires de jumelles (x10), les rassemblements d'outardes dans les parcelles. En cas de contact visuel d'un groupe d'outardes, le véhicule stoppe et l'observateur réalise un premier comptage aux jumelles. Il réalise ensuite un comptage à la longue-vue (x60) et, s'il y parvient, il distingue les mâles des femelles et des juvéniles. La position des groupes dans la zone et au sein des parcelles est notée sur une carte du secteur où figurent les fonds IGN 1:25 0000 et les orthophotographies. L'heure d'observation, les résultats des différents comptages et l'occupation des sols y sont relevées dans un tableau prévu à cet effet. Durant les comptages, les groupes s'envolant, se posant ou se déplaçant sont notés sur les cartes avec la direction, l'effectif et l'horaire du vol, afin d'identifier et de sanctionner les doubles-comptages éventuels.

Suite à un questionnaire, les observateurs sont répartis en trois catégories :

- **Débutant** (soit débutant, soit personne ayant l'expérience des recensements uniquement en dehors de l'hivernage),
- **Intermédiaire** (amateur éclairé à assez bon, ayant l'expérience de la détection des rassemblements hivernaux),
- **Expert** (personne ayant l'habitude des recensements hivernaux sur la zone des Costières de Nîmes).

Chaque classe d'observateur compte 3 équipes, i.e. au total 3 débutants, 3 intermédiaires et 3 experts.

Chaque équipe indique sur une carte le parcours suivi dans la zone. Ainsi, en recoupant les observations des différentes équipes et leur parcours, on peut déterminer pour chaque équipe si elle est passée ou non à proximité d'un groupe relevé par une autre équipe sans le détecter.

Un mouvement des groupes d'individus est envisageable, d'où l'importance de noter les heures d'observation ainsi que les éventuels déplacements.

Afin de compléter la détection, un des experts dispose d'un équipement de télémétrie pour détecter les individus équipés d'émetteurs VHF au sein des groupes d'hivernants (leur répartition n'étant pas estimable a priori entre les différents groupes présents au sein de la zone).



3.7.2 Recensement par secteur

Sur le principe des transects qui permettent un recensement quasi-exhaustif des individus de la zone d'étude, des comptages hivernaux ont été réalisés. Pour ce faire, la zone d'étude a été découpée selon les mêmes secteurs que les transects printaniers, qui recouvrent l'ensemble de la ZPS* et ses abords. Des paires de secteurs contigus ont été créées. Chaque paire de secteurs est prospectée selon le même principe que le test de détectabilité hivernale (cf. paragraphe précédent), à la différence près que les observateurs retenus sont tous entraînés à la détection hivernale des outardes. Un soin particulier est apporté aux occupations des sols particulièrement favorables en période d'hivernage (luzerne, colza, prairies).

De plus, les suivis télémétriques et les suivis menés depuis de nombreuses années sur la zone ont permis d'identifier des parcelles abritant d'importants rassemblements occupées d'une année sur l'autre ou au sein de la même saison. Lorsqu'une ou des parcelles de ce type sont situées dans le secteur prospecté par l'équipe, une carte spécifique est jointe au dossier de prospection, qui contient un agrandissement de la zone et, lorsqu'ils sont identifiés, des points d'observation suggérés.

Les prospections ont lieu simultanément sur l'ensemble des secteurs du lever du soleil jusqu'à 11 h. Les conditions sont standardisées afin de maximiser la détectabilité et de réduire les dérangements au maximum : absence de vent ou de précipitations, hors période de gel. Elles nécessitent la coordination de 13 à 25 équipes sur le terrain selon les sessions. Si les équipes ont repéré un groupe particulièrement délicat à dénombrer dont elles estiment n'avoir pas pu fournir un recensement efficace, elles se rendent sur la parcelle occupée par le groupe en question à la fin du comptage. À 11h30 précise, de façon synchrone sur l'ensemble de la ZPS*, les équipes concernées par ces groupes sous-estimés entrent sur les parcelles et provoquent l'envol de l'ensemble des oiseaux : le groupe en vol est photographié afin de procéder à un décompte précis sur cliché des effectifs. Sitôt l'envol réalisé et les photos prises, l'équipe s'éloigne afin de limiter le temps de dérangement.

Une première lecture des tableaux récapitulatifs est réalisée immédiatement à la fin de la journée de comptage lors du *debriefing* des équipes pour pallier tout problème d'interprétation des cartes et vérifier la présence de double-comptages, puis les cartes et tableaux sont numérisés et les double-comptages restants éliminés.



3.8 Analyse statistique

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R CRAN Core Team, 2014).

3.8.1 Analyses statistiques des données issues du protocole de transects

La démarche de sélection de modèle suivante a été appliquée afin d'étudier localement les taux de croissance. L'autocorrélation des taux de croissance a été testée par un test de Moran (fonction *moran.test* du package *spdep*) et visualisée à l'aide d'un variogramme (fonction *variog* du package *geoR*).

Nous avons découpé notre zone d'étude en 752 mailles de 500 m x 500 m recouvrant l'ensemble de la ZPS*. Au sein de chaque maille, nous avons différencié les facteurs de l'habitat d'une part, (composition et configuration) en nous basant sur l'occupation des sols et, d'autre part, sur les paramètres relatifs aux outardes en utilisant les données de transect. Toutes ces variables sont calculées à l'échelle de la maille. Ils sont listés ci-dessous :

Variables du paysage :

- Nombre de parcelles,
- Indice de diversité des cultures (i.e. Indice de Shannon Wiener sur les types d'occupation des sols, fonction *diversity* du package *vegan*).

Proportion de chaque type d'occupation des sols (6 catégories, cf. Tableau 4) :

- Distance à la ligne de fret la plus proche,
- Distance à la LGV* la plus proche,
- Distance au tracé de la future LGV*.

Facteurs relatifs aux outardes :

- Nombre de mâles l'année précédente,
- Nombre de mâles l'année étudiée,
- Nombre de femelles l'année précédente,
- Nombre de femelles l'année étudiée,
- Nombre de mâles dans les mailles voisines l'année en cours, pondérés par l'inverse de leur distance au carré,
- Nombre de mâles dans les mailles voisines l'année précédente, pondérés par l'inverse de leur distance au carré.

La modélisation des effectifs voisins a été réalisée à l'aide de la fonction *spautolm* et *dnearneigh* du package *spdep*. Différents modèles ont été testés, couplant une distance de portée de l'autocorrélation spatiale (500, 1000, 1500, 2000, 2500, 3000, 5000 m) à une fonction de distance ($1/x$ ou $1/x^2$). Le meilleur modèle décrivant l'autocorrélation spatiale pour chaque sexe a été évaluée par AIC. Dans les deux cas, la fonction de distance retenue est de la forme $1/x^2$, et la portée de la distance de 1500 m pour les mâles et 3000 m pour les femelles.



Tableau 4 : Synthèse des regroupements d'occupation des sols (pour les définitions détaillées de chaque type d'occupation des sols, voir Tableau 3).

Défavorable	Bâti, Bois, Eau
Couvert ras	Maraîchage, Labour, Vigne jeune
Cultures ligneuses	Arboriculture, Vigne nue, Vigne enherbée, Vigne arrachée
Friches hautes	Friche arboricole, Friche mixte, Friche viticole
Milieus prairiaux	Luzerne, Prairie, Pâture, Céréales
Friches herbacées	Friche herbacée (sans pâturage)

Les regroupements de type d'occupation des sols se font par type de phénologie de végétation et de récolte,

Le nombre de femelles détectées chaque année à l'aide de ce protocole est élevé par rapport à d'autres études connues, ceci étant un des effets des fortes densités d'individus observés sur cette zone. Bien que, contrairement aux mâles, elles n'ont pas une probabilité de détection fixe ni élevée, compte tenu du nombre d'observations, elles ont été étudiées de la même manière.

Les taux de croissance sont modélisés à l'aide d'un glm (modèle linéaire généralisé) avec effet aléatoire (glmm ; fonction *glmer* du package *lme4*). Pour chaque sexe, un sous-jeu de données est créé, comportant uniquement les mailles ayant contenu au moins un individu du sexe étudié lors d'une des 4 années de prospection.

Nous avons construit un modèle complet pour chaque sexe comportant, en effets fixes, les variables de configuration, les variables de composition, les variables sociales et, en effets aléatoires, les données fondamentales de chaque maille (identifiant de la maille niché (*nested*) dans l'identifiant de l'îlot de la ZPS* et croisé avec l'année étudiée). Nous effectuons sur chacun des modèles une sélection bidirectionnelle par étapes (*bidirectional stepwise selection*, fonction *dredge* du package *MuMIn*). Les modèles dont la différence d'AIC est inférieure à 4 sont retenus. Seul le modèle le plus parcimonieux est conservé. Les valeurs des pentes et des p-values des facteurs conservés dans le modèle le plus parcimonieux sont calculées à l'aide de *Likelihood Ratio Tests* (fonction *lrtest* du package *lmerTest*) successifs en comparant le modèle complet et un modèle comportant uniquement une variable de moins.



Tableau 5 : Nombre de quadrats par taille de tampon.

Tampon	100 m	250 m	500 m	1000 m
Nombre de quadrats	519	455	390	237
Nombre de quadrats occupés	117	112	100	72
Nombre de mâles	102	97	81	54
Nombre de femelles	106	101	91	71

Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés (*glm*). Notre démarche de sélection de modèles, pour déterminer quels modèles sont les plus ajustés aux comptages, a permis de tester les variables candidates comme variables indépendantes. Du fait du nombre important de quadrats vides, nous avons modélisé séparément leur présence et leur abondance en cas de présence, en utilisant des modèles de type *Hurdle* (fonction *hurdle* du package *pscl*). Ils nous ont permis de modéliser la présence/absence via une loi binomiale, et l'abondance des outardes par une loi de Poisson. Pour chaque modèle, le nombre d'outardes a été modélisé en utilisant l'aire prospectée (à l'échelle logarithmique) en offset.

Comme le nombre de variables était élevé, nous avons opté pour une démarche ascendante par étape (*stepwise forward model selection*) pour éviter des modèles sur-paramétrés. Les variables significatives ont été ajoutées une par une et testées (avec un seuil de significativité fixé à 0,05) de la plus à la moins significative. Chaque variable explicative a été testée à la fois en présence/absence et en abondance. Le modèle final à chaque échelle ne contient que les variables significatives.

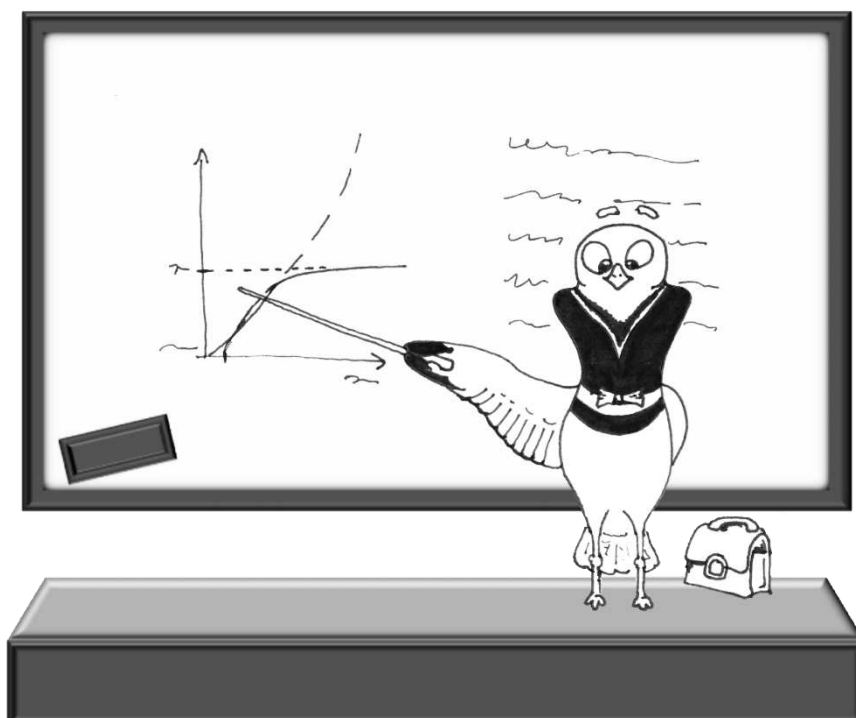
Notre sélection de modèle se déroule en 4 étapes. Nous construisons dans un premier temps un modèle qui inclut uniquement les variables locales, i.e. mesurées à l'échelle du quadrat pour expliquer le nombre total d'outardes de chaque sexe. Une fois le meilleur modèle obtenu pour chaque sexe à l'échelle locale, on teste l'effet de la présence et de l'abondance du sexe opposé sur la présence et l'abondance du sexe étudié. Pour ce faire, nous ajoutons dans le modèle obtenu à la première étape le nombre d'individu du sexe opposé contacté sur le même quadrat. Cette variable est factorielle et comprend 3 niveaux (0, 1, >1).

Dans une troisième étape, on inclut dans le meilleur modèle de la seconde étape les variables régionales, i.e. mesurées à l'échelle d'un des tampons. Puis la même procédure de sélection qu'à la première étape est utilisée, pour ne conserver que les variables significatives pour chaque taille de tampon. Cette procédure est appliquée indépendamment à chaque tampon notamment parce que les tailles des jeux de données diffèrent (Tableau 5).

Enfin, l'effet de la densité de mâles à chaque échelle régionale est testé dans une quatrième étape. Cette densité de mâle est calculée à partir des résultats des campagnes de transects effectuées dans le même temps que les campagnes de quadrats (cette méthode permet de ne considérer que les mâles de façon non biaisée).



Résultats



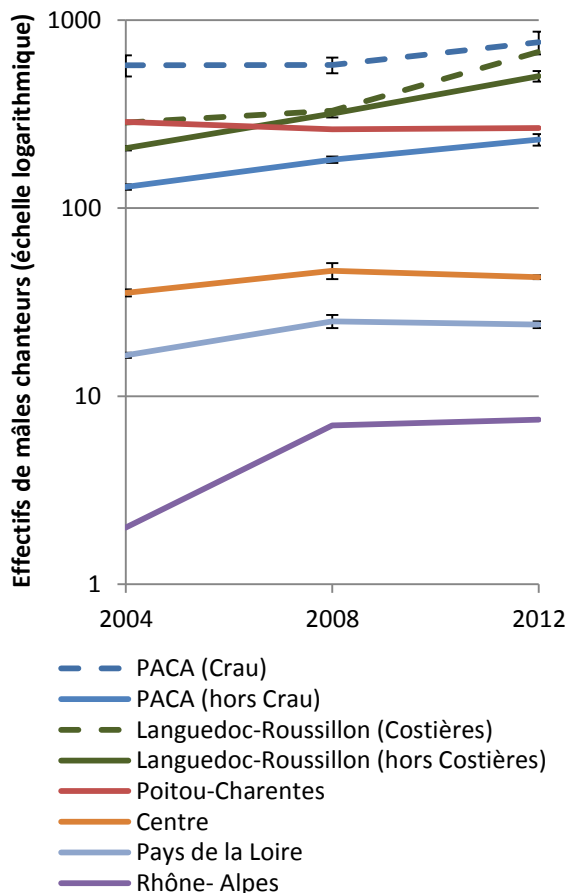


4. Historique des populations d'outardes méditerranéennes

4.1 Contexte national

Les derniers recensements nationaux (2012) font état d'une population nationale estimée à 2360- 2674 mâles chanteurs dont la répartition est détaillée dans le Tableau 6.

Tableau 6 : Effectifs régionaux de mâles chanteurs lors des recensements nationaux quadri-annuels (sources : Aéroport Marseille-Provence, Base aérienne 701 de Salon de Provence, CEN PACA, LPO PACA, PNR Verdon ; Charente Nature, CNRS-CEBC, GODS, Indre Nature, LPO Nationale, LPO Anjou, LPO Charente-Maritime, LPO Drôme, LPO Touraine, LPO Vienne ; AICA Thuir, Aude Nature, ALEPE, Biotope, CEN LR, CNRS-CEBC, COGard, GOR, LPO Aude, LPO Hérault, Naturalia).



	2004	2008	2012
PACA (Crau)	501-650	522-632	657-868
PACA (hors Crau)	125-134	174-188	215-248
Languedoc-Roussillon (Costières)	285	329	679
Languedoc-Roussillon (hors Costières)	203-214	304-333	470-536
Poitou-Charentes	287	263	267
Centre	34-37	42-51	42-44
Pays de la Loire	16-17	23-27	23-25
Rhône-Alpes	2	7	7
TOTAL	1453-1626	1664-1830	2360-2674

Après une période de déclin marquée à la fin du XX^{ème} siècle, essentiellement portée par la population migratrice du Centre-Ouest, la dynamique nationale de l'espèce est sensiblement à la hausse depuis 2000. Cependant, on note une forte hétérogénéité spatiale de cette croissance, entre les populations du Centre-Ouest qui semblent actuellement avoir atteint une certaine stabilité, et les populations méditerranéennes en croissance.



4.2 Tendances au niveau des populations méditerranéennes sédentaires

La population méditerranéenne représente 86 % de la population nationale en 2012. On subdivise les populations méditerranéennes en deux entités géographiques : les populations provençales, principalement la Crau, et les populations languedociennes, essentiellement la Costière. Ces deux populations sont d'apparition relativement récente. Historiquement, la nidification de l'Outarde canepetière dans le Gard est avérée depuis 1967, même si sa présence en Costières est connue depuis les années 1930 (COGard 1993). Elle n'a cependant été suivie régulièrement qu'à partir des années 1990 (COGard 1993). En Crau, son statut d'espèce nicheuse n'est documenté que depuis 1956 (Lévêque & Ern 1960) (cf. 4.5.2).

Tableau 7 : Pourcentage des effectifs nationaux de mâles chanteurs par recensement annuel.

	2004	2008	2012
PACA (Crau)	0,37	0,33	0,30
PACA (hors Crau)	0,08	0,10	0,09
Languedoc-Roussillon (Costières)	0,19	0,19	0,27
Languedoc-Roussillon (hors Costières)	0,14	0,18	0,20
Poitou-Charentes	0,19	0,15	0,11
Centre	0,02	0,03	0,02
Pays de la Loire	0,01	0,01	0,01
Rhône- Alpes	0,00	0,00	0,00

En 2012, la population Languedocienne à elle seule représentait 47 % de la population nationale, dont la majorité se trouvait dans la ZPS* des Costières de Nîmes. En termes de pourcentage, la population languedocienne représente un pourcentage croissant de la population nationale depuis 2004 (passant de 33 à 37 puis 47 % du total national). Entre les deux derniers recensements nationaux (2008 et 2012), c'est la population de Costière qui présente la plus forte augmentation (+106 %), devant le reste du Languedoc (+58 %), la Crau (+32 %) et le reste de la PACA (+28 %).

À l'heure actuelle, les populations languedociennes sont donc les seules en forte croissance. À l'échelle régionale, l'augmentation de la population de Costières a été suivie à partir de 2002-2004 par celle de la population héraultaise, puis par celle de l'Aude (à partir de 2005-2006) et enfin détectée en 2008 puis confirmée en 2010 dans les Pyrénées-Orientales (Meridionalis 2009, 2011).



4.3 Dynamique de la population des Costières de Nîmes

4.3.1 Modèles de croissance de populations

Il existe de nombreux modèles utilisés pour décrire la croissance d'une population dans le temps (Geritz & Kisdi 2004). Nous en retiendrons deux particulièrement utilisés, mettant de côté l'hypothèse nulle que constituerait un modèle linéaire : le modèle exponentiel de Malthus (1) qui s'applique dans le cas de populations non-limitées (Malthus 1798) et le modèle logistique de Verhulst (2) dans le cas de populations soumises à limitation (Verhulst 1840).

Le modèle de Malthus (1) considère que si les caractéristiques du milieu ne sont pas limitantes, la population croît de façon exponentielle selon la formule en temps discret :

$$N(t) = N_0 \exp(rt) \quad (1a)$$

Où $N(t)$ = effectif en fonction du temps, N_0 = effectif initial et r = taux de croissance intrinsèque,

Soit sous forme d'équation différentielle :

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (1b)$$

Où dN = variation d'effectif, dt = intervalle de temps, N = effectif et r = taux de croissance intrinsèque

Ce modèle sera dénommé par la suite « Modèle exponentiel ».

Si ce modèle paraît peu réaliste à long terme, il est cependant valable lorsqu'une population entame une phase de croissance (e.g. colonisation).

Le modèle de Verhulst (2) considère que l'accroissement des populations dans le temps est limité et que les effectifs tendent vers un effectif maximal supportable par le milieu, noté selon la formule :

$$N(t) = N_0 \frac{K e^{rt}}{K + N_0 (e^{rt} - 1)}$$

Où $N(t)$ = effectif en fonction du temps, N_0 = effectif initial, r = taux de croissance intrinsèque et K la capacité de charge

Soit sous forme d'équation différentielle :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Où dN = variation d'effectif, dt = intervalle de temps, N = effectif, r = taux de croissance intrinsèque et K = capacité de charge

Ce modèle sera dénommé par la suite « Modèle logistique ».



Nous avons analysé l'évolution de la population à partir des données de recensements complets de la ZPS* et des sites fréquentés par l'Outarde en période de reproduction et en hivernage. Les données antérieures à 1998 sont pour la plupart fragmentaires et le plus souvent non issues d'un protocole de comptage connu, les données postérieures à 1998 ont été réalisées selon les protocoles définis par le CEBC-CNRS (V. Bretagnolle) pour le Plan National d'Action (PNA*). Les données postérieures à 2010 ont été récoltées spécifiquement pour ce travail de thèse avec un protocole parfaitement standardisé. Afin de comparer les effectifs départementaux (incluant ceux de la ZPS*) et les effectifs intra ZPS* (seuls) de façon cohérente avec des protocoles similaires, les données antérieures à 1998 ont été exclues des analyses, mais figurent sur les graphiques. Les estimations des paramètres r et K des modèles cités ci-dessus ont été obtenues par la réalisation de régressions non-linéaires à l'aide la fonction *gnls* (*Generalized Least Squares*) du package *nmle* (*Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*). Les pas de temps entre les comptages étant irréguliers, nous avons utilisé l'approche préconisée par Morris & Doak (2002) qui modélise non pas les effectifs mais les taux de croissance entre deux pas de temps en pondérant ce taux de croissance par la racine carré de l'intervalle de temps. Compte tenu du démarrage des travaux de construction, seuls les comptages réalisés avant 2013 ont été pris en compte. L'AIC des deux modèles est comparé une fois le modèle ajusté afin de déterminer lequel des deux décrit le mieux les données disponibles avec le moins de paramètres possible (principe de parcimonie).

4.3.2 Pendant la période de reproduction

4.3.2.1 Période 1998-2013

Les éléments de comptages disponibles ont été compilés dans les graphiques suivants, durant les périodes de reproduction d'une part et durant les périodes d'hivernage d'autre part. Pour chaque année, le nombre de comptage varie et les méthodologies et observateurs évoluent. Le principe reste cependant le même, il vise à obtenir un effectif minimum certain d'individus. Les chiffres présentés dans les graphiques ci-dessous correspondent aux maxima de ces effectifs minimaux avérés par année.

Par exemple, les 4 comptages successifs réalisés en 2010 font état de 557, 546 et 514 mâles recensés. Chacun de ces effectifs est un minimum certain, après élimination des double-comptages éventuels. On retiendra donc l'effectif maximal de ces effectifs minimaux certains, soit 557 individus au moins, chantant sur la zone lors de cette saison de reproduction.

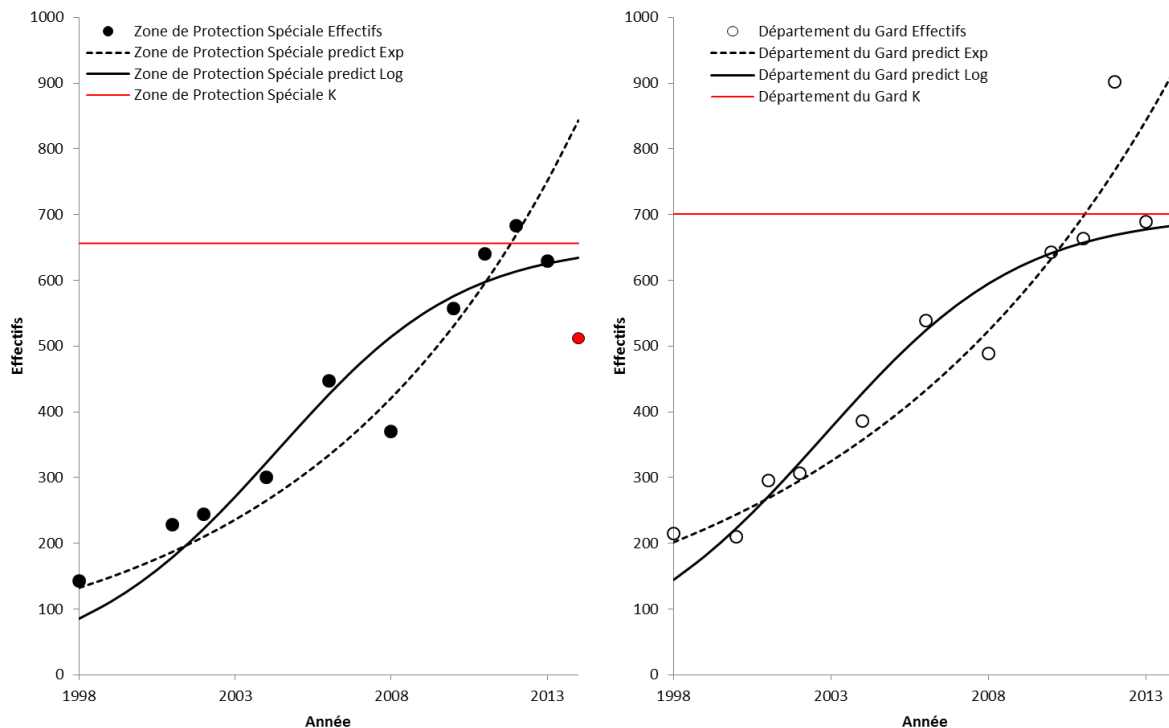


Figure 30 : Évolution 1998-2013 des effectifs des mâles chanteurs (ZPS à gauche, département total à droite) et courbes de tendances (exponentielle en pointillé, logistique en noir, ajustées via la fonction *gnls* du package *nmle*, et capacité de charge en rouge). Le comptage de 2014 au sein de la ZPS est figuré par un point rouge sur la figure de gauche, mais il n'a pas été intégré aux estimations des courbes de tendance.

La comparaison des AIC des deux modèles décrivant la croissance des populations sont très proches (Tableau 8).

Tableau 8 : Synthèse des modèles de croissance du nombre de mâles chanteurs au sein de la ZPS et du département en période de reproduction (1998-2014).

		Exponentiel	Logistique
ZPS	rmax	0,12	0,30
	K	-	656,26
	AIC	-5,22	-6,72
Gard	rmax	0,10	0,28
	K	-	700,85
	AIC	-2,09	-2,77

Le modèle logistique présente cependant l'AIC le plus faible, donc la meilleure adéquation à la distribution des données, mais la différence au modèle exponentiel est faible (0,60 points d'AIC pour le département, 1,05 points d'AIC pour la ZPS*). Nous conserverons donc les deux modèles pour la suite de nos analyses. On observe que pour les deux modèles, les valeurs des coefficients sont très proches entre ZPS* et ensemble du département, ce qui suggère que la dynamique globale de la population gardoise est portée essentiellement par l'évolution de la population au sein de la ZPS*. Les estimations de K* confirment cette hypothèse : la capacité de charge de la Costière (656 individus) représente plus de 93 % de la capacité de charge du département au complet.



Le taux de croissance moyen de la ZPS* serait en moyenne de 0,12 et le taux maximum de 0,30, soit quasiment identique (supérieur de 0,02) à l'ensemble du département. Sur la même période 1998-2012, le taux de croissance moyen est de 0,08 et le maximal observé est de 0,20 sur la ZPS*, et de 0,08 et 0,34 dans le département.

À partir des équations de ces courbes, on peut calculer la distribution extrapolée des effectifs passés et à venir en les comparant aux données historiques disponibles.

4.3.2.2 Période 1980-2020 (effectifs reproducteurs extrapolés)

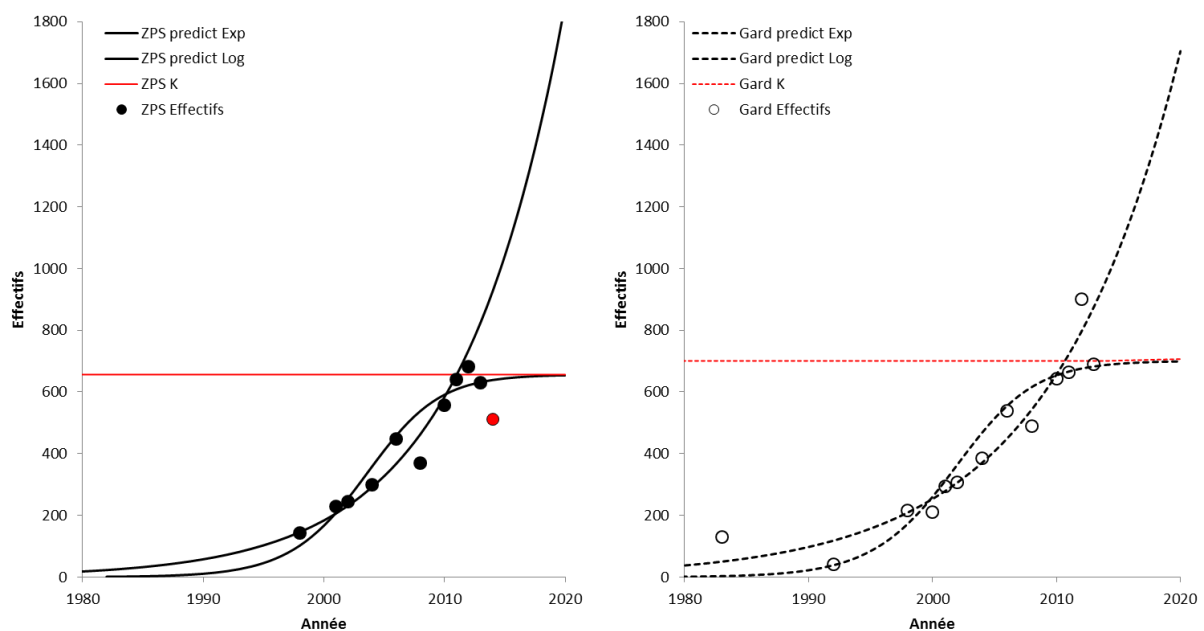


Figure 31 : Évolution des effectifs de mâles chanteurs entre 1983 et 2014 (ZPS à gauche et Gard à droite) et courbes de tendances (exponentielle en continu, logistique en pointillés, ajustées via la fonction *gnls* du package *nmle*, et capacité de charge en rouge) entre 1980 et 2020.

Au niveau départemental comme au sein de la ZPS*, les effectifs ont connus trois phases distinctes. Compte tenu des mentions historiques (1930, 1967), il semble que la population soit restée anecdotique jusqu'à la moitié des années 90. C'est ce que confirment les courbes de tendances qui situeraient l'apparition de l'espèce dans les années 60. À partir de cette période, la croissance a été très forte et rapide jusqu'en 2010 où un début de stabilisation semble s'amorcer. Les données observées sont compatibles avec un modèle de croissance exponentiel, laissant envisager l'absence de limitation de la population sur cette période. L'année 2012 a été une année record, où les effectifs recensés dans la ZPS* et dans le département ont excédé pour la première fois la capacité de charge. Ceci signifie, dans le cas d'un scénario de croissance limitée, qu'une régulation devrait se mettre en place, ou du moins devrait être perceptible. On ne peut cependant pas exclure l'hypothèse d'une réponse décalée dans le temps.



Les deux tendances (intra ZPS* et départementale) ne sont bien entendu pas indépendantes, dans la mesure où les effectifs départementaux incluent les effectifs de la ZPS*.

Or comme on peut le constater sur la figure précédente, les effectifs départementaux représentent dès 1997 plus de 60 % du total départemental, et ce rapport augmente au cours du temps : depuis 2000, plus de 3 mâles chanteurs gardois sur 4 sont contactés à l'intérieur de la ZPS*. La Costière Nîmoise constitue donc le bastion essentiel de l'espèce dans le département aujourd'hui.

Au sein de la ZPS*, après 4 années de hausse consécutives, les effectifs contactés sont en diminution entre 2012 et 2013 (-7,9 % de mâles chanteurs). Cette diminution est plus compatible avec un modèle de distribution logistique qu'exponentiel. De ce fait, il peut s'agir ici des premiers effets visibles d'une régulation. Cependant, si le modèle logistique suffit à expliquer la baisse constatée, en 2013 ont eu lieu de premiers travaux de défrichement, de balisage et d'enfouissement de réseaux en de nombreux points du tracé : il y a donc des effets confondants entre régulation et perturbation qui ne peuvent pas permettre de conclure avec certitude sur l'effet de densité-dépendance* détecté avec le modèle logistique.

En 2014, la diminution au sein de la ZPS* s'accroît (-18,61 % de mâles chanteurs). Cet effectif n'est clairement plus compatible avec un modèle de croissance exponentielle, mais le reste dans le cadre du modèle logistique. L'influence de la régulation par diminution du taux de croissance par densité-dépendance* de la population est une explication possible, la diminution de la capacité de charge du milieu par perte d'habitat liée aux travaux également. L'hypothèse la plus vraisemblable serait une conjonction de ces deux explications.

Les recensements des années à venir apporteront des informations très importantes, permettant de vérifier la saturation du milieu que semble indiquer l'évolution actuelle des effectifs. La phase opérationnelle des travaux débutée en 2013, et surtout en 2014, se poursuivra jusqu'en 2017.



On cherche à détailler plus précisément l'influence de la taille des groupes sur leur détectabilité. On associe à chaque taille de groupe détecté (c'est-à-dire l'effectif compté par chaque observateur indépendamment des autres) sa probabilité de détection moyenne. On regroupe les observations en 3 classes d'effectifs comme indiqué sur la figure suivante et on procède à un test de Kruskal-Wallis ($\chi^2 = 18,35$, $df = 2$, $p\text{-value} < 0,01$; fonction *kruskal.test*).

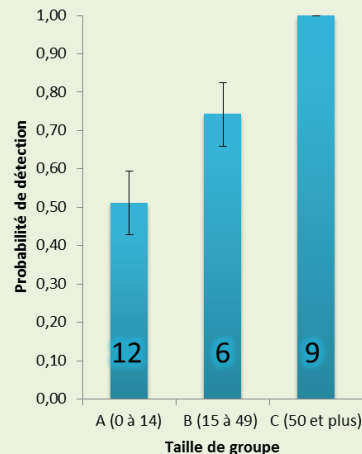


Figure 33 : Probabilité de détection des groupes en fonction de leur effectif (n=27 groupes).

Pour synthétiser les différentes approches :

Les observateurs les plus expérimentés ne sont pas systématiquement ceux qui présentent les meilleures capacités de détection des groupes ;

Cependant, les observateurs les plus expérimentés fournissent les efforts de prospection les plus importants ;

Les effectifs cumulés comptés par les observateurs plus expérimentés sont plus élevés que ceux des autres.

Donc paradoxalement, ce ne sont pas les observateurs qui détectent le plus de groupes qui comptabilisent le plus grand nombre d'outardes. Il semble donc que les observateurs les plus expérimentés détectent plutôt les gros groupes et les décomptent plus exhaustivement.

Ceci s'explique probablement par la forte fidélité des outardes à leur site d'hivernage (confirmée par les suivis Argos* et télémétriques). Un observateur expérimenté connaissant la zone sera plus à même de connaître les parcelles historiques utilisées en hivernage par les grands groupes et les points d'observation à utiliser pour optimiser la visibilité et le dénombrement des groupes présents. Cette stratégie s'est avérée plus efficace au moins lors de ce test, puisque des observateurs novices faisant montre de capacités de détection des groupes élevés ont pourtant comptabilisé un total cumulé d'oiseaux inférieur aux experts. Les groupes les plus importants ayant plus de chance d'être détectés, l'essentiel lors des opérations de comptage est de **connaître la zone** le mieux possible (travail préparatoire) et de dénombrer les groupes le plus exhaustivement possible, donc **prendre du temps** pour les détailler et **observer depuis plusieurs points de vue** si nécessaire



4.3.1 Pendant l'hivernage

Les relevés hivernaux sont moins exhaustifs et présentent des caractéristiques différentes des recensements en période de reproduction. Un aspect majeur constitue en la différence de détectabilité des rassemblements. Afin d'estimer les éventuels biais de comptage et de mieux les appréhender, dans une optique de suivi à long terme pertinente, un protocole précis a été mis en place dont les résultats figurent dans l'Encadré 4 (p 78).

4.3.1.1 Période 1998-2013

Les effectifs hivernants ont été étudiés sur le même principe d'analyse que les effectifs en période de reproduction. A l'inverse des recensements de printemps qui ne dénombrent que les mâles chanteurs, les données hivernales cumulent les sexes et les classes d'âge.

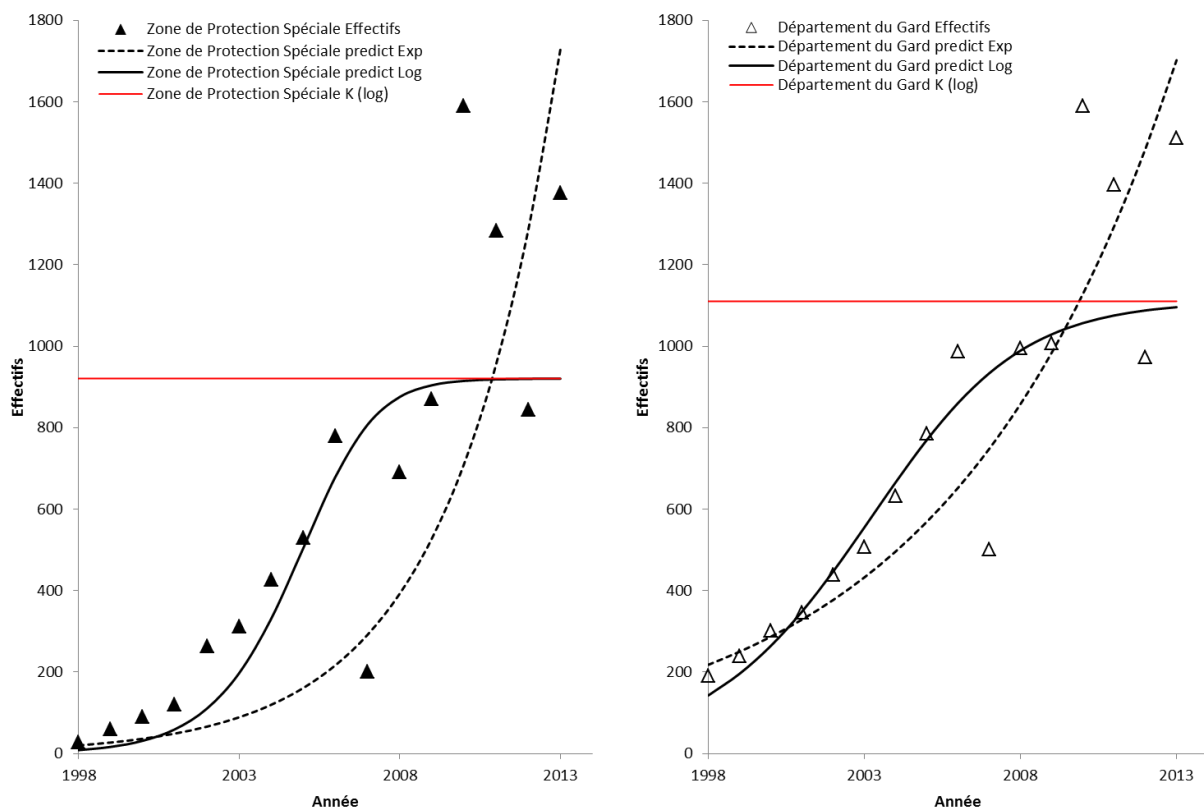


Figure 34 : Évolution de l'hiver 1998-1999 à 2012-2013 des effectifs d'hivernants (ZPS à gauche, département total à droite) et courbes de tendances (exponentielle en pointillé, logistique en noir, ajustées via la fonction *gnls* du package *nmle*, et capacité de charge en rouge).



Tableau 9 : Synthèse des modèles de croissance au sein de la ZPS et du département des effectifs recensés en période d'hivernage (1998-2014).

		Exponentiel	Logistique
ZPS	rmax	0,30	0,66
	K	-	920,62
	AIC	31,78	27,63
Gard	rmax	0,14	0,36
	K	-	1110,38
	AIC	12,04	10,59

À la lecture des résultats (Tableau 9), le modèle logistique au sein de la ZPS* présente un AIC plus faible d'une différence supérieure à 4 points, i.e. le modèle logistique explique donc bien mieux la distribution des données que le modèle exponentiel. En revanche, s'il est aussi le meilleur modèle à l'échelle du département, la différence d'AIC n'est pas significative (inférieure à 2 pts). Si donc une saturation par densité-dépendance* est sensible au sein de la ZPS*, ce n'est pas encore le cas à l'échelle départementale. Ceci s'explique très bien par la présence de nombreux sites d'hivernages en périphérie de la ZPS* et un certain nombre d'échanges au cours de la période d'hivernage (cf. 4.4).

La capacité de charge hivernale serait donc, sous ces conditions, de 921 individus dans la ZPS* pour 1110 à l'échelle du département, soit 82,88 % de la population hivernante du Gard contactée dans la ZPS*.

4.3.1.2 Période 1980-2020 (effectifs hivernants extrapolés)

À partir des équations des modèles et de coefficients précédemment calculés, nous pouvons extrapoler les valeurs des effectifs attendus entre les années 80 et 2020.

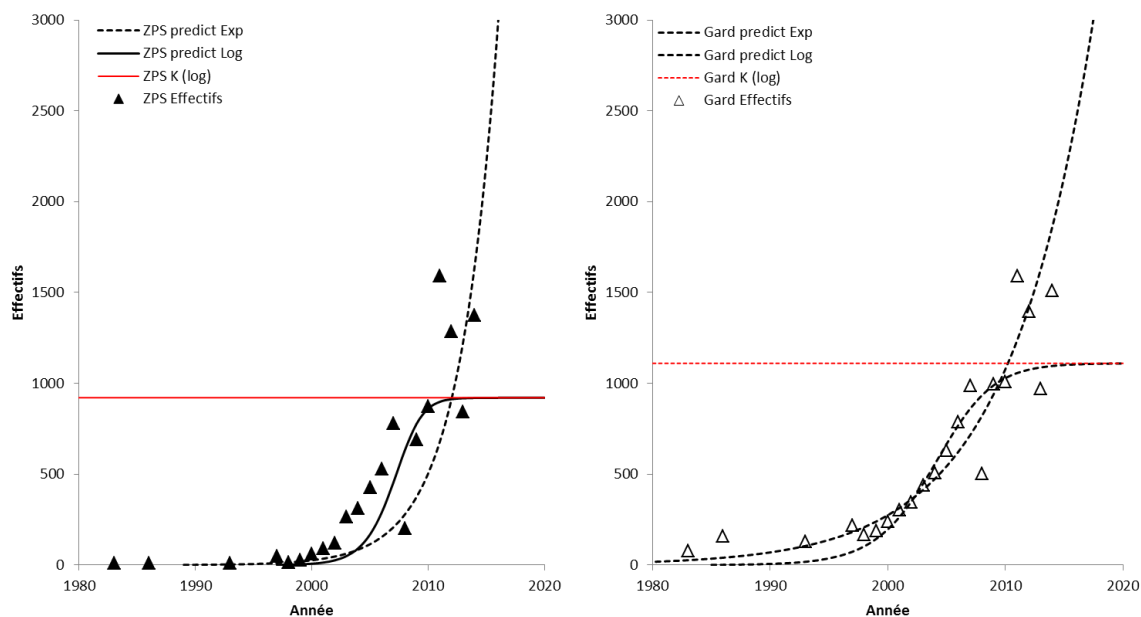


Figure 35 : Évolution des effectifs hivernants entre 1983 et 2014 (ZPS à gauche et Gard à droite) et courbes de tendances (exponentielle en discontinu, logistique en pointillés, ajustées via la fonction *gnls* du package *nmle*, et capacité de charge en rouge) entre 1980 et 2020.



Là encore, 3 périodes semblent se distinguer, avec des différences marquées entre ZPS* et ensemble du département. Avant les années 80, aucune donnée quantifiée fiable d'hivernage n'est recensée dans le Gard, mais la présence de l'espèce est connue. En Costières, les effectifs sont anecdotiques (moins de 10 individus ensemble par hiver). À partir des années 2000, on constate que le modèle exponentiel peut expliquer l'évolution des abondances. En revanche, il paraît difficilement soutenable dans le futur.

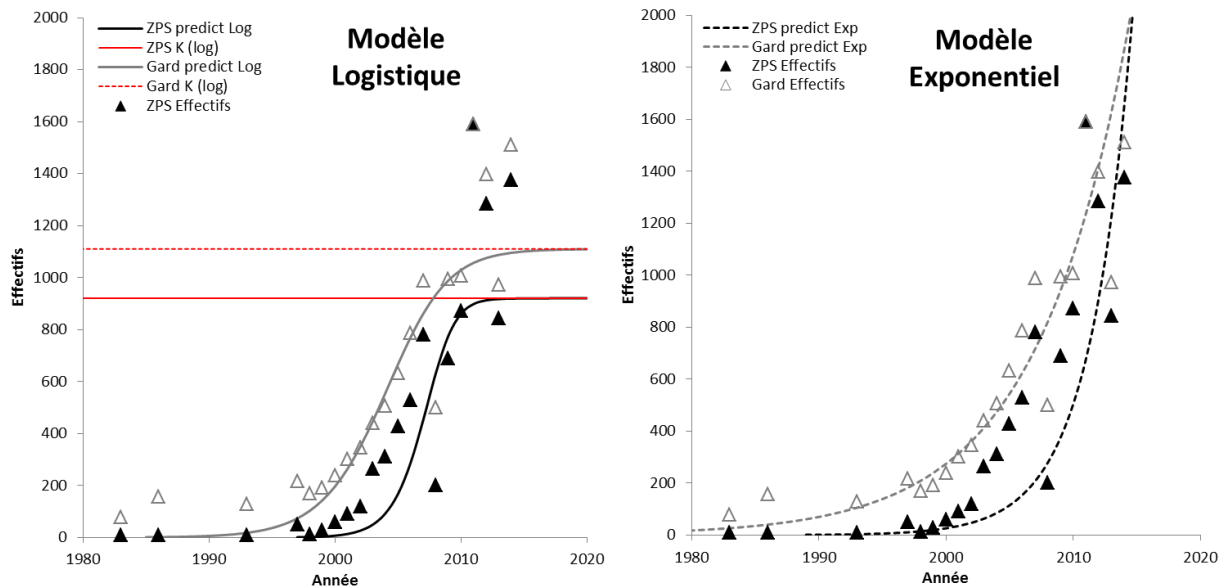


Figure 36 : Évolutions comparées des abondances entre ZPS (en noir) et département (en gris) en fonction du modèle (logistique à gauche, exponentiel à droite, ajustées via la fonction *gnls* du package *nmle*).

On observe que dans le cas du modèle logistique, la capacité d'accueil hivernale aurait été dépassée en 2010-2011, 2011-2012 et 2013-2014 au niveau du département comme de la ZPS*. Quel que soit le modèle de référence, on constate également une différence de phénologie entre ZPS* et département : il semble que l'hivernage n'ait démarré dans la ZPS* qu'à partir de 1995 (Figure 36), ce qui suggère une modification de l'habitat ou des comportements.

On constate bien (Figure 36) qu'entre l'apparition de l'hivernage en ZPS* au début des années 90 et les années 2000, les effectifs hivernants contactés en ZPS* sont devenus majoritaires : la Costière constitue le site d'hivernage majeur au sein du département.

Ceci semble indiquer au niveau départemental que la stratégie d'hivernage a changé : initialement en dehors des Costières pour l'essentiel, aujourd'hui, la majorité des individus trouve dans le département des conditions favorables à l'hivernage. Ce phénomène peut s'expliquer par l'érosion constatée des effectifs hivernant en Basse Plaine du Vidourle (hors de la ZPS*) qui semble accompagner l'élévation progressive des effectifs hivernant dans l'Hérault (principalement sur le secteur de l'aéroport de Montpellier). Dans le même temps, un changement des pratiques agricoles dans la ZPS* a eu lieu en 1997, qui s'est accentué lors de l'hiver 2002-2003.

La Costière Nîmoise semble devenue progressivement le site d'hivernage majoritaire de la population gardoise.



4.3.2 Comparaison entre période de reproduction et période d'hivernage

Comme nous avons pu le détailler auparavant, l'effectif de la ZPS* représente plus de 50 % de la population départementale en hivernage comme en reproduction depuis le début des années 2000. Concernant les effectifs en période de reproduction, les premiers comptages exhaustifs remontent au programme LIFE de 1997-1998 où les outardes de la ZPS* représentent déjà plus de 60 % des outardes gardoises. Depuis 2000, elles représentent toujours plus des trois quarts des outardes du département. En hivernage, le phénomène d'hivernage dans la ZPS* semble quasiment inexistant avant 1997-1998, puis prend de l'ampleur de 1998 à nos jours, avec une forte proportion d'hivernants dans la ZPS* constatée depuis 2003 (Figure 37).

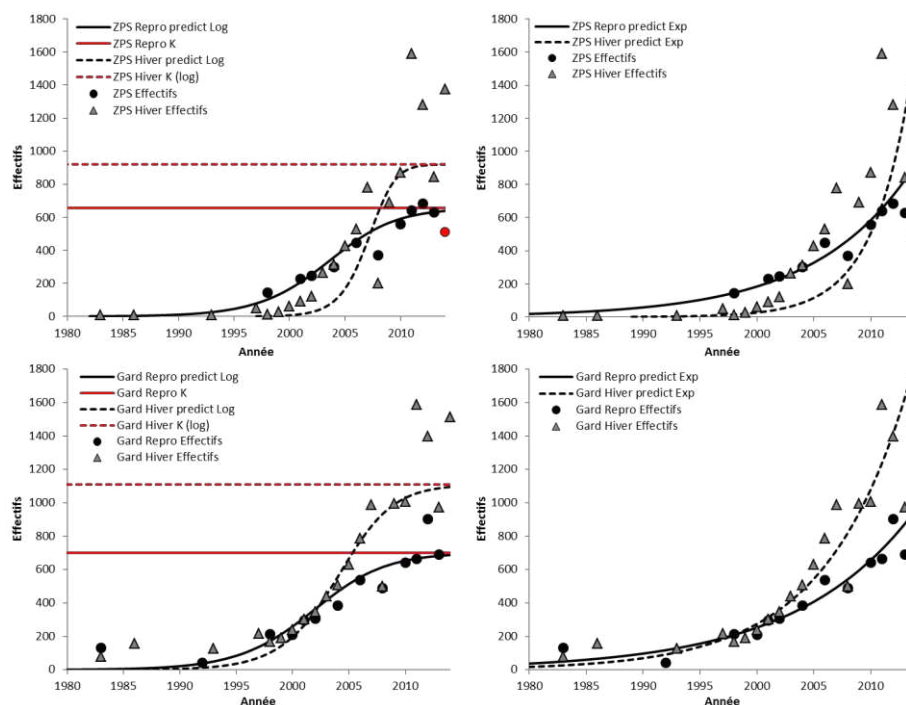


Figure 37 : Évolution des effectifs au sein de la ZPS (en haut) et du département (en bas) et courbes de tendances (logistique à gauche, exponentielle à droite) entre 1980 et 2014.

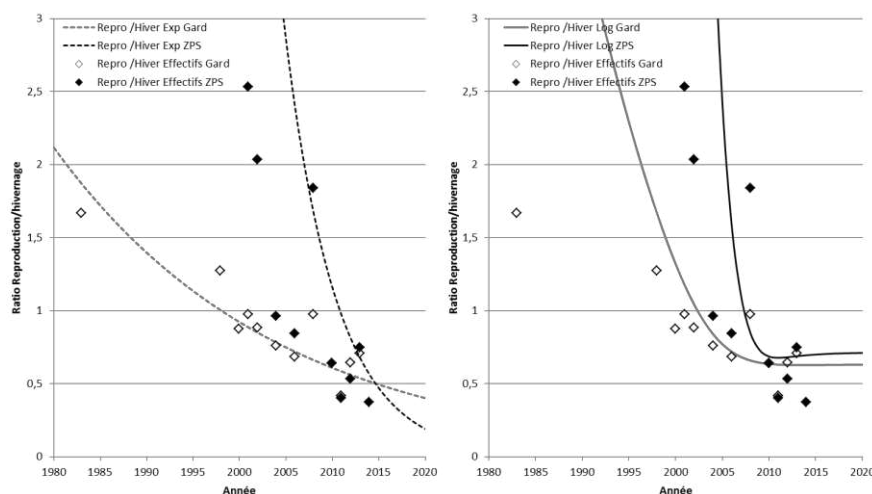


Figure 38 : Évolution du rapport des effectifs en période de reproduction sur les effectifs hivernants au cours du temps et courbes des tendances exponentielle (à gauche) et logistique (à droite).



Si on calcule le ratio entre effectifs de mâles chanteurs contactés en période de reproduction et effectifs d'individus en période d'hivernage, on constate une diminution de ce ratio dans le temps, que ce soit dans le département en général ou sur la ZPS* en particulier (Tableau 10). La diminution du ratio (effectifs observés, effectifs attendus par le modèle exponentiel, effectifs attendus par le modèle logistique) au cours du temps est plus récente et plus brutale au sein de la ZPS*. Les courbes théoriques de la ZPS* et du département sont proches de se croiser à partir de 2010, avec un ratio proche de 0,5.

Une population stable d'outardes se caractériserait plutôt par un ratio de mâles de l'ordre de 0,3 à 0,4 (i.e., un mâle, une femelle, un juvénile, Morales et al. 2005). En se basant sur la capacité de charge attendue en période de reproduction, on devrait donc, en théorie, contacter des effectifs hivernants de l'ordre de 2200-2800 individus dans la ZPS*, et de 2500-3000 dans le département (Tableau 10).

Tableau 10 : Synthèse des effectifs hivernants attendus en fonction du ratio de mâles chanteurs.

		ZPS	Gard
K reproduction		656	700
Ratio théorique	0,4	2296	2450
Ratio théorique	0,3	2843	3033
K hiver		920	1110
N max hiver		1376	1512

Dans le cas de la ZPS* comme du département, les effectifs observés en hiver sont inférieurs de plus de moitié à l'attendu. Il pourrait s'agir d'un problème de détectabilité, ou d'une sélection d'habitat hivernal biaisée par le sexe. Il est nécessaire de disposer d'une estimation plus fine du sex-ratio* pour essayer d'expliquer ce phénomène massif (au bas mot un millier d'individus).

4.3.2.1 Estimation du sex-ratio

D'un point de vue écologique, nous définirons le sex-ratio* comme étant le rapport du nombre de mâles divisé par le nombre total d'individus. C'est donc bien en théorie la somme des mâles, contactés en période de reproduction, sur la somme des individus, contactés en hivernage.

La comparaison des capacités de charge en période de reproduction et d'hivernage, estimées par le modèle logistique dans les analyses précédentes, nous permet d'obtenir un ratio moyen pour la ZPS* de 0,71 et pour le département de 0,63.

Pour vérifier ce phénomène à l'échelle des rassemblements hivernaux, la structure en âge et le sex-ratio* des groupes hivernants ont été mesurés à plusieurs reprises par des observateurs expérimentés lors des hivers 2011-2012 et 2013-2014. Seuls les groupes de grande taille (>100 individus) et dont la majorité des individus ont pu être âgés et/ou sexes (>50%) ont été retenus pour nos analyses. Ceci représente 15 groupes de 100 à 603 individus (moyenne = 205,33). Compte tenu des difficultés que représente la détermination



de l'âge chez les outardes en hiver (cf. 2.2.1), les jeunes de l'année et les femelles ont été regroupés en une seule catégorie dénommée « type femelle ».

Pour chaque groupe, l'assolement de la parcelle occupée a été enregistré, le pourcentage d'individus sexés calculé, et le sexe ratio évalué de deux façons :

- Le sex-ratio minimum : nombre de mâles et d'indéterminés / effectif total
- Le sex-ratio maximum : nombre de mâles / effectif total.

Tableau 11 : Tableau de synthèse des groupes sexés (hivers 2001-2012 et 2012-2013).

Date	Assolement	Males	Type Femelle	Indéterminés	Total	% sexés	Sex-ratio Min	Sex-ratio Max
15/10/2011	Labour	50	67	0	117	100%	0,43	0,43
26/11/2011	Friche	48	89	1	138	99%	0,35	0,36
17/12/2011	Luzerne	47	47	81	175	54%	0,27	0,73
22/01/2012	Luzerne	112	154	22	288	92%	0,39	0,47
23/01/2012	Luzerne	121	257	225	603	63%	0,20	0,57
24/01/2012	Luzerne	51	79	29	159	82%	0,32	0,50
24/01/2012	Luzerne	36	84	0	120	100%	0,30	0,30
24/01/2012	Luzerne	104	228	1	333	100%	0,31	0,32
24/01/2012	Luzerne	50	119	7	176	96%	0,28	0,32
22/11/2013	Colza	43	121	0	164	100%	0,26	0,26
05/12/2013	Luzerne	43	79	32	154	79%	0,28	0,49
10/12/2013	Chaume	51	106	34	191	82%	0,27	0,45
10/12/2013	Luzerne	66	85	0	151	100%	0,44	0,44
10/01/2014	Pâturage	39	58	3	100	97%	0,39	0,42
27/01/2014	Prairie	47	113	51	211	76%	0,22	0,46
Minimum :					100	0,54	0,20	0,26
Maximum :					603	1,00	0,44	0,73
Moyenne :					205,33	0,88	0,31	0,43

Le sex-ratio* moyen constaté (Tableau 11) permet de mettre en évidence un sex-ratio* moyen de 0,31 à 0,43, pour une moyenne totale de 0,37, ce qui correspond bien à 1 mâle adulte pour 2 « type femelle ».

Ce ratio nettement équilibré mâles est le signe d'un équilibre démographique qui explique probablement la croissance de la population. Cependant, au vu des effectifs de mâles reproducteurs contactés en Costière en période de reproduction, on devrait observer une taille de population de l'ordre de 2 800 – 3000 individus l'hiver, lorsque les individus de tous les sexes sont rassemblés (Tableau 11). Il y a donc bien un déficit d'individus de l'ordre du millier d'individus, non contactés en Costières lors de l'hivernage. Compte tenu du ratio équilibré des groupes contactés l'hiver, on peut donc estimer que ce sont des individus de tous les sexes, dans les mêmes proportions, qui quittent la zone en hiver ou ne sont pas détectés.



4.4 Connectivité des populations méditerranéennes

L'étude de l'évolution du ratio d'oiseaux en reproduction sur le nombre d'oiseaux en hiver, dans le département et la ZPS*, indique que tous les oiseaux se reproduisant en Costières n'y étaient pas détectés l'hiver (Tableau 10). Ceci a été historiquement confirmé par un premier programme de suivi télémétrique des outardes canepetières du Sud de la France qui avait été mené dans le cadre de la thèse d'Axel Wolff en 2001 (Dieuleveut & Wolff 2001, Dallard 2001). Il avait permis de mettre en évidence des échanges de part et d'autre du Rhône entre Crau et Costières. Des individus hivernant en Crau étaient contactés en Costières en période de reproduction et inversement.

La mise en place d'un programme de télémétrie et de suivi Argos* dans le cadre de cette thèse nous a permis de constater que les échanges entre les populations de Crau et du Languedoc étaient toujours d'actualité. Ils se font dans les deux sens : des individus capturés en hiver en Costière ont été contactés en période de reproduction en Crau, tandis que des individus équipés en période de reproduction en Costières ont passé une partie de l'hivernage en Crau.

Cependant, sur 27 individus équipés d'émetteurs VHF, 23 n'ont pas été contactés en dehors du Languedoc et 2 non pas été retrouvés malgré les prospections aériennes. S'agissant d'oiseaux équipés et suivis avant les travaux des fouilles (2013), la faible proportion d'individus ayant rejoint la Crau n'est pas imputable à la mise en place de la LGV*.

De même, sur 15 individus équipés de balises Argos*, 12 n'ont pas quitté le Languedoc en 2013-2014, malgré le démarrage des travaux. Ceci représente malgré tout une proportion plus élevée de transients, 3 mâles adultes sur 15 (= 20 %) contre aucun mâle adulte VHF.

Dans le détail, 3 individus équipés de VHF lors des hivers 2011-2012 et 2012-2013 en Costières ont été retrouvés en Crau. Une femelle adulte a été retrouvée en Crau l'hiver suivant uniquement, ce qui semble indiquer qu'elle n'a pas non plus effectué sa reproduction en Costière. Une femelle adulte a passé sa saison de reproduction en Costière, puis a été retrouvée l'hiver suivant en Crau. Un mâle immature enfin a été retrouvé en période de reproduction sur l'aéroport de Marseille-Provence. C'est également l'individu ayant parcouru la plus grande distance au site de capture connue (ca. 75 km). Il faut cependant noter que la télémétrie ne permet pas un rythme de suivi aussi élevé que les balises Argos* : des mouvements d'aller-retour ont pu ne pas être détectés, malgré les survols aériens.

Au contraire, 3 mâles adultes sur les 15 équipés de balises Argos* en période de reproduction en 2013 en Costières se sont rendus en Crau entre la mi-août et la fin mars 2014. L'un d'eux a effectué 1 aller-retour Costières-Crau au cours de l'hiver, puis a entamé sa saison de reproduction 2014 en Crau. Deux autres ont effectué 2 allers-retours au cours de la période décrite. L'un d'eux est alors retourné sur son secteur d'hivernage en Crau pour y accomplir sa saison de reproduction. L'autre s'est établi en Crau pour le début de sa période de reproduction, puis a cessé d'émettre. Une certaine synchronie des déplacements (avec souvent un jour de battement) a été observée entre les 3 individus : les individus 1 et 3 ont effectués le trajet Costière-Crau dans le même créneau de dates (3 jours), mais chacun avec des points de départ et d'arrivée différents ; les individus 1 et 2 ont ensuite effectué un aller-retour Crau-Costières dans les mêmes créneaux de temps (même journée) (départs et arrivées des deux sites, toujours avec des points de départ et d'arrivée individuels



différents) ; enfin, les individus 2 et 3 semblent avoir réalisé un retour en Costière dans le même laps de temps. Ces individus n'ayant pas fréquenté les mêmes lieux et n'ayant a priori pas voyagé ensemble (en groupe, ou du moins dans le même groupe) ceci suggère un rôle de facteurs externes. Les trajets Crau-Costières et inversement sont effectués a priori indifféremment en début (entre 20 h et 02 h) ou en fin de nuit (entre 02 h et 08 h), et représentent des distances de 20 à 50 km. Compte tenu des vitesses relevées sur d'autres systèmes de suivis embarqués sur des individus des populations du Centre-Ouest de la France, de telles distances peuvent être couvertes en moins d'1 heure de temps.

D'autre part, on a pu constater de la même façon la connectivité des populations languedociennes de l'Ouest des Costières et provençales. Les localisations des individus équipés de balises (VHF* ou Argos*) s'étendent de Marignane à l'Est jusqu'à Montpellier à l'Ouest (ce qui représente une amplitude de 105 km en ligne droite). Au sein du Languedoc, les localisations relevées confirment la connexion entre le plateau des Costières et le secteur de la basse plaine du Vidourle - Étang de l'Or jusqu'à l'aéroport de Montpellier à l'Ouest (2 individus cantonnés durant l'hiver), mais aussi avec la plaine de Saint-Chaptes au Nord (1 individu pendant 24h), et la plaine de Beaucaire au Sud-Est (2 individus cantonnés durant l'hiver).

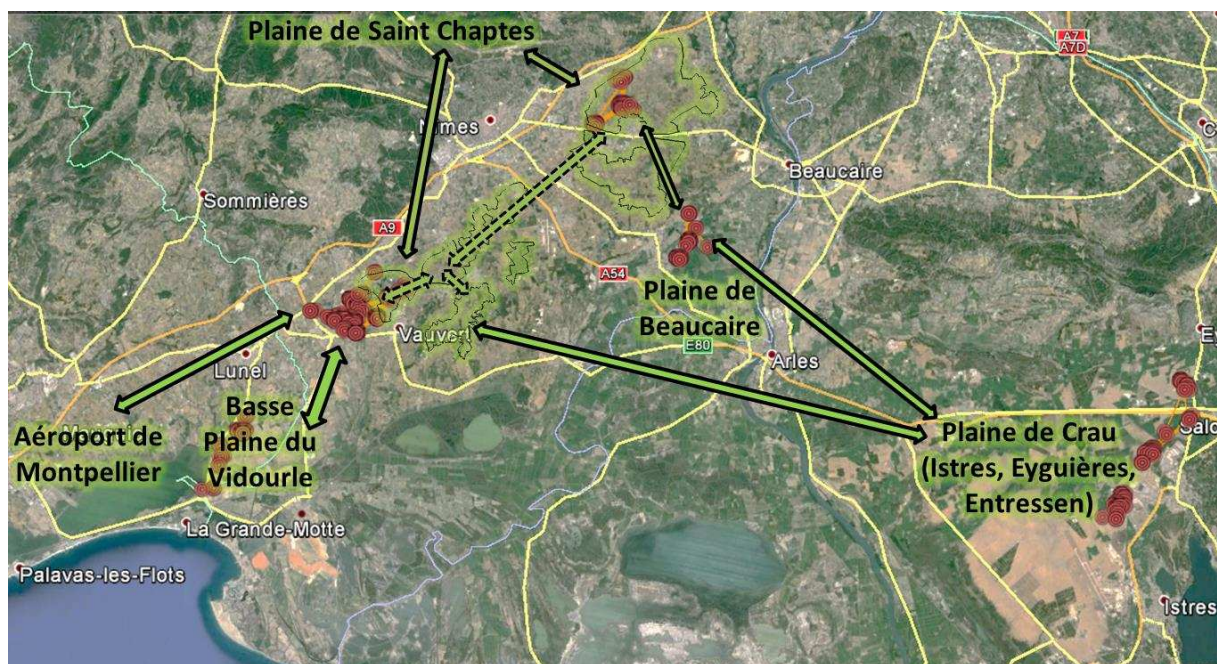


Figure 39 : Connectivité des populations méditerranéennes (contours de la ZPS en halo vert clair, flèches en pointillés = échanges inter-îlots, flèches continues = échanges hors ZPS).

Si la Basse Plaine du Vidourle constitue un site historiquement connu utilisé par les outardes du Gard, le lien jusqu'à l'aéroport de Montpellier n'avait pas pu être établi auparavant, ce qui suggère une progression de la population des Costières vers l'Ouest. Situation identique avec la plaine de Saint-Chaptes : la présence de l'espèce en reproduction et plus anecdotique en hivernage est connue, mais le lien avec la Costière n'avait pas pu être confirmé de façon certaine. Concernant la plaine de Beaucaire (à majorité occupée par des rizières), l'apparition de l'Outarde n'y a été relevée que récemment (2010) mais des échanges réguliers existent avec le plateau des Costières voisin.



De la sorte, on constate bien que les populations méditerranéennes françaises semblent communiquer entre elles, mais aucune quantification des flux n'est actuellement réalisable. Si la Crau a probablement pu jouer un rôle, i.e. probablement offrir des sites d'hivernage aux premières outardes nicheuses de Costières, aujourd'hui les liens sont plus ténus. De la même façon, on a établi que les outardes se reproduisant ou hivernant en Costières étaient susceptibles de rejoindre tous les noyaux connus de population entre Marseille et Montpellier et jusqu'aux contreforts des Cévennes (Saint-Chaptes) en Languedoc. Les sex-ratios* obtenus en Costières permettent de conclure qu'un recrutement local suffit à expliquer la croissance de cette population.

Les causes de l'apparition, de l'implantation durable et de la croissance de la population de Costière sont donc potentiellement liées à celles identifiées dans l'évolution des autres populations méditerranéennes, i.e. les modifications du milieu agricole.



4.5 Influence des changements agricoles sur la dynamique des populations méditerranéennes

4.5.1 Origine des populations méditerranéennes

Alors que le déclin national des effectifs de l'espèce s'accroît, le milieu des années 90 marque une phase d'augmentation de la population au sein de la ZPS*.

Les premières mentions de l'outarde dans le Sud de la France proviennent de Crau, hivernante rare au début du XX^{ème} siècle (Cheylan 1985), puis contactée en période de reproduction en 1956 (Lévêque & Ern 1960). Elle semble ensuite plus régulière en reproduction (Hoffman 1959a, b, von Frisch 1968) comme en hivernage (Lévêque 1963), mais sans estimation des effectifs disponibles.

En parallèle, la nidification de l'Outarde canepetière dans le Gard est avérée depuis 1967, même si sa présence ponctuelle en Costières est connue depuis les années 1930 (COGard 1993). Elle a été régulièrement à partir des années 1990, la croissance de la population ayant eu lieu au début des années 2000.

L'apparition des outardes dans la Costière est donc relativement récente, on ne dispose pas d'information précise sur l'origine des premiers oiseaux observés.

L'hypothèse d'un recrutement des premiers individus nicheurs en provenance des populations du Centre-Ouest est exclue pour deux raisons : les outardes languedociennes ne sont pas migratrices, et aucune outarde marquée dans ces populations migratrices du Centre-Ouest n'a jamais été contactée dans le Sud de la France. De plus, des recherches génétiques ont mis en évidence une nette distinction des haplotypes présents entre les populations sédentaires et migratrices de France ce qui suggère un isolement assez fort et donc des échanges inexistantes (Garcia et al. 2011). En revanche, des haplotypes communs entre populations espagnoles et population sédentaires du Sud de la France existent. Ceci pourrait corroborer l'hypothèse d'apport en provenance des populations sédentaires de la péninsule ibérique qui connaissaient à l'époque un décalage global des effectifs vers le Nord évoquée par Biotopie dans un dossier réglementaire préalable (2006). Cependant, le dernier recensement national indique que les populations du Nord de l'Espagne sont globalement en déclin, à l'exception de quelques populations locales où le recrutement local suffirait à expliquer la stabilité (Garcia de la Morena et al. 2006). Cette hypothèse semble donc peu réaliste. Le taux de croissance observé dans la population des costières est de plus compatible avec un recrutement local exclusivement.

La dynamique croissante des Costières contraste globalement avec les deux autres populations méditerranéennes : la population des Causses lozériens et la population de la Plaine de Crau.



4.5.2 La croissance rapide des plaines de Crau

L'Outarde canepetière est apparue assez tardivement en Crau, dans la seconde moitié du XX^{ème} siècle (Cheylan 1985). D'abord mentionnée au titre d'hivernante rare, puis de nicheuse en 1956 (Lévêque & Ern 1960), l'irrigation des habitats sur les pourtours de la steppe de Crau semble avoir entraîné l'augmentation rapide de la population et sa stabilisation au début des années 2000. Alors même que la population nationale déclinait fortement entre 1980 et 2000, les effectifs de mâles chanteurs estimés en Crau restaient stables, passant de 425-470 mâles vers 1980 (Cheylan 1985) à 473-539 mâles en 1998 (Wolff 2001). Véritable phénomène de complémentation, les outardes, oiseaux d'origine steppique, n'ont vu leur effectifs augmenter qu'en profitant à la fois de l'habitat fourni par la plaine de Crau et ses coussouls*, et des cultures mises en place suite à l'apport de l'irrigation à proximité, fournissant une alimentation suffisante l'année durant. L'abandon des cultures vivrières en bordure de coussouls* a semble-t-il joué un rôle prépondérant dans la dynamique globale de cette population (voir Wolff 2001 pour plus de détails).

4.5.3 Le déclin de la population des Causses lozériens

Il est vraisemblable que l'espèce soit apparue sur les Causses cévenols dans les années 60-70 (premières mentions connues) pour atteindre des effectifs maximaux de l'ordre de 10-15 mâles chanteurs entre 1978 et 1982 (Parayre 1993). La population a ensuite connu le même déclin que les populations françaises migratrices (Jolivet 1997, Fonderflick et al. 2001)) avec une disparition de la population au début des années 1990 pour le Causse Méjean (Fonderflick 1992, Parayre 1993) et plus précisément en 1996 sur le Causse de Sauveterre (Fonderflick & Destre 2000). On a cependant pu noter ponctuellement la présence de mâles chanteurs sur différents points du causse en période de reproduction (une observation d'un seul individu en 2002, 2004, 2005, 2012, 2014) (ALEPE in Meridionalis 2009 & 2011).

Il s'agissait d'une population marginale qui présentait la particularité d'être en limite de répartition altitudinale en France (altitudes supérieures à 900m) (Fonderflick & Destre 2000). La population était de petite taille, 5 à 10 mâles chanteurs recensés au maximum, 12 à 18 individus en rassemblement (Fonderflick & Destre 2000). Les outardes étaient principalement contactées en période de reproduction sur les parties steppiques des causses. Les conditions météorologiques hivernales étant défavorables (plus de 1000 mm de précipitations annuelles moyennes), les individus de cette population rejoignaient soit les concentrations d'individus hivernant en plaine du Languedoc Roussillon, soit les sites d'hivernage ibériques utilisés par les populations françaises migratrices. En tant que petite population, elle était plus exposée à la stochasticité* démographique, d'autant plus pour une espèce en lek (ce qui nécessite la présence simultanée d'un nombre minimum d'individus pour la reproduction) (Blondel 1995).

Le déclin de la population a pu être mis également en lien avec l'intensification de l'élevage ovin (Parayre 1993). Cette intensification a conduit à l'embroussaillage de parcelles abandonnées, la multiplication des clôtures et des pesticides, la modification des dates de fauche (Fonderflick & Destre 2000), et la disparition de la luzerne. Ainsi, à la fin du XIX^{ème} siècle une pression pastorale importante maintenait l'espace ouvert majoritaire (Brun et al. 1978), puis entre 1948 et 1989, on a pu mesurer une disparition de 137 ha de pelouse sèche



par an (5 1613 ha disparus, Duguépéroux 1999). De plus, la diminution du nombre d'exploitations et la croissance de la taille des troupeaux, l'apparition et l'essor des clôtures à ovins sont une modification majeure du paysage depuis les années 80 sur le Causse (Lardon et al. 1995). Cette intensification de l'élevage ovin amène aussi à une faible utilisation des pâturages éloignés des exploitations qui s'embroussaillent progressivement, tandis que les prairies plus proches des exploitations sont surpâturées (Fonderflick et al. 2001).

L'évolution de cette population suit globalement celle de la population Centre-Ouest, dont le déclin est lui aussi clairement lié aux modifications de l'habitat agricole, à ceci près que la population du Centre-Ouest a souffert des conséquences de l'intensification agricole quand c'est en Lozère la déprise agricole qui a entraîné la disparition de la population locale.

Cette influence primordiale des changements de pratiques agricoles sur la dynamique des populations observées en plaine de Crau et sur les Causses est aussi sensible sur la Costière.

4.5.4 Influence des changements agricoles sur la population de Costières

4.5.4.1 En période de reproduction

En Costières, la phase de croissance quasi exponentielle de la population entre le milieu des années 90 et les années 2010 s'est faite en parallèle d'une évolution marquée du paysage agricole. En effet, cette même période a vu l'apparition et l'augmentation de la surface en jachères suites aux recommandations de la Politique Agricole Commune, les campagnes d'arrachage et de replantation de vignes et de vergers, l'abandon d'une partie des terres situées sous l'emprise* de la future LGV*, dans une zone globalement peu soumise aux traitements insecticides (Biotope 2009). Dans le même temps, les zones les plus exploitées par les outardes gardoises au début du XX^{ème} siècle, qui documentaient des preuves de reproduction de l'outarde (1930) ont peu à peu été modifiées, surtout la Gardonnenque qui portait localement la plus grosse partie de la population (environ 50 individus). Cette plaine agricole a connu à la fois un fort déclin du pâturage ovin et un abandon des prairies fourragères au profit de polycultures à plus fort rendement (céréales, vignes). Ce sont ainsi les habitats documentés comme les plus utilisés en période de reproduction qui ont progressivement disparus.

En Crau comme en Costières un lien semble pouvoir être fait avec le changement d'agriculture. En Crau, l'agriculture a modifié l'habitat steppique originel, assurant des couverts plus diversifiés et à même de permettre une réalisation complète du cycle biologique annuel de l'espèce (Wolff et al. 2001). En Costières, la mise en place de la viticulture et de la polyculture à large échelle a modifié les cultures initiales. Dans les deux cas, c'est essentiellement l'arrivée et l'essor de l'irrigation qui ont permis ces changements.



4.5.4.2 En période d'hivernage

Un autre phénomène de changement agricole majeur a été constaté en hivernage.

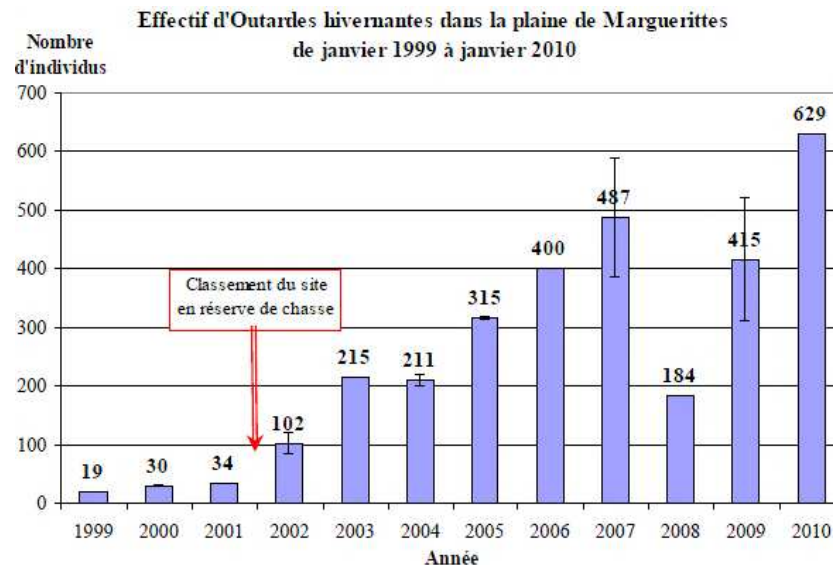


Figure 40 : Effectifs d'outardes contactés en période d'hivernage sur le site d'hivernage de Marguerittes (source CEN LR et al. 2011).

L'implantation d'un exploitant agricole (lors hiver 1997-1998) qui a mis en place des cultures de colza sur plus de 60 hectares a permis de créer un site propice à l'hivernage (i.e. présence de grandes surfaces de légumineuses peu sujettes au dérangement), fréquenté par quelques oiseaux dès le premier hiver. Après le classement de cette parcelle en réserve de chasse en 2001, les effectifs hivernants ont augmenté très fortement, passant de 20-30 individus à une puis plusieurs centaines d'individus (Figure 40) (CEN LR et al. 2011).

Ce phénomène local semble avoir eu des répercussions à l'échelle de toute la ZPS*. En effet, si l'on compare l'évolution des effectifs de mâles chanteurs et d'hivernants, un certain décalage temporel des évolutions est observable (Figure 30).

La Costière nîmoise, de par son type de paysage et de dynamique agricole, offre à la fois des habitats favorables en période de reproduction, mais aussi des conditions d'hivernage favorables (grandes cultures de légumineuses peu sujettes au dérangement). Or, on sait que la quiétude et les conditions d'hivernage conditionnent pour partie le bon état des populations. C'est le cas notamment des anatidés chez qui la condition corporelle hivernale, entre autres, augmente le succès reproducteur (Boos et al. 2002, Heitmeyer 1988). L'apparition et l'essor de la population suivent celles de l'espèce en Crau, en lien avec la transformation des paysages, mais avec un décalage plus marqué dans le temps, quand à l'inverse les modifications de pratiques agricoles ont sonné le glas de l'espèce en Lozère.



SYNTHÈSE / RÉSUMÉ DE LA PARTIE :

- La population des Costières de Nîmes est d'apparition récente. D'abord constituée d'oiseaux nicheurs hivernant essentiellement en Crau, elle a pu s'implanter en hivernage suite à un changement majeur de pratiques agricoles. Le lien entre les différentes populations méditerranéennes a clairement pu être établi. L'évolution de la population des Costières contraste avec les dynamiques d'autres populations locales (croissance puis stabilisation, déclin puis disparition). Toutes ces variations de dynamiques sont en relation avec des modifications majeures des pratiques agricoles locales.
- En Costière, la ZPS* compte aujourd'hui l'essentiel de la population départementale nicheuse, et la majorité de la population hivernante. Or c'est sur cette zone que les changements agricoles ont été les plus intenses. L'évolution de la population de cette zone va numériquement fortement impacter les tendances départementales de distribution de l'espèce. L'étude de cette population est donc de tout premier plan.
- Les premiers signes de fléchissement de la croissance (exponentielle de 1980 à 2010) apparaissent, une capacité de charge et un taux de croissance maximum sont modélisables.



5. Paramètres influençant les taux de croissance locaux

5.1 Distribution spatio-temporelle des taux de croissance

La répartition locale des taux de croissance semble très hétérogène dans le temps et l'espace. Nous disposons de la distribution complète des mâles sur la ZPS* durant les 4 années précédant les travaux de construction de la ligne.

Nous avons représenté la distribution des taux de croissance en appliquant un carroyage de 500 x 500 m sur l'ensemble de la zone d'étude (ZPS*) et en calculant pour chaque maille le taux de croissance interannuel (Figure 41).

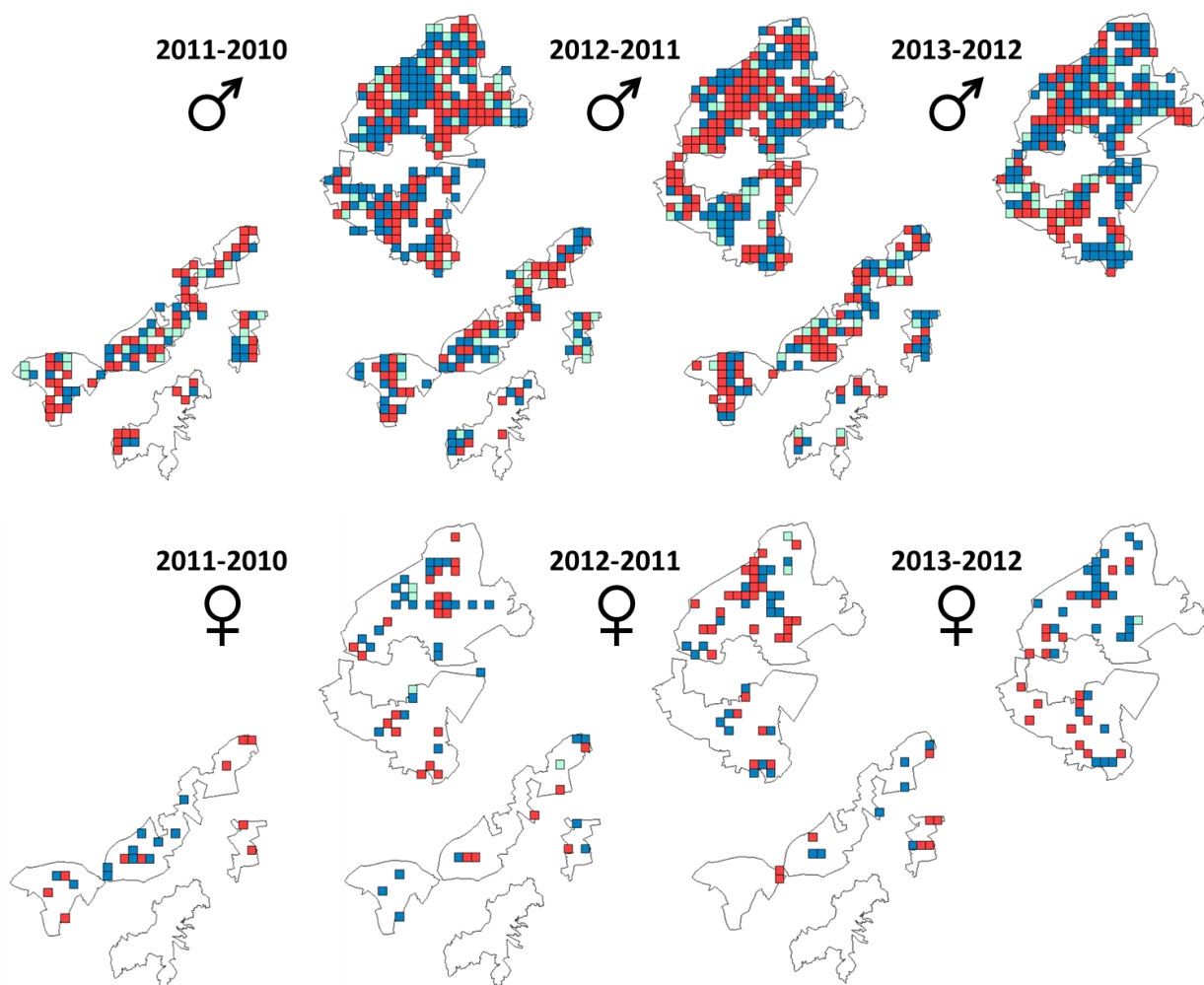


Figure 41 : Répartition des taux de croissance des mâles (en haut) et des femelles (en bas) entre 2010 et 2013 par mailles de 500 x 500 m (croissance positive en rouge, négative en bleu foncé, pas de croissance en bleu clair). Seules les mailles occupées sont représentées.

De façon générale, il semble que le signe du taux de croissance d'une maille change d'une année sur l'autre : une augmentation de la densité une année donnée serait suivie d'une diminution l'année suivante. On observe également une organisation spatiale des taux de croissance, les taux sont globalement positifs ou négatifs sur des mailles proches formant



ainsi des patches avec des taux de croissance allant dans le même sens. Il en résulte aussi que, d'une année sur l'autre, de grands secteurs de mailles contiguës changent de signe du fait de cette tendance à l'inversion des taux de croissance entre années. Afin de comprendre quels sont les paramètres qui affectent localement ce taux de croissance, nous nous sommes appuyés sur les données de transects, c'est-à-dire sur le jeu de données concernant la distribution des mâles chanteurs le plus exhaustif possible, et les relevés d'assolement, soit l'occupation des sols de toutes les parcelles de la ZPS*. Ces données sont relevées chaque année depuis 2010 de façon standardisée (voir la partie « méthodes »). Lorsque certaines années comptent plusieurs campagnes de transects, nous avons retenu la campagne la plus proche d'une date moyenne centrée sur la seconde quinzaine de mai chaque année, ce qui correspond dans notre fenêtre d'écoute au pic de chant des mâles.

Nous avons comptabilisé respectivement 569, 605, 684 et 629 mâles en 2010, 2011, 2012 et 2013. Dans le même temps ont été contactées 76, 60, 91 et 88 femelles. Ceci représente 420 mailles occupées au moins une fois par au moins un mâle entre 2010 et 2013, et 117 mailles occupées au moins une fois par au moins une femelle. Le sous-jeu de données utilisé pour les mâles portera donc sur 420 mailles, celui des femelles sur 117. Respectivement 259, 250, 268 et 258 mailles sont occupées par au moins un mâle en 2010, 2011, 2012 et 2013, et 40, 36, 39 et 33 mailles sont occupées par au moins une femelle.

5.2 Taux de croissance par maille

Un modèle complet par sexe a été réalisé (pour le détail des variables, cf. 3.8.1).

Parmi les paramètres significatifs retenus à l'issue de la sélection de modèle, les variables d'habitat sont particulièrement peu représentées. Les paramètres de composition du paysage n'influencent pas les taux de croissance quel que soit le sexe (Tableau 12).

Tableau 12 : Pente des effets des taux de croissance par maille par sexe et significativité des facteurs explicatifs (basée sur un *Likelihood Ratio Test*).

Taux de croissance		Distance à l'emprise	Nombre d'individus du sexe opposé	Nombre d'individus du même sexe à t-1
Mâles	pente de l'effet	-0,02	0,09	-0,07
	p-value	<0,01	<0,01	<0,01
Femelles	pente de l'effet	-	0,03	-0,19
	p-value	-	<0,01	<0,01

La seule variable de configuration du paysage influente est la distance à l'emprise* et cela sur les taux de croissance des mâles uniquement (Tableau 12 et Figure 42).

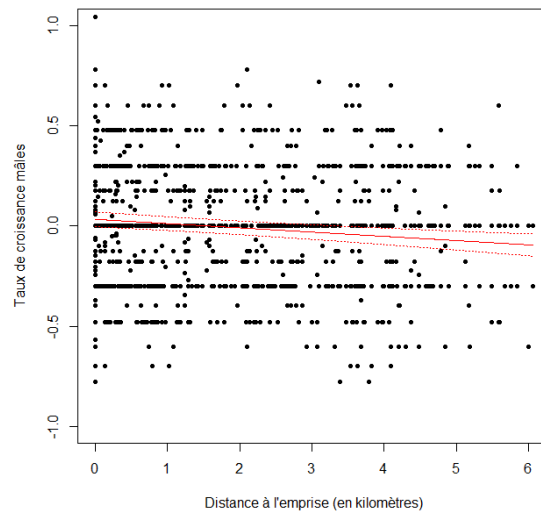


Figure 42 : Influence de la distance à l'emprise (en kilomètres) sur les taux de croissance des mâles par maille de 500 x 500 m.

Le taux de croissance est en effet positif jusqu'à 1 500 m de l'emprise*, il devient négatif au-delà (Figure 42). L'abondance d'individus du sexe opposé l'année en cours et l'abondance d'individus du même sexe l'année précédente sont les deux seules variables sociales qui impactent aussi significativement, et très fortement, le taux de croissance local des mâles comme des femelles (Tableau 12).

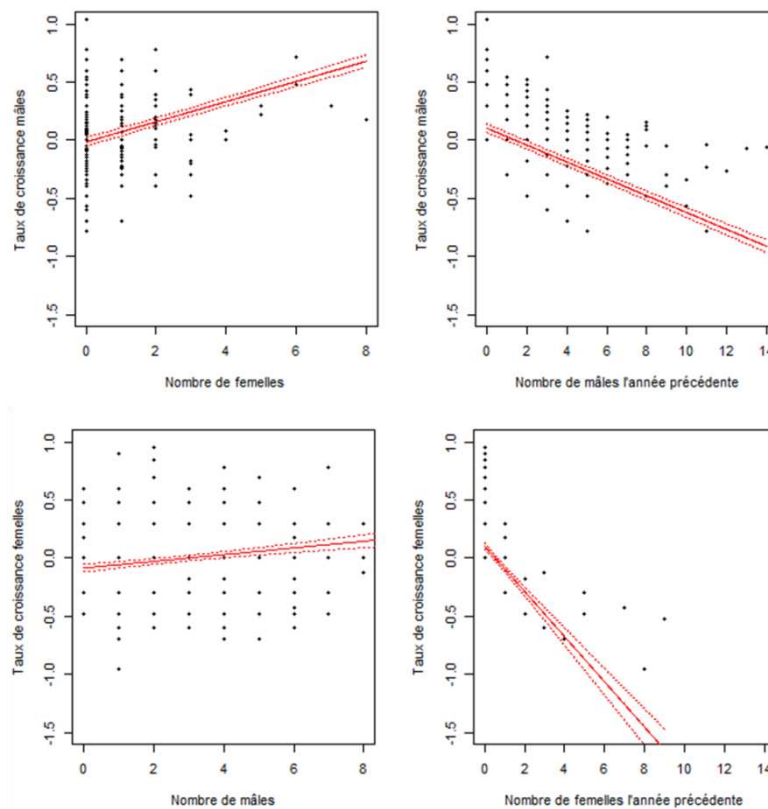


Figure 43 : Variables influençant les taux de croissance des mâles (en haut) et des femelles (en bas) par maille de 500 x 500 m (à gauche nombre d'individus du sexe opposé, à droite nombre d'individus du même sexe l'année précédente).



On constate (Figure 43) que le taux de croissance des mâles est fortement impacté par le nombre de femelles : il passe de 0 en l'absence de femelles à 0,7 lorsqu'il y a 8 femelles dans la maille, ceci signifie qu'en l'absence de femelles, les effectifs sont stables d'une année sur l'autre, alors qu'ils présentent de très fortes croissances en présence de femelles. De façon réciproque, les taux de croissance des femelles sont négativement impactés par l'absence de mâles alors qu'ils évoluent fortement dès qu'il y a plus de 3 mâles dans la maille (Figure 43).

En revanche, le taux de croissance d'un sexe une année donnée est négativement corrélé aux effectifs de ce même sexe l'année précédente : ainsi plus la densité de mâles est forte l'année précédente sur une maille, moins le taux de croissance des mâles y sera élevé (Tableau 12). Le taux de croissance est en moyenne légèrement positif sur les mailles vides, mais dès qu'un conspécifique est présent l'année précédente, le taux de croissance devient négatif. Au-delà de 8 mâles par maille l'année précédente, la croissance des mâles est systématiquement négative, tandis que chez les femelles, on n'observe pas de croissance positive dès lors qu'il y a au moins une femelle sur la maille l'année précédente. Ces résultats confirment ce qui avait été observé sur le signe des taux de croissance d'une année sur l'autre (cartes de la Figure 41) : lorsque la croissance sur une maille est forte une année donnée, les effectifs deviennent fort et l'année suivante le taux de croissance est fortement négatif. Ceci constitue l'expression d'une densité dépendance* négative. L'effet de la densité dépendance* négative semble plus élevé chez les femelles que chez les mâles (Figure 43).

En revanche, les densités des mâles sur les mailles voisines (modélisées ici en nombre de mâles par mailles voisines dans un *buffer* de 1 500 m, ramenés à leur distance à la maille au carré) n'influencent pas les taux de croissance des mâles ni celui des femelles. Pour étudier l'effet de la distribution des individus une année donnée, l'autocorrélation spatiale des taux de croissance de mâles a été testée à l'aide d'un test de Moran ($I = 15,0566$, $p\text{-value} < 0,01$) et visualisée à l'aide d'un variogramme sur les taux de croissance de mâles des trois paires d'années, sur l'ensemble des îlots de la ZPS*. Une autocorrélation spatiale des taux de croissance semble exister chez les mâles, d'une portée de 1 500 m environ (Figure 44). L'évolution des taux de croissance à proximité de la ligne sera détaillée dans la section « Impacts » (Figure 63).

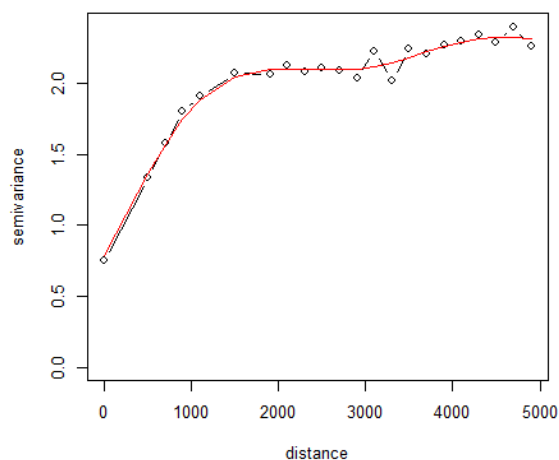


Figure 44 : Variogramme sur les taux de croissances de mâles chanteurs *nested* par îlot et *croisés* par année entre 2010 et 2013.



Il semble donc bien y avoir une corrélation entre les taux de croissance des mailles proches, visibles sur les cartes de la Figure 41 et le variogramme de la Figure 44, mais celle-ci n'est pas expliquée par les abondances de mâles enregistrées sur les mailles voisines, l'année précédente comme l'année en cours.

Pour les mâles comme les femelles, les effets des variables de composition et configuration du paysage sont faibles, et les effets des variables sociales semblent prépondérants. Le taux de croissance d'une maille donnée est influencé par l'abondance d'individus sur cette maille l'année précédente, mais pas par l'abondance de mâles sur les mailles voisines la même année, ni l'année précédente. Les taux de croissance sont donc dépendants uniquement de l'abondance sur la maille l'année précédente, pas de celle sur les mailles voisines. Cependant, les taux de croissance sont spatialement autocorrélés entre eux, sur une portée de 1 500 m, ce qui correspond à une amplitude de trois mailles. À noter que cette distance est identique à la distance d'effet spatial de l'emprise*. Mais cet effet est répété dans le temps (effet année en aléatoire dans notre modèle). Il ne s'agit donc pas d'un effet de la future ligne, mais bien d'un phénomène d'agrégation avéré dans le temps et distribué sur toute la zone.

5.3 Densité-dépendance locale

On observe une densité-dépendance* négative marquée d'une année à l'autre chez les mâles comme chez les femelles (Figure 45). Nous avons cherché à la décrire.

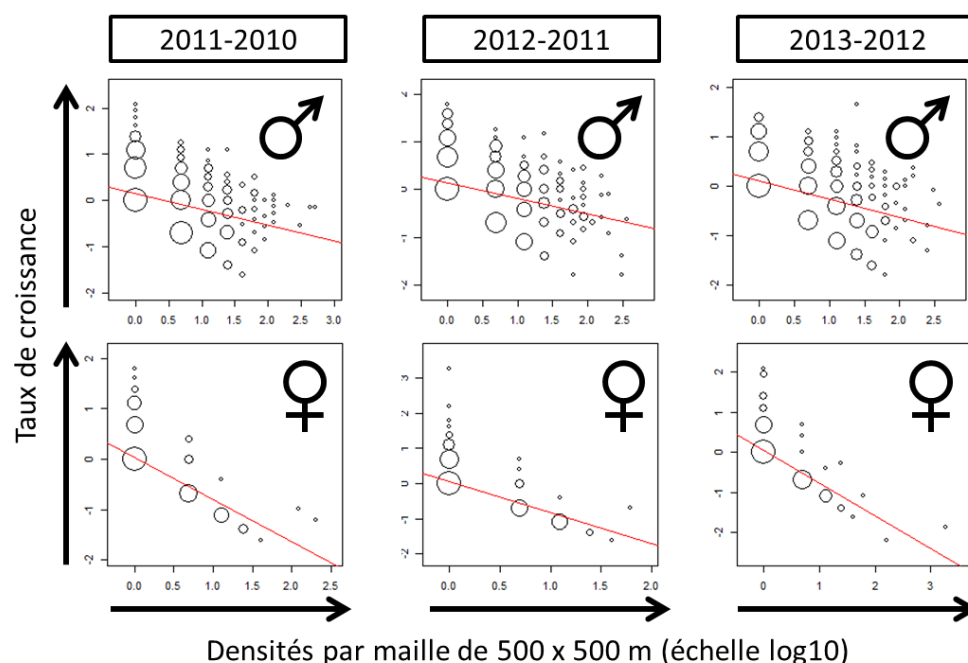


Figure 45 : Taux de croissance interannuels de 2010 à 2012 (de gauche à droite) en fonction des densités par maille de 500 x 500 m l'année précédente (mâles en haut, femelle en bas). La taille des points est proportionnelle au nombre d'observations identiques (fonction *count* du package *plyr*). Une courbe de tendance linéaire (type *lm*) est tracée afin de rendre compte de l'intensité de la corrélation.



Indépendamment de la paire d'années successives étudiée et pour les deux sexes, on observe bien un net patron de densité-dépendance. Afin de vérifier qu'il ne s'agit pas d'un épiphénomène artificiellement créé par l'échelle d'observation, une taille de maille double est testée (1 000 m x 1 000 m).

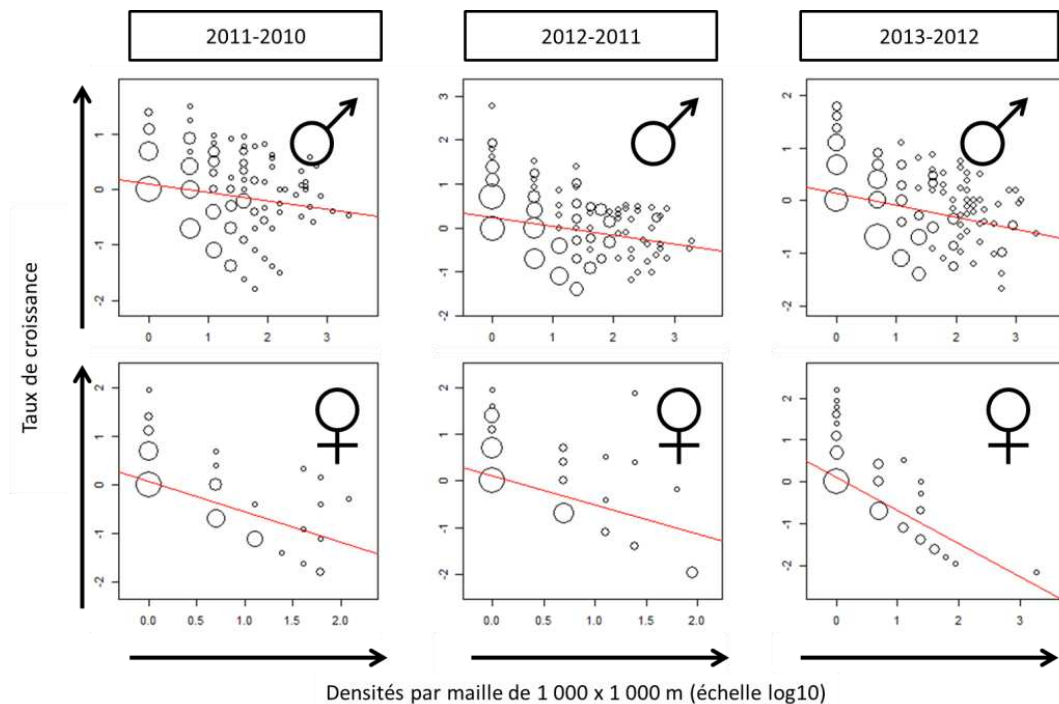


Figure 46 : Taux de croissance interannuels de 2010 à 2012 (de gauche à droite) en fonction des densités par maille de 1 000 x 1 000 m l'année précédente (mâles en haut, femelle en bas). La taille des points est proportionnelle au nombre d'observations identiques (fonction *count* du package *plyr*). Une courbe de tendance linéaire (type *lm*) est tracée afin de rendre compte de l'intensité de la corrélation.

Cette densité dépendance* négative est semblable en tout point en utilisant des mailles de 1000 x 1000m. La densité dépendance* observée ne résulte donc pas d'un artéfact lié à l'échelle.

Nous avons par ailleurs testé l'influence du taux de croissance sur une paire d'années successives en fonction du taux de croissance précédent (Figure 47).

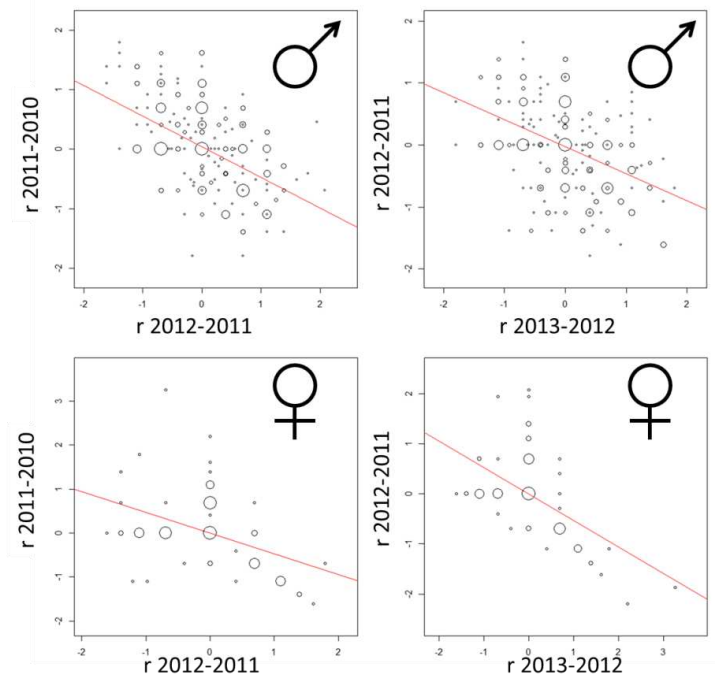


Figure 47 : Influence croisée des taux de croissance successifs par sexe entre 2010 et 2013. La taille des points est proportionnelle au nombre d'observations identiques (fonction *count* du package *plyr*). Une courbe de tendance linéaire (type *lm*) est tracée afin de rendre compte de l'intensité de la corrélation.

Les taux de croissance successifs sont eux aussi corrélés, négativement, ce qui n'est pas attendu : l'explication plausible tient dans le fait que les individus se redistribueraient dans l'espace comme ceci est perceptible sur les cartes de la Figure 41. Pour le tester, nous avons tracé, pour chaque sexe, le taux de croissance d'une année en fonction de l'avant dernier taux de croissance, c'est-à-dire le taux de croissance 2012-2013 en fonction du taux de croissance 2011-2010 (Figure 48).

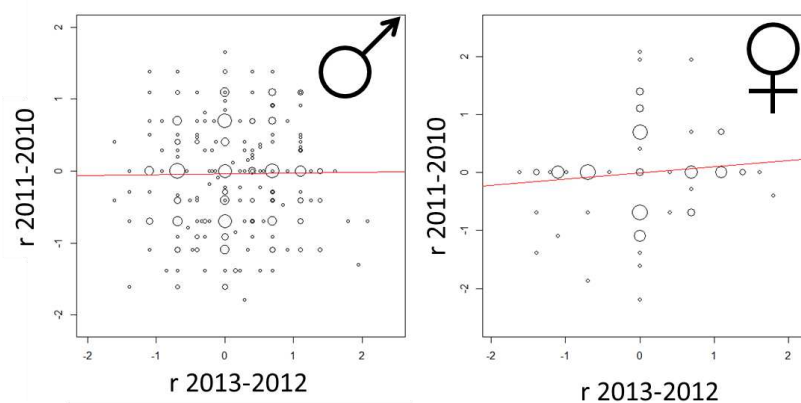


Figure 48 : Taux de croissance en fonction du taux de croissance 2 ans auparavant, par maille (mâles à gauche, femelles à droite).



Il apparaît que la corrélation des taux de croissance dans le temps ne l'est que d'une année sur l'autre (le « lag » est de 1). La croissance locale peut donc s'expliquer par les variations d'effectifs sur deux saisons de reproduction complètes successives.

Les taux de croissance des deux sexes sont positivement auto-corrélés spatialement et négativement auto-corrélés temporellement. Si l'autocorrélation spatiale positive est attendue pour une espèce en lek présentant un comportement agrégatif, en revanche les phénomènes temporels sont plus complexes à expliquer.

Ces déplacements sont structurés entre eux, mais on ne peut pas détecter de structuration imputable à la composition ou la configuration du paysage. Le seul effet sensible du paysage semble la distance à l'emprise*. Il semblerait ainsi que le secteur du futur tracé a concentré les fortes croissances sur les 3 dernières années avant travaux, mais cela n'explique a priori pas l'ensemble du patron.

Si la distribution de l'habitat favorable dirigeait celle des individus, on n'observerait des mailles qui se rempliraient puis se stabiliseraient. Ces mailles arriveraient à saturation, il s'y mettrait en place des phénomènes de régulation densité-dépendants. Il y aurait donc une certaine stabilité temporelle dans la distribution des taux de croissance. Ce n'est donc pas la sélection d'habitat qui concentre ponctuellement les individus. La question se pose alors de savoir s'il existe dans cette population des paramètres uniquement liés à l'habitat qui influencent la présence et la densité des individus.

Les variations des taux de croissance sont fortes, autocorrélées dans l'espace et le temps : elles traduisent des phénomènes d'agrégation de forte amplitude (jusqu'à 20 mâles pour 0,25 km²) sur des pas de temps courts (une année). Compte tenu des variables liées aux outardes sélectionnées à l'issue de notre modélisation, il apparaît probable que ce sont les facteurs « sociaux » qui dirigent la répartition des individus. Les interactions inter et intra sexes semblent fortes au vu des pentes des effets, et brèves compte tenu du délai d'autocorrélation temporelle. L'ampleur et la brièveté de ces phénomènes laissent supposer un lien avec les très fortes densités observées sur la zone. À de telles densités, les interactions intra-spécifiques, essentiellement la compétition, pourraient atteindre des proportions très fortes et opérer de vastes mouvements de population, contrebalancés par le système d'appariement de l'espèce. Cependant, on sait d'autre part que les mâles sont globalement philopatriques et fidèles à une place de chant.

Ceci pourrait révéler l'existence d'une très forte proportion de mâles non-territoriaux au sein de la population, sujette à des mouvements annuels massifs de prospection autour de leks établis.

La faible répétabilité de patrons de distribution dans le temps pose une seconde question en termes de conservation : si d'une part l'habitat n'a pas d'influence sur la distribution des individus, et que d'autre part la distribution globale des individus change chaque année sans possibilité de modélisation, comment orienter qualitativement, quantitativement et spatialement la mise en place de mesures de compensation ?

À l'échelle étudiée (i.e. mailles de 500 m et 1000 m), les effets de l'habitat ne sont pas sensibles. Une étude à une échelle plus fine, de l'ordre de la parcelle, est nécessaire pour comprendre si ces patterns de distributions s'expliquent par des phénomènes spatialement plus restreints.



SYNTHÈSE / RÉSUMÉ DE LA PARTIE :

- L'influence majeure des pratiques agricoles supposée sur l'évolution de la distribution des outardes de Costières semble limitée.
- Une structuration à grande échelle des taux de croissance est perceptible. Cette distribution de la croissance semble portée par certains paramètres sociaux locaux, et fortement (négativement) corrélée dans le temps autant que (positivement) dans l'espace.
- Il existe des différences légères des facteurs influençant la croissance de chacun des sexes. Or, les problématiques de conservation nécessitent une meilleure appréhension des paramètres conditionnant les taux de croissance des femelles. D'autre part, les problématiques de conservation, via les mesures locales d'aménagement, demandent une maîtrise des paramètres induisant une croissance positive à l'échelle de la parcelle ou d'un ensemble de parcelles proches. Une étude plus poussée de la sélection d'habitat de chaque sexe, en relation avec les différentes échelles spatiales étudiées devrait fournir des éléments déterminants en ce sens.



NB : Cette partie correspond à la traduction d'un article (cf. Annexe)

6. Sélection d'habitat

6.1 Introduction

Alors que les objectifs de conservation ciblent généralement les espèces, les actions de conservation travaillent la plupart du temps sur l'habitat (Sutherland & Hill 1995, Ausden 2007). Chez les espèces dépendantes d'actions de conservation, l'utilisation de l'habitat ou *habitat use* (incluant la sélection d'habitat ou *habitat selection*) est la pierre angulaire de beaucoup de stratégies de conservation (Simberloff 1998). Il est donc essentiel de bien comprendre la sélection d'habitat pour créer des mesures de gestion de l'habitat, ou *habitat management*, pertinentes et efficaces (Morris 2003, Morrison et al. 2006). L'utilisation de l'habitat se définit comme la façon dont les individus utilisent l'habitat pour recouvrir l'ensemble de leurs besoins biologiques (Block & Brennan 1993). Sous l'hypothèse que les individus sont de compétitivité égale, la distribution libre idéale ou *Ideal Free Distribution (IFD)* prédit que la distribution spatiale des ressources (nourriture, abris, sites de nidification) détermine celle des individus (Fretwell & Lucas, 1969; cf. Jones 2001 pour une *review** chez les oiseaux). Cependant, les individus sont généralement de compétitivité inégale, par conséquent leur distribution spatiale peut être contrainte par la compétition. Ceci constitue une extension de l'*IFD*, la distribution despotique idéale ou *Ideal Despotic Distribution (IDD)* (cf. Sutherland 1996) selon laquelle les capacités compétitives, en complément de la disponibilité alimentaire, contrôlent les domaines vitaux individuels. Les interactions individuelles comme la compétition (Svårdson 1949, Martin 1993, Petit & Petit 1996), l'attraction intraspécifique (Danchin et al. 1998, Forsman et al. 1998) ou les interactions résultant de la déplétion des ressources (Martin 1993, McCollin 1998) peuvent ainsi conjointement modifier la forme des distributions animales. De plus, les caractéristiques des autres individus, comme le sexe, l'âge, l'expérience ou la condition corporelle renforcent les dissimilarités de besoin ou de compétitivité, influencent le comportement et, de la sorte, la sélection d'habitat. Le sexe en particulier joue souvent un rôle crucial car le dimorphisme sexuel impose une utilisation des ressources différente, ou des comportements dépendants du sexe (e.g. Trebaticka et al. 2008, Evans 2012). C'est le cas des systèmes d'appariement polygines (e.g. en lek) où les distributions des femelles et des mâles sont très dissemblables (Gray et al. 2009). Ainsi, la sélection d'habitat est un comportement complexe influencé par la distribution des ressources et leur abondance, la structure du paysage mais également par les comportements sociaux et le sexe (Jones 2001). Le nombre d'individus dans un habitat ou un patch donné peut ainsi ne pas être un bon indicateur de sa qualité *per se* (Van Horne 1983, Pulliam 1988, Caughley 1984). Du fait de la complexité du vivant, les études de sélection d'habitat sont entravées par des problèmes méthodologiques et statistiques qui méritent que l'on s'y attarde. Elles sont habituellement basées sur des comparaisons entre l'habitat utilisé et l'habitat non-utilisé ou entre l'habitat utilisé et l'habitat disponible (Jones 2001). De plus, la sélection d'habitat agit à différentes échelles spatiales et temporelles (Orians & Wittenberger 1991) : l'échelle à laquelle les analyses sont conduites peut affecter l'habitat utilisé versus l'habitat disponible. Typiquement, l'habitat inutilisé à une échelle donnée peut devenir de l'habitat utilisé à une échelle plus large, simplement parce qu'à large échelle, les habitats sont mélangés donc il y a plus d'inclusion d'habitat favorable. Ceci est particulièrement vrai pour les habitats fragmentés tels que les paysages agricoles,



où l'occupation des sols d'origine anthropique a profondément modifié la structure du paysage et la qualité des habitats (Wiens 1986, 1989, Newton 1998). Dans de telles mosaïques, la distribution des individus ne dépend pas seulement de la qualité de chaque patch d'habitat, mais aussi possiblement de l'arrangement et la configuration spatiale des patches entre eux (Pope et al. 2000, Soderstrom & Part 2000).

Les mosaïques d'habitat, comme celles que l'on trouve dans les paysages agricoles extensifs, ont particulièrement décliné à travers l'Europe depuis les années 50 via l'intensification agricole découlant principalement de la Politique Agricole Commune (Santos & Suarez 2005). Par conséquent, les oiseaux des milieux agricoles sont le cortège avifaunistique européen ayant souffert des plus forts taux de déclin (Burfield 2005). L'Outarde canepetière, oiseau du Paléarctique Ouest originellement inféodé aux habitats steppiques mais à présent retrouvé dans les milieux agricoles extensifs (Wolff et al. 2002; Garcia de la Morena et al. 2006), a disparu de 20 pays européens depuis 1970 et les populations des milieux agricoles français ont subi un déclin de 94 % de leurs effectifs entre 1982 et 1996 (Jolivet & Bretagnolle 2002, Inchausti & Bretagnolle 2005, Suarez et al. 1996). L'Outarde canepetière est inscrite à la liste rouge de l'UICN, classée comme quasi menacée ("*Near Threatened*", Birdlife International 2014). Son déclin résulte directement des effets combinés de l'importante diminution de la disponibilité en arthropodes (en partie due à l'usage de produits phytosanitaires) et de la destruction des nids par la fauche (pontes, nichées ou même femelles adultes, Inchausti & Bretagnolle 2005), phénomènes tous deux amplifiés par la simplification de l'habitat, la disparition des prairies et la mécanisation croissante de l'agriculture (De Juana et al. 1993, Bretagnolle et al. 2011). En conséquence, les mesures de conservation pour cette espèce visent à adapter les périodes de fauche, réduire l'utilisation de produits phytosanitaires et de traitements mécaniques, et enfin mettre en place des prairies permanentes.

Du fait de son déclin précipité et de son statut de conservation défavorable, la sélection d'habitat de l'Outarde canepetière a été l'objet de nombreuses études récentes, essentiellement dans la péninsule ibérique et en France (Bretagnolle et al. 2011, Silva et al. 2014, Tarjuelo et al. 2014). L'espèce présentant un système d'appariement en « lek éclaté » (Jiguet et al. 2000, Jiguet & Bretagnolle 2014), sa sélection d'habitat diffère fortement entre les sexes (Morales et al. 2008). Les mâles en parade défendent de petits territoires visités par les femelles uniquement dans le but d'être fécondées, puis celles-ci nichent et élèvent les poussins seules en dehors des territoires des mâles. Les mâles parquent dans des milieux ouverts afin d'être visuellement et acoustiquement détectés par les femelles, c'est pourquoi la plupart des études de sélection d'habitat menées sur cette espèce ont été conduites sur les mâles. Cependant, les mesures de conservation ciblent plutôt les femelles reproductrices (Bretagnolle et al. 2011), le sexe pour lequel la sélection d'habitat est la moins bien connue. Les mâles préfèrent de faibles hauteurs de végétation (Martinez 1994, Silva et al. 2010), à la fois dans des prairies, pâtures et friches ou des cultures de printemps annuelles (Delgado et al. 2010, Santangeli & Dolman 2011). Les femelles recherchent des végétations plus denses avec une hauteur moyenne d'environ 30 cm afin de se dissimuler à la vue des prédateurs durant la ponte et la couvaison (Morales et al. 2008), nichant de préférence dans les prairies les plus grandes (Silva et al. 2013), ou les friches (Morales et al. 2013), et à proximité de mâles chanteurs (Morales et al. 2013, Silva et al. 2013). De plus, les femelles sélectionnent des secteurs fournissant une forte disponibilité en arthropodes, particulièrement les Orthoptères et les Carabes (Jiguet et al. 2002, Traba et al. 2008), ainsi



qu'un abri pour l'élevage de la nichée (Lapiedra et al. 2011). Dans le peu d'études analysant les différences d'utilisation de l'habitat entre les sexes, d'importantes différences ont été trouvées (Morales et al. 2008, Salamolard & Moreau 1999). Ainsi, la composition de la végétation semble différer entre les mâles préférant une importante richesse spécifique en plantes alors que les femelles favorisent les sites riches en légumineuses, ces derniers comportant les plus importantes abondances d'arthropodes (Salamolard & Moreau 1999, Jiguet et al. 2002, Faria et al. 2012b). A plus large échelle, les mâles préfèrent des paysages hétérogènes comportant des friches et de fortes diversités de cultures (Campos & Lopez 1996, Wolff et al. 2001, 2002, Suarez-Seoane et al. 2008), ils évitent les aménagements anthropiques tels que les villages et les infrastructures linéaires (Faria & Rabaça 2004, Suarez-Seoane et al. 2002), faisant cependant parfois montre d'un haut degré de tolérance (Martinez 1994).

Malgré de nombreuses études sur la sélection d'habitat de l'Outarde canepetière, particulièrement dans le but de promouvoir des mesures de conservation ciblées pour cette espèce menacée, des lacunes subsistent et peuvent amener à se questionner sur les stratégies de conservation menées actuellement. En premier lieu, des résultats contradictoires apparaissent parfois d'une étude de sélection d'habitat à l'autre. Par exemple, l'importance de la disponibilité en insectes a été démontrée chez les mâles seulement (Jiguet et al. 2002), chez les deux sexes conjointement (Faria et al. 2012b) ou pour aucun des deux (Morales et al. 2008). D'autre part, une seule étude a analysé le rôle de l'attraction conspécifique chez l'Outarde canepetière (Tarjuelo et al. 2013) alors que le phénomène est bien connu chez l'Outarde barbue (Alonso et al. 2004, Osborne et al. 2007). Enfin, lorsque des effets du paysage sont détectés dans les études (Wolff et al. 2001, Santangeli & Dolman 2011), il n'est pas clairement montré quelle caractéristique du paysage affecte chaque sexe, et à quelle échelle.

Dans cette étude, nous présentons la première analyse complète de sélection d'habitat chez l'Outarde canepetière qui analyse conjointement l'utilisation de l'habitat par les deux sexes dans tous les types d'habitat sur une échelle spatiale continue de 1 à 40 hectares. En plus de toutes les études précédentes, nous analysons les interactions sociales au sein de l'espèce en les incorporant dans les modèles statistiques d'utilisation de l'habitat. De plus, notre étude a été menée sur une population présentant la densité d'individus probablement la plus forte jamais enregistrée (environ 50 outardes par kilomètre carré). Ceci nous permet d'évaluer l'effet potentiel des aspects sociaux (densité, présence du sexe opposé) sur la sélection d'habitat de cette espèce polygine.



6.2 Résultats

6.2.1 Variables locales

Sur 133 des 582 quadrats, au moins une outarde a été détectée, avec un total de 251 oiseaux recensés (127 femelles et 124 mâles). Un individu de chaque sexe au moins a été détecté sur 30 de ces quadrats, 53 n'étaient occupés que par un mâle ou plus et 53 exclusivement par une ou des femelles. À l'échelle locale (nombre d'individus contactés rapporté à la surface du seul quadrat prospecté), les densités maximales relevées à l'hectare sont de 5,62 et 4,92 pour les femelles et les mâles respectivement. En rapportant le nombre total d'individus de chaque sexe recensé sur la totalité de la surface cumulée prospectée lors des quadrats, la densité moyenne de mâles est de 24,05 aux 100 ha, et celle des femelles de 24,64/100 ha.

En ne conservant que les quadrats pour lesquels nous disposons de toutes les mesures des variables locales, et pour les occupations des sols ayant permis de contacter au minimum plus d'un individu de chaque sexe (N=489), on s'aperçoit qu'il n'est pas détecté d'effet de l'année, ni de l'axe 2 de l'ACP (hétérogénéité des hauteurs de végétation), et ni des densités d'orthoptères pour aucun des sexe, que ce soit en présence/absence comme en abondance.

Un effet négatif linéaire de la date est sensible uniquement sur l'abondance des femelles. De façon inattendue, aucun effet du type d'occupation des sols n'est détecté sur la présence des mâles ou la présence comme l'abondance des femelles. Le type d'occupation des sols n'affecte que l'abondance des mâles, qui est la plus élevée dans les luzernes (ca. 0,5 mâle/ha) et les friches (ca. 0,2 mâle/ha), et 10 fois plus élevée que dans les vignes enherbées. Chez les deux sexes, un effet significatif positif de la taille de parcelle et négatif de la hauteur de végétation (PC1) ont été détectés sur la présence des individus.

Tableau 13 : Modèle local de sélection d'habitat pour les deux sexes, avec ou sans la présence du sexe opposé (n=4890), séparant les composantes présence/absence et abondance du modèle. Seuls les facteurs significatifs sont présentés. Les différentes nuances de gris indiquent l'ordre d'addition des variables significatives depuis le modèle local jusqu'au modèle régional avec l'addition intermédiaire du sexe opposé.

Sexe	Présence / Abondance	Variable	Sans sexe opposé			Avec sexe opposé		
			Chi²	df	p-value	Chi²	df	p-value
Mâles	Présence - absence	Taille de parcelle (log h	7,79	1	<0,01	5,63	1	0,02
		PC1	18,22	1	<0,01	17,52	1	<0,01
		Présence de femelle(s)	-	-	-	13,64	2	<0,01
	Abondance	PC1	3,99	1	<0,05	2,07	1	0,15
		PC1²	6,76	1	<0,01	3,68	1	0,06
		Occupation des sols	15,24	6	0,02	13,18	6	0,04
		Présence de femelle(s)	-	-	-	4,18	2	0,12
	Femelles	PC1	10,28	1	<0,01	13,94	3	<0,01
	Présence - absence	PC1²	8,8	1	<0,01	16,93	3	<0,01
		Taille de parcelle (log h	6,86	1	<0,01	2,39	1	0,12
		Présence de mâle(s)	-	-	-	28,12	7	<0,01
	Abondance	Date	4,91	1	0,03	5,32	1	0,02
		Présence de mâle(s)	-	-	-	1,79	2	0,41



Tableau 14 : Estimation des modalités par facteur, modèle local de sélection d'habitat (n=489).

Sexe	Présence / abondance	Variable	Sans sexe opposé			Avec sexe opposé		
			Estimate	z-value	p-value	Estimate	z-value	p-value
Mâles	Présence - absence	(Intercept)	-2,21	-5,46	0,00	-2,32	-5,63	0,00
		Taille de parcelle (log ha)	0,56	2,82	0,00	0,49	2,40	0,02
		PC1	-0,41	-4,13	0,00	-0,42	-4,04	0,00
		Présence 1 femelle				0,83	2,08	0,04
		Présence >1 femelle				1,63	3,41	0,00
	Abondance	(Intercept)	1,35	1,04	0,30	1,17	0,90	0,37
		PC1	1,51	1,88	0,06	1,14	1,36	0,17
		PC1 ²	-0,52	-2,30	0,02	-0,41	-1,73	0,08
		Occupation des sols (Fher)	-2,79	-2,16	0,03	-2,83	-2,21	0,03
		Occupation des sols (Fmix)	-1,82	-1,48	0,14	-1,64	-0,95	0,34
		Occupation des sols (Fvit)	-9,50	-0,02	0,98	-10,65	-0,02	0,99
		Occupation des sols (Luz)	-2,68	-2,02	0,04	-2,52	-1,88	0,06
		Occupation des sols (Pat)	-15,65	-0,04	0,97	-14,89	-0,05	0,96
		Occupation des sols (Pra)	-13,92	-0,07	0,95	-14,35	-0,05	0,96
		Présence 1 femelle				0,18	0,18	0,86
		Présence >1 femelle				0,82	2,01	0,04
Femelles	Présence - absence	(Intercept)	-4,18	-6,45	0,00	-4,42	-5,44	0,00
		PC1	1,18	2,77	0,01	1,43	2,55	0,01
		PC1 ²	-0,23	-2,99	0,00	-0,28	-2,80	0,01
		Taille de parcelle (log ha)	0,53	2,67	0,01	0,35	1,57	0,12
		Présence 1 mâle				1,95	1,62	0,11
		Présence >1 mâle				0,19	0,11	0,92
		PC1*Présence 1 mâle				-3,08	-2,38	0,02
		PC1*Présence >1 mâle				2,73	1,09	0,28
		PC1 ² *Présence 1 mâle				0,80	2,74	0,01
		PC1 ² *Présence >1 mâle				-0,80	-1,10	0,27
	Abondance	(Intercept)	3,39	1,80	0,07	3,39	1,80	0,07
		Date	-0,03	-2,25	0,02	-0,03	-2,25	0,02

L'effet des hauteurs de végétation diffère cependant à la fois entre les sexes, et entre les composantes de présence et d'abondance du modèle. D'une part, chez les femelles, seule la présence est négativement liée à la hauteur de végétation. D'autre part, alors que les présences des deux sexes sont négativement corrélées (avec un terme quadratique) avec les hauteurs de végétation, les mâles sont moins tolérants avec les hauteurs de végétation élevées alors que les femelles semblent présenter une valeur de hauteur optimale.

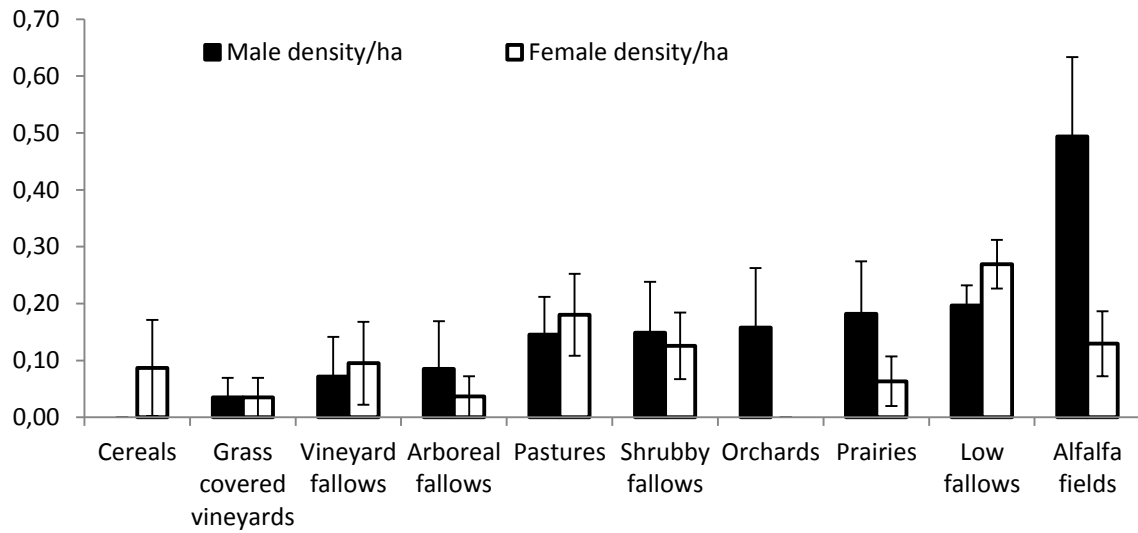


Figure 49 : Densité moyenne par sexe par hectare (femelles en blanc, mâles en noir) en fonction de l'occupation des sols (n=490).

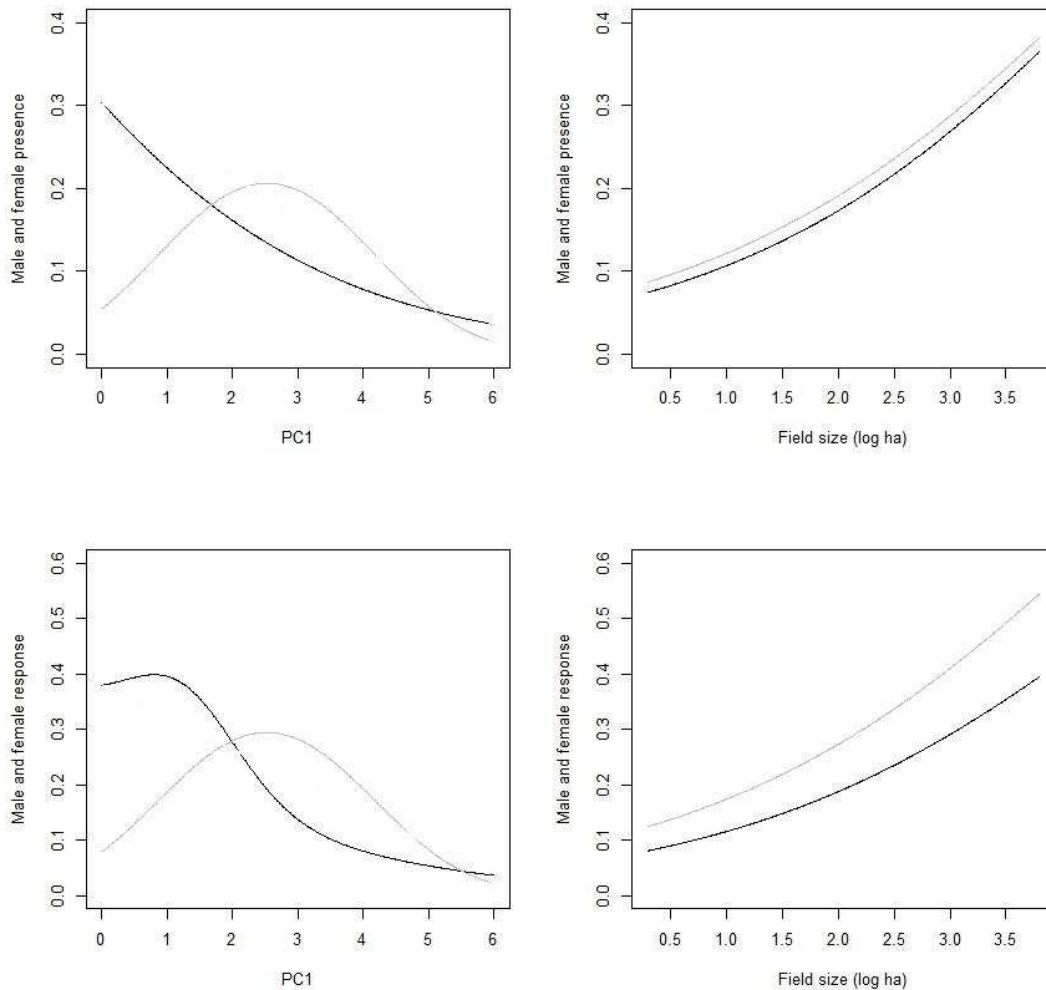


Figure 50 : Probabilité de présence (en haut) et densité à l'hectare (en bas) pour chacun des sexes (femelles en gris, mâles en noir) en fonction de la hauteur de végétation (PC1, sans unité, à gauche) ou de la taille de parcelle (hectares, échelle logarithmique à droite) modélisées via les predict de la fonction hurdle (n=490).



6.2.2 Rôle de l'autre sexe en local

Inclure la présence et l'abondance du sexe opposé dans le modèle local de sélection d'habitat modifie radicalement les résultats du modèle à l'échelle locale, avec des effets différents selon le sexe et la composante (présence ou abondance) du modèle (Tableau 14, partie gauche).

Chez les mâles, les deux composantes du modèle sont influencées significativement par les femelles de façon additive, sans changer les tendances des paramètres précédemment sélectionnés. L'effet de la présence des femelles est malgré tout plus marqué sur la présence de mâles que sur leur abondance, de façon additive. Si l'effet additif des femelles ne modifie pas les pentes des coefficients d'habitats précédemment retenus, leur amplitude diminue dans tous les types d'occupation des sols à tel point que certains deviennent non-significatifs : c'est le cas pour les luzernes ou la hauteur de végétation (Tableau 14, partie droite).

Chez les femelles, la composante présence du modèle est très affectée par les mâles, créant de nouvelles variables et en éclipsant d'anciennes. Ainsi, la présence de mâles interagit avec les hauteurs de végétation alors que l'effet de la taille de la parcelle devient non-significatif (Tableau 14, partie droite). En revanche, aucun changement n'a été détecté concernant l'abondance des femelles : le nombre de femelles n'est pas affecté par le nombre de mâles présents localement.

Ainsi, chez les deux sexes, mais particulièrement chez les femelles, le modèle de sélection d'habitat à l'échelle locale est profondément affecté par la présence d'individus du sexe opposé.

6.2.3 Rôle des variables à l'échelle régionale

Le modèle de sélection d'habitat des mâles est particulièrement impacté par l'addition des paramètres mesurés à l'échelle du paysage, aussi bien en termes d'habitat que de densités de mâles. La composante présence du modèle de sélection d'habitat des mâles est positivement influencée par le nombre de parcelles à 500 et 1 000 m (indice de la fragmentation du paysage) alors que la composante abondance du modèle est négativement affectée par l'indice de diversité des cultures à 100 m, et positivement par le ratio de surfaces prairiales à 250 m (Tableau 15).



Tableau 15 : Modèle régional de sélection d'habitat pour les deux sexes (pour les tailles d'échantillon voir Tableau 5), séparant les composantes présence/absence et abondance du modèle. Seuls les facteurs significatifs sont présentés. Les différentes nuances de gris indiquent l'ordre d'addition des variables depuis le modèle local jusqu'au modèle régional avec l'addition intermédiaire du sexe opposé.

			Buffer 100m			Buffer 250m			Buffer 500m			Buffer 1000m		
Sexe	Présence / Abondance	Variable	Chi²	df	p-value	Chi²	df	p-value	Chi²	df	p-value	Chi²	df	p-value
Mâles	Présence - absence	Taille de parcelle (log h	3,56	1	0,06	5,76	1	0,02	12,56	1	<0,01	6,52	1	0,01
		PC1	19,08	1	<0,01	15,35	1	<0,01	17,23	1	<0,01	12,26	1	<0,01
		Présence de femelle(s)	13,13	2	<0,01	8,21	2	0,02	7,34	2	0,03	3,10	2	0,21
		Nombre de parcelles	0,05	1	0,82	0,65	1	0,42	4,35	1	0,04	4,15	1	0,04
	Abondance	Ratio de prairies	3,46	1	0,06	9,99	1	<0,01	0,42	1	0,52	0,39	1	0,53
		Indice de diversité des	7,25	1	<0,01	1,06	1	0,30	0,25	1	0,62	0,82	1	0,36
Femelles	Présence - absence	PC1	8,92	3	0,03	12,17	3	0,01	8,62	3	0,03	6,24	3	0,10
		PC1²	11,54	3	<0,01	13,91	3	<0,01	11,74	3	0,01	10,27	3	0,02
		Présence de mâle(s)	26,54	6	<0,01	20,50	6	<0,01	23,03	6	<0,01	13,89	6	0,03
		Indice de diversité des	1,76	1	0,19	9,17	1	<0,01	1,00	1	0,32	0,88	1	0,35
	Abondance	Date	3,11	1	0,08	1,98	1	0,16	4,46	1	0,03	6,05	1	0,01
		Ratio de friches hautes	0,07	1	0,39	4,10	1	0,04	0,58	1	0,45	5,65	1	0,02

L'effet de la densité de mâles régionale sur la présence locale de mâles est significatif et positive à 100, 250 et 500 m (Tableau 16), et annule l'effet de certaines composantes du paysage du modèle précédent, ici le rôle de la fragmentation du paysage. Elle ne joue par contre pas sur la composante abondance du modèle.

Tableau 16 : Modèle régional de sélection d'habitat des mâles (pour les tailles d'échantillon voir Tableau 5), pour la composante présence/absence du modèle en testant l'effet des densités de mâles alentour. Seuls les facteurs significatifs sont présentés. Les différentes nuances de gris indiquent l'ordre d'addition des variables depuis le modèle local jusqu'au modèle régional avec l'addition intermédiaire du sexe opposé.

			Buffer 100m			Buffer 250m			Buffer 500m			Buffer 1000m		
Sexe	Présence / Abondance	Variable	Chi²	df	p-value	Chi²	df	p-value	Chi²	df	p-value	Chi²	df	p-value
Mâles avec densité de mâles alentours	Présence - absence	Taille de parcelle (log h	2,94	10	0,09	3,13	1	0,08	8,56	1	<0,01	5,93	1	0,01
		PC1	19,74	10	<0,01	17,84	1	<0,01	19,89	1	<0,01	13,43	1	<0,01
		Présence de femelle(s)	11,72	10	<0,01	7,90	2	0,02	6,82	2	0,03	3,01	2	0,22
		Nombre de parcelles	0,09	10	0,76	0,45	1	0,50	2,31	1	0,13	2,25	1	0,13
		Densité de mâles	4,94	10	0,03	14,45	1	<0,01	5,66	1	0,02	1,43	1	0,23

Au contraire, l'échelle régionale n'apporte pas grand-chose aux modèles locaux de femelles, aucun effet additionnel des variables régionales ne joue sur les deux composantes du modèle en modifiant les variables du modèle local, à l'exception d'une corrélation négative avec la diversité des culture à 250 m et 1000 m, et un effet positif inattendu des friches hautes à 1000m sur la composante abondance du modèle. De la sorte, très peu de paramètres paysagers semblent affecter l'abondance locale des femelles, ce qui est vrai aussi pour la présence et l'abondance du sexe opposé, qui n'affecte pas plus les femelles à des échelles plus larges qu'à celle du quadrat.

Ainsi, à des échelles spatiales plus larges, seuls les mâles semblent affectés par quelques paramètres d'habitat ainsi que par la densité de mâles à large échelle.



6.3 Discussion :

6.3.1 Rappels des connaissances

La plupart des précédentes études de sélection d'habitat chez l'Outarde canepetière ont montré une sélectivité souvent forte du type de culture, aussi bien chez les mâles (e.g. Martinez 1994, Faria et al. 2012a), les femelles (Morales et al. 2013), ou les deux (Morales et al. 2008, Salamolard & Moreau 1999). De plus, lorsque cela a été étudié, un sévère dimorphisme sexuel a été mis en avant dans la sélection d'habitat (Morales et al. 2008, Faria et al. 2012b). La plupart des études trouvent également une préférence pour les parcelles de petite taille (Campos & Lopez 1996, Salamolard et al. 1996, Salamolard & Moreau 1999, Garcia et al. 2007). A plus large échelle, les mâles sélectionnent généralement des paysages hétérogènes présentant une forte diversité des cultures (Campos & Lopez 1996, Wolff et al. 2001, 2002, Suarez-Seoane et al. 2008).

Au contraire, notre étude échoue à détecter de tels patrons de sélection : nous ne trouvons virtuellement pas de sélection des types d'occupation des sols, un faible dimorphisme sexuel dans la sélection d'habitat, une préférence pour les parcelles larges plutôt que les petites, et pas de sélection sur la disponibilité en ressources alimentaires. Nous suggérons par la suite que la raison pour laquelle nous trouvons ces résultats contradictoires avec les études précédentes tient à la densité exceptionnelle d'individus au sein de cette population, soulignant les facteurs sociaux habituellement ignorés, qui pourraient surpasser les effets des autres paramètres de sélection d'habitat des mâles comme des femelles.

6.3.2 Faible sélectivité aux échelles locales et régionales

Les femelles ne montrent aucun type de sélection du type d'occupation des sols à l'échelle locale, même pour les friches herbacées, au contraire de la plupart des études conduites sur des paysages agricoles extensifs comme le nôtre (Silva et al. 2013, Morales et al. 2008, 2013 ; cependant, voir Silva et al. 2007), ni même pour les luzernes (Salamolard & Moreau 1999). Nous ne détectons pas plus d'évitement des friches hautes alors que ce phénomène a été relevé systématiquement dans les autres études portant sur les outardes.. Il ne peut pas s'agir d'un manque de puissance statistique car nous analysons un nombre élevé de quadrats occupés par des femelles, au moins en comparaison des études similaires. Ce patron de distribution inhabituel résulte plutôt du fait que les femelles sont retrouvées dans des densités semblables dans tous les types d'habitat, suggérant que l'habitat est au moins localement saturé dans notre population.

Au contraire des femelles, les mâles montrent quelques préférences en termes de type d'occupation des sols, cependant moins marquées que dans d'autres études. Ces dernières montrent généralement une forte sélection des luzernes, des friches et jachères dans les habitats agricoles extensifs (Moreira 1999, Delgado & Moreira 2000, Wolff et al. 2002, Suarez-Seoane et al. 2002, McMahon et al. 2010), ou pour les cultures de printemps et les luzernes dans le cas de paysages agricoles plus intensifs (Jiguet et al. 2002). Nous détectons tout au plus une légère préférence pour les luzernes et les friches herbacées, qui disparaît dès que l'on incorpore la présence de femelles dans le modèle.



De plus, nous trouvons des utilisations de l'habitat très similaires chez les femelles comme les mâles à l'échelle locale. En effet, les deux sexes sont influencés négativement par les hauteurs de végétation, les femelles cherchant des hauteurs relativement élevées. La présence de chaque sexe est également reliée à la taille des parcelles, mais au contraire de nombreuses études précédentes, qui montrent une nette préférence pour les petites parcelles (Campos & Lopez 1996, Salamolard et al. 1996, Salamolard & Moreau 1999, Garcia et al. 2007), nous trouvons une sélection des parcelles les plus grandes. Nos résultats sont cependant en accord avec d'autres études (Silva et al. 2010, 2014, Faria et Moreira et al. 2012) qui trouve une plus forte probabilité de présence de mâles et de femelles nicheuses dans les parcelles les plus larges (voir aussi Moreira & Leita 1996, Faria et al. 2012a). L'effet de la taille des parcelles semble donc dépendre fortement du contexte local.

Finalement, le fait que les outardes canepetières de notre étude soient très faiblement affectées par les paramètres d'habitat à l'échelle locale reste vrai à l'échelle du paysage, particulièrement pour les femelles. En effet, alors que de nombreuses études détectent un effet positif de l'hétérogénéité du paysage sur cette espèce (Wolf et al. 2001, 2002, Morales et al. 2005, 2006), nous ne trouvons aucun effet de l'hétérogénéité du paysage jusqu'à 1000m, quelle que soit la taille du tampon testée. Nos deux indices de configuration du paysage jouent des rôles antagonistes à petite et à grande échelles, de même qu'entre les sexes : l'indice de Shannon de diversité des cultures affecte négativement les densités des deux sexes aux faibles échelles (100 m et 250 m respectivement) alors qu'à large échelle (1000m), la fragmentation (i.e. le nombre de parcelles par buffer) joue un rôle positif sur la présence de mâles. La composition du paysage joue aussi un rôle mineur : l'abondance des prairies (incluant les luzernes et les pâtures) a un rôle positif sur la densité de mâles (à 250m; voir aussi Wolff et al. 2001 et 2002 pour un résultat similaire), tandis que les femelles sont affectées par la proportion de friches, comme trouvé en péninsule ibérique (Tarjuelo et al. 2013, Morales et al. 2013). Ces effets contradictoires (mais faibles) indiquent une absence de patron consistant et suggèrent que l'hétérogénéité du paysage n'affecte pas l'Outarde canepetière à large échelle sur notre site d'étude.

6.3.3 L'importance des facteurs sociaux sur la sélection d'habitat de l'Outarde canepetière

À notre connaissance, notre étude est l'une des premières à modéliser explicitement le rôle de la présence du sexe opposé ainsi que de la densité de conspécifiques sur la sélection d'habitat de cette espèce. Nous avons trouvé que non seulement ces facteurs sociaux modifiaient significativement les modèles de sélection d'habitat, mais, plus important encore, qu'ils étaient en mesure d'annuler certains facteurs de l'habitat significatifs dans les modèles de sélection ne tenant pas compte des facteurs sociaux. Des résultats similaires ont été trouvés chez les alouettes et les bruants (Sanza et al. 2012).

L'Outarde canepetière présente une structure sociale particulière, un système d'appariement en lek éclaté, dont on peut attendre qu'il interagisse avec les patrons de sélection d'habitat, comme cela a pu être observé chez l'Outarde barbut, une autre espèce en lek (Lane et al. 2001, Alonso et al. 2004, Osborne et al. 2007).



L'abondance des femelles est en particulier fortement dépendante de la présence des mâles, dans la mesure où la présence des femelles est quasiment complètement expliquée par la sélection d'habitat des mâles. Ceci est un résultat intrigant dans la mesure où la plupart des autres études soulignent l'importance des différences de sélection entre les sexes (Morales et al. 2008, Jiguet et al. 2002, Faria et al. 2012b). Pour concilier ces résultats, nous suggérons que les facteurs sociaux peuvent être masqués à faible densité, rendant plus apparent les facteurs de l'habitat.

6.3.4 Sélection d'habitat dans une population à saturation et implications pour la Conservation

Nos résultats contredisent à première vue beaucoup des connaissances actuelles sur la sélection d'habitat chez l'Outarde canepetière, connaissances sur lesquelles se basent la plupart des mesures de gestion et de conservation, incluant les Mesures AgroEnvironnementales (MAE*) (e.g. Bretagnolle et al. 2011). Ces contradictions nécessitent des explications. Sur notre site d'étude, les facteurs sociaux supplantent les paramètres de l'habitat dans les patrons de sélection.

Nous proposons ci-après un scénario, dans lequel les facteurs sociaux prédomineraient sur la sélection d'habitat des populations lorsque la densité augmente, et nous discutons des conséquences que cela aurait en termes de gestion.

Dans les populations à faible densité, comme celles étudiées jusqu'à présent dans les habitats agricoles intensifs (Jiguet et al. 2000, Morales et al. 2005), les facteurs sociaux ne jouent aucun rôle (ou, au moins, ne sont pas détectables) tandis que le système d'appariement en lek conduit probablement à une séparation des habitats par sexe, puisque les deux sexes sont spatialement séparés (i.e. quasiment exclusifs). Lorsque les densités augmentent (comme c'est le cas dans les paysages agricoles extensifs : Wolff et al. 2001, Morales et al. 2008), les outardes font preuve d'un plus faible dimorphisme sexuel dans leur sélection d'habitat, puisque les sexes ne sont plus spatialement distincts.

À de si fortes densités, comme c'est le cas dans notre population d'étude, les outardes saturent quasiment ou complètement l'habitat, et dans ce type de cas, il peut ne pas y avoir de patron de sélection d'habitat par un phénomène de *Buffer effect** (« effet tampon ») (Brown 1969, Sutherland 1996). Un *buffer effect** se produit là où même les habitats de faible qualité sont occupés, avec des densités similaires aux meilleurs habitats (Gill et al. 2001, Jackson et al. 2004, Gunnarsson et al. 2005). Il est intéressant de constater que la population d'Outarde canepetière de notre site d'étude a augmenté régulièrement, passant de 100 mâles en 2000 à près de 700 en 2012. Cette croissance spectaculaire est liée au changement de l'habitat, qui s'est dans le même temps amélioré, par exemple du fait de la déprise agricole. Les densités locales (proches de 50 individus aux 100 ha) sont très éloignées des densités précédemment publiées, e.g. pour les femelles 0,54 à 1,4 / 100 ha (Morales et al. 2008) ou 6 à 7,3 / 100 ha (Wolff et al. 2002, Silva et al. 2013) et pour les mâles de 6,05/100 ha (Silva et al. 2010) jusqu'à un maximum local de 10/100 ha (Delgado & Moreira 2000).

Les mesures de conservation ciblant principalement la gestion de l'habitat, spécialement de l'habitat utilisé par les femelles (Bretagnolle et al. 2011), le fait que les facteurs sociaux



puissent devenir prédominants dans la distribution des mâles et des femelles pourrait avoir d'importantes conséquences quant aux mesures de conservation appliquées dans plusieurs pays européens.

Si la sélection d'habitat des femelles dépend de la densité globale, un contrôle minutieux des densités d'outardes actuelles mais aussi prédites devrait être recommandé avant d'appliquer un ensemble de mesures particulier. . De plus, étant donnée l'importance des facteurs sociaux, particulièrement à l'échelle locale, nous suggérons que les mesures de conservation devraient cibler principalement les cœurs de densité (i.e. les secteurs présentant les plus fortes abondances locales) et leurs environs, où les facteurs liés à l'habitat sont de moindre importance. Une telle stratégie a déjà été mise en place dans le Centre Ouest de la France, aussi bien en termes de choix des lieux de relâcher, dans le cadre d'un programme de renforcement, que dans l'établissement de nouveaux leks à l'aide de MAE*. De plus, puisque des mesures de conservation ou de compensation pourraient dans le futur concerner les populations d'outardes à forte densité (e.g. sur les aéroports), les politiques de gestion feraient probablement mieux de cibler la restauration d'habitat au-dehors des zones impactées (où les densités sont souvent fortes) plutôt qu'au sein de ces zones.

Note : Fin de l'article en Annexe

6.4 La qualité des habitats agricoles en Costière peut-elle contribuer à la dynamique de croissance de la population ?

Notre zone d'étude présente globalement un paysage particulièrement favorable à l'Outarde. Cependant, d'autres paysages semblables existent en France, non colonisés par l'Outarde, ou présentant de faibles densités et des croissances au mieux modérées, sinon négatives. C'est le cas dans l'arrière-pays provençal, les corbières et une partie de la vallée du Rhône. L'autre exemple historique de forte croissance en plaine de Crau n'a pas *a priori* atteint des taux de croissance instantanés aussi élevés que celui observé dans les costières. On peut donc envisager que des facteurs locaux sont à l'œuvre pour amplifier la croissance : l'objet de cette section est de les analyser.

Comme nous l'avons vu, les occupations des sols pérennes semblent préférées par les femelles : c'est le cas des friches et des pâtures, qui ne sont pas soumises à la fauche, et donc où le risque de mortalité directe des femelles sur nid est faible. Dans le cas des habitats pâturés, ceux-ci sont souvent indifférenciables dans leur structure et leur composition des friches herbacées récentes. En l'état, il est donc probablement impossible pour une femelle qui cherche à nicher de faire la distinction entre ces habitats. Le fait d'être pâturées régulièrement limite le risque d'enfrichement des parcelles, et garantit un niveau de hauteur et de densité de la végétation favorable aux outardes nicheuses. Si le risque de destruction des œufs par piétinement du bétail ne peut être exclu, on a régulièrement trouvé des nids dans des pâtures occupées par des chevaux (jusqu'à 3 nids dans une même pâture, obs. pers., été 2012).



Les mâles semblent plus inféodés aux luzernes et friches basses. On note cependant de nombreux individus paradant dans des vignes ou d'autres habitats à végétation haute présentant des petits emplacements de végétation rase aptes à être utilisés comme places de chant. On peut envisager, compte tenu de la plasticité comportementale des mâles et du rôle prépondérant des hauteurs de végétation dans leur déterminisme d'habitat, une plus grande tolérance aux dérangements ponctuels (e.g. traitement des vignes tous les 12 jours, fauche des luzernières).

Ce déterminisme de choix biaisé par le sexe contribue à répartir les sexes dans des habitats ou le risque de destruction des adultes nicheurs et des poussins est globalement faible. Les taux de mortalité sont probablement faibles, au contraire des populations du Centre-Ouest de la France où la destruction des nids voire la mortalité directe des femelles nicheuses ont été mises en avant comme la première cause de diminution de la population. Dans cette zone, les femelles occupent effectivement pour l'essentiel des prairies de fauche et des luzernières régulièrement récoltées. Nos observations de terrain nous ont cependant permis de constater quelques cas de destruction de nids (1 en 2012) ou de femelle (1 en 2012, 1 en 2013) dans des parcelles de prairies pluriannuelles fauchées.

Le succès reproducteur (nombre de jeunes à l'envol) n'a pas pu être évalué directement. Les données dont nous disposons sont partielles (6 nids trouvés en 2011) mais traduisent cependant de grandes tailles de pontes (3 à 4 œufs par nid, 3,33 en moyenne), et lorsque les nids ont pu être contrôlés (4 nids), la perte d'1 œuf sur 4 au maximum (1 nid, prédation par un corvidé). De la même façon, des familles ont pu être vues (5), comportant entre 1 et 4 jeunes (2 jeunes en moyenne). Ceci est assez élevé par rapport aux populations du Centre-Ouest (Bretagnolle et al. 2011).

L'effet des pratiques agricoles sur la sélection d'habitat à fine échelle en période de reproduction peut donc expliquer une faible mortalité des adultes et un important succès reproducteur. Les deux pourraient donc avoir contribué au taux de croissance positif de cette population.

6.5 Les données de suivi télémétrique confirment-elles ces résultats ?

Concernant la problématique de sélection d'habitat, nous disposons d'un jeu de données acquis de manière totalement indépendante du jeu de données utilisé précédemment (issues des méthodes de quadrats), il s'agit des données obtenues par télémétrie et qui concernent donc des suivis individuels. Bien que ces données ne concernent qu'un plus petit nombre d'individus (N=13), elles sont plus fines et précises que des données de comptages. L'objet de cette section est donc d'analyser ces données de télémétrie, afin de comparer ce qu'elles apportent comme informations cohérentes complémentaires à l'analyse menée sur les données de « quadrats ».

Parmi les oiseaux équipés d'émetteurs VHF lors de la saison 2011-2012, 13 individus ont pu être suivis du 10 mai 2012 (date à laquelle tous les mâles équipés chantaient) au 15 juillet 2012 (date à laquelle plus aucun des mâles équipés ne chantait). Le suivi dont les modalités sont détaillées dans la partie « Méthodes », a eu lieu à raison de 2 prospections par semaine. Il s'agit de 5 femelles adultes ayant fourni 113 données de localisation et de 8 mâles adultes ayant fourni 202 localisations.



Les proportions de chaque type d'occupation des sols au sein de la ZPS* ont été calculées à partir de l'assolement complet, et représentent donc l'habitat disponible (Figure 51). Les proportions d'habitat utilisé par chaque sexe ont été calculées en regroupant toutes les localisations enregistrées par type d'occupation des sols et en les rapportant au nombre total de localisations (Figure 51). Le ratio final de sélection par type d'occupation des sols est calculé en rapportant la proportion d'habitat utilisé à l'habitat disponible (Figure 52). Ce type d'approche de la sélection d'habitat se nomme « *ressource selection function* » et a été développé particulièrement pour extraire des informations de sélection d'habitat détaillées à partir de suivis individuels précis.

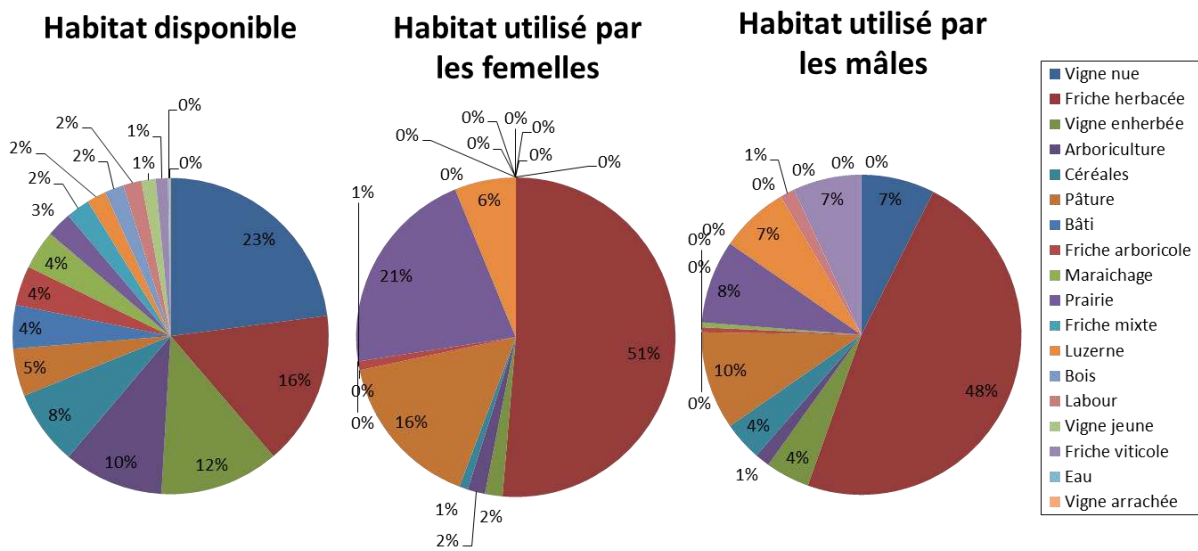


Figure 51 : Proportions d'habitat disponible dans la ZPS et d'habitat utilisé par les femelles (n=113 localisations) et par les mâles (n=202 localisations).

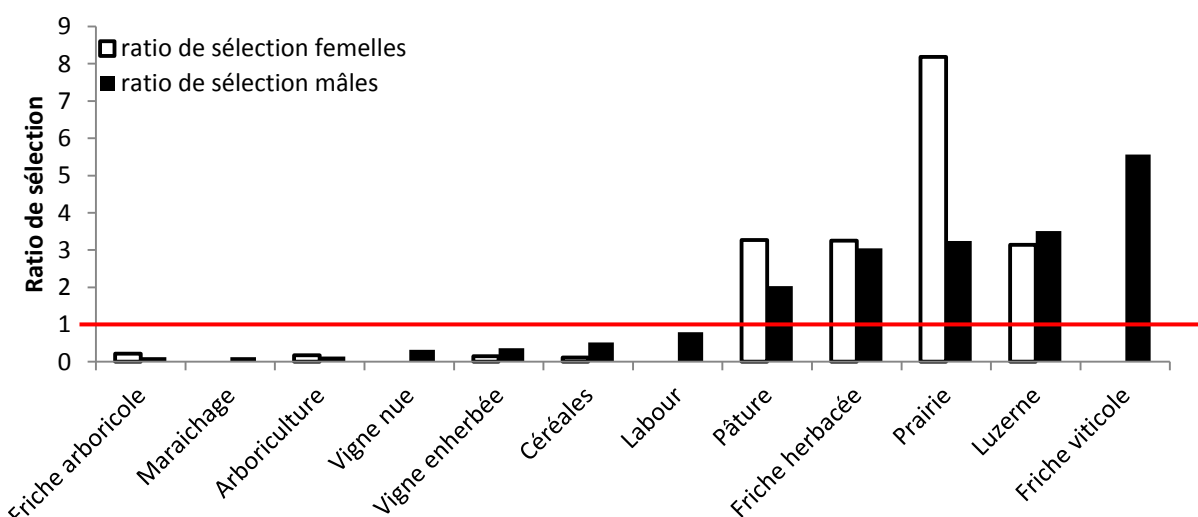


Figure 52 : Ratio de sélection par type d'occupation des sols utilisés au moins une fois (mâles en noir, femelles en blanc).



Si le ratio est inférieur à 1, le type d'occupation des sols est moins sélectionné qu'il n'est disponible et, réciproquement, s'il est supérieur à 1, ce type d'occupation des sols est activement sélectionné.

On constate ainsi que certaines catégories d'habitat ne sont jamais exploitées par les outardes (Bâti, Bois, Eau), ce qui est évidemment cohérent avec l'écologie de l'espèce, ainsi que les catégories Friche mixte, Vigne jeune et Vigne arrachée. Un certain nombre d'habitats sont clairement évités (ratio < 1) : Friche arboricole, Maraîchage, Arboriculture, Vigne nue, Vigne enherbée, Céréales, Labour.

À l'inverse, les autres catégories sont clairement sélectionnées. Les deux sexes sélectionnent de façon semblable les catégories Friche herbacée et Luzerne (3 fois plus que le disponible). Les femelles exploitent plus les catégories Pâturage et Prairie que les mâles, mais n'ont pas sélectionné de Friche viticole.

Il est également possible d'avoir une approche plus globale, multivariée, de ces patrons de sélection. Pour cela, les ratios de sélection d'habitat sont comparés à l'aide d'une analyse en valeur propre de ratios de sélection (*Eigenanalysis of Selection Ratios* ; fonction *eisera* du package *adehabitatHS*). Cette fonction permet de décomposer la corrélation des variables selon deux axes afin de comparer graphiquement la structuration des variables entre elles. Les variables comparées sont dans ce cas les ratios d'habitat.

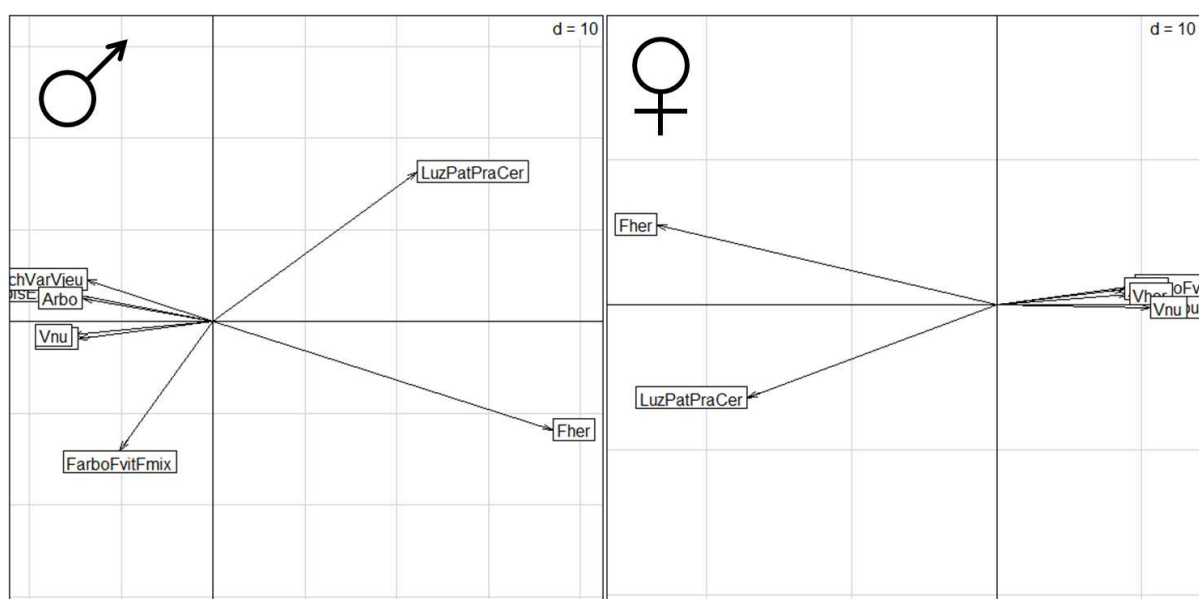


Figure 53 : Corrélation des ratios d'habitats utilisés par les mâles (à gauche) et les femelles (à droite) (fonction *eisera* du package *adehabitatHS*).

Deux pools d'occupation des sols s'opposent sur l'axe horizontal, pour les deux sexes : d'une part les friches herbacées et les milieux prairiaux (Luzerne, Pâturage, Prairie et Céréales), de l'autre les autres milieux (Vignes, Arboriculture, Friches hautes, Maraîchage, Labour et milieux défavorables). L'interprétation est semblable à celle d'une analyse en composante principale sur 2 axes. Il y a donc une nette corrélation entre habitats favorables d'une part et défavorables d'autre part, et ce pattern est robuste quel que soit le sexe. Chez les mâles, le second axe présente une amplitude plus importante que chez les femelles, et le



groupe des friches hautes semble posséder un statut à part : les mâles présentent bien une plus large gamme d'occupation des sols utilisée.

Enfin, nous avons cherché à comparer les sélections d'habitat par les deux méthodes, quadrats et télémétrie.

Nous avons procédé à des regroupements semblables à ceux utilisés pour les analyses du jeu de données de quadrats (Tableau 4). On obtient alors la figure ci-dessous (Figure 54), où l'on peut comparer les résultats des ratios de sélection à ceux obtenus par la méthode des quadrats.

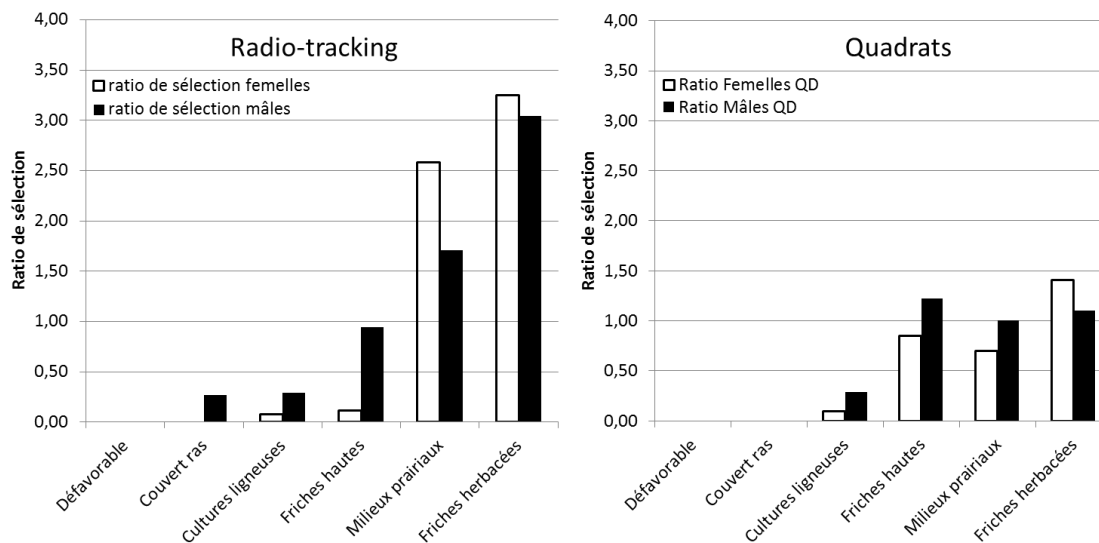


Figure 54 : Ratios de sélection issus de la télémétrie (à gauche) et ratios de sélection issus du protocole de quadrat (à droite) en fonction de l'occupation des sols, par sexe (femelles en blanc, mâles en noir).

Les mêmes variables les plus fortes sont proches de 1 ou supérieures, mais les ratios de sélection pour le protocole de quadrats sont globalement bien plus faibles. Les résultats des ratios de sélection obtenus à partir du radio-tracking sont cohérents avec ceux du protocole de quadrats. Une différence notable concerne les friches hautes, peu sélectionnées par les femelles équipées mais beaucoup exploitées lors du protocole de quadrats, et à l'inverse les milieux prairiaux. Il est possible que ce genre de résultat soit explicable par une faible taille d'échantillon (5 femelles suivies seulement).



SYNTHÈSE / RÉSUMÉ DE LA PARTIE :

- Il existe de faibles différences de sélectivité entre les sexes en termes de déterminisme d'habitat.
- Les différences de sélectivité sont masquées par les effets des densités. Probablement du fait des densités extrêmes trouvées en Costières, les facteurs sociaux jouent un rôle prépondérant dans la sélection d'habitat : il existe des habitats non favorables occupés, ce qui fournit des signes de saturation de l'habitat et traduit probablement l'existence d'un *Buffer effect**. Les effets du paysage à large échelle sont particulièrement faibles.
- L'étude de la distribution d'un des sexes suffit à estimer la distribution des outardes en général.
- Les suivis individuels réalisés sur l'espèce confirment ces résultats.



7. Évaluer l'impact

7.1 La Costière de Nîmes, un territoire morcelé par les infrastructures de transport

Ainsi que nous l'avons précisé en introduction, une infrastructure linéaire de transport va impacter son environnement sur une zone définie dite « zone d'effet ». La largeur de cette zone va varier selon les espèces et les milieux impactés, mais également selon ses caractéristiques matérielles et son utilisation. Il va en découler au niveau des espèces un phénomène dit d'évitement de la route (*road avoidance**). Celui-ci se traduit par une distance jusqu'à laquelle la distribution des individus de l'espèce ciblée va être perturbée de façon perceptible.

Variant fortement selon les ouvrages et leur conformation, cette distance est difficilement évaluable a priori. Dans le cas de la construction d'une nouvelle infrastructure et à condition de disposer d'un solide état zéro (i.e. la distribution précise des individus d'une espèce cible sur la zone avant la construction ou la mise en service de l'ouvrage), connaître la zone d'effet a priori permettrait de réaliser une première quantification de l'impact potentiel de l'ouvrage. Il serait ainsi possible d'estimer la surface d'habitat perdue, et, au moins dans le cas des espèces peu mobiles ou présentant une fidélité à un site élevée (fidélité au nid, à la place de chant, à la zone de chasse, à la zone d'hivernage), le nombre d'individus impactés car présents dans les futures zones d'évitement.

Cependant, la variabilité de la distance de perturbation entre projets (cf. 1.1.4) rend difficile la mise en œuvre d'une telle méthode.

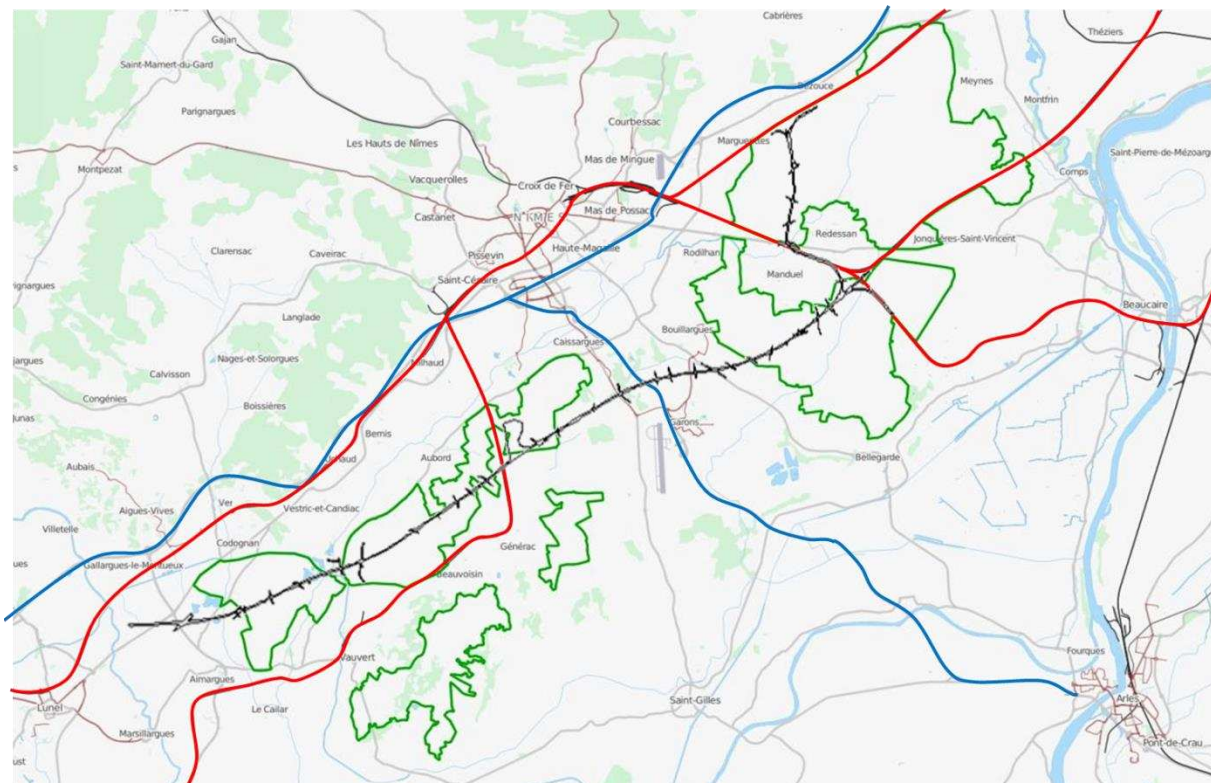


Figure 55 : Autoroutes (en bleu) et voies ferrées (en rouge) existantes et tracé de la LGV* (noir) au regard de la ZPS (vert).



Notre zone d'étude, la Costière nîmoise, abrite un important maillage routier littoral. À titre d'exemple, la ZPS* est bordée au Nord par l'autoroute A9, coupée en son centre par l'autoroute A54 du Nord-Ouest au Sud-Est (Figure 55). Il existe donc sur place des infrastructures ayant déjà une zone d'effet effective. Les impacts d'infrastructures co-existantes et l'urbanisation croissante de la zone peuvent agir en synergie et amener à une accumulation et une amplification des impacts des projets : on parle d'impacts cumulés. Il est donc important que de tels phénomènes soient détectés par les protocoles en place et à venir.

Dans le cas de la zone qui nous intéresse, la présence de deux types de lignes ferroviaires déjà en activité, à proximité l'une de l'autre, l'une très fréquentée (la ligne LGV* déjà en activité) l'autre beaucoup moins (une ligne de fret), nous offre une opportunité intéressante d'évaluer leurs effets respectifs sur les outardes et leur distribution, et de pouvoir ainsi inférer sur ce que pourrait être l'effet de la future LGV* une fois en fonctionnement tout en prenant des précautions d'usage. C'est précisément l'objet de cette section.

Nous détaillerons dans un premier temps les effets attendus sur la distribution en période de reproduction, les effets hivernaux étant traités à part à la fin de cette section.

7.2 Effet comparé de deux types de lignes ferroviaires sur la distribution et taux de croissance locaux des effectifs d'outardes

7.2.1 Effectifs théoriques et observés

Un des îlots de la ZPS* présente une conformation intéressante pour tester l'effet des deux types d'infrastructures en place. Il s'agit de l'îlot situé le plus au Nord de la ZPS*. En effet, cet îlot est bordé au Nord par une ligne de fret sans remblai dévolue au transport de marchandise à faible trafic (section Sernhac-Marguerittes de la ligne Avignon-Nîmes), tandis qu'une LGV* en remblai parallèle à la ligne de fret la borde au Sud (section Jonquières-Saint-Vincent de la ligne à grande vitesse LGV* Méditerranée). Nous disposons ainsi sur cette zone de taille relativement limitée de deux situations contrastées aux extrêmes de la gamme entre ampleur de l'infrastructure et intensité du trafic.

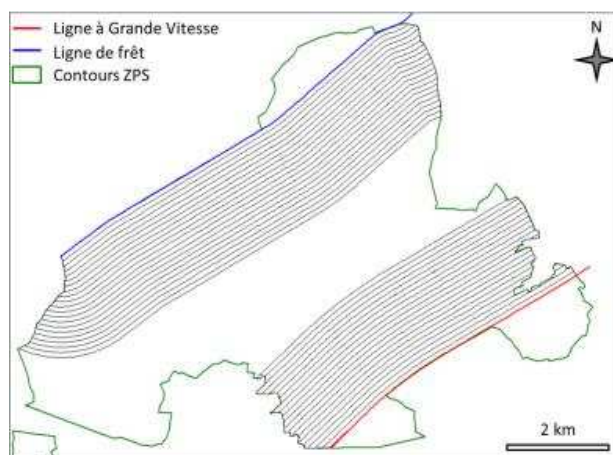


Figure 56 : Localisation des lignes de fret (en bleu) et ligne à grande vitesse (en rouge) au niveau de l'îlot Nord de la ZPS et position des buffers de 100 m successifs.



Nous disposons depuis 2010 de comptages standardisés sur l'ensemble de la ZPS* incluant donc cet îlot (voir chapitre 3.1), ainsi que l'occupation des sols complète de la zone. Pour explorer l'impact des deux types de lignes sur la distribution des outardes, nous avons adopté une démarche de découpage séquentiel de la zone par des buffers successifs de 100 m depuis les voies ferrées existantes vers l'intérieur de l'îlot (Figure 56). Nous pouvons recenser par tranche de 100 m la surface de chaque buffer, le nombre d'individus qu'il accueille et le détail de l'occupation des sols de chaque parcelle au sein de ces buffers.

De la sorte, nous pouvons calculer pour chaque année de suivi :

- la densité observée de mâles chanteurs sur chaque buffer, chaque îlot et sur la ZPS* totale,
- à l'aide des comptages successifs, le taux de croissance de chaque buffer, chaque îlot et sur la ZPS* totale,
- la densité moyenne d'individus par type d'occupation des sols.

À partir de ces données, nous pouvons calculer ces variables sur des buffers de plus en plus large avec un pas de 100 m en démarrant de l'infrastructure étudiée et jusqu'à une portée de 2000 m. Cette distance de 2000 m permet de capter les différences entre distributions attendues des individus en absence d'effet de l'ouvrage (notamment à partir des habitats présents dans les buffers) et celle réellement observée. De plus, cette distance de 2000 m a été mesurée comme la distance d'effet d'une autoroute sur une autre population d'Outarde canepetière (Centre Ouest, V. Bretagnolle *comm. pers.*).

On peut aussi estimer la distribution attendue des effectifs sur la zone sans prise en compte de l'habitat, sous l'hypothèse d'une distribution aléatoire des individus dans l'espace. Pour ce faire, on calcule un effectif attendu par buffer.

$(1) N_{\text{théorique buffer}} = \text{Surface du buffer} * \text{Densité moyenne sur la zone}$

L'effectif calculé par buffer est cumulé en fonction de la distance. Nous le dénommerons ci-après « effectifs sans habitat ». Il correspond à la courbe a) de la Figure 58. Il existe une différence de densité entre les îlots (en moyenne sur 4 ans, 0,61 pour l'îlot 4 à 6,66 mâles à l'hectare pour l'îlot 1). Afin d'estimer le mieux possible les distributions locales, nous utiliserons la densité moyenne sur toute la ZPS* pour les calculs relatifs à l'impact attendu sur l'emprise* dans son ensemble, et la densité moyenne sur l'îlot Nord seul pour estimer l'impact des voies existantes.

Connaissant d'autre part les densités moyennes d'individus en fonction de l'occupation des sols sur l'ensemble de la ZPS*, on peut proposer un facteur correctif de la densité théorique moyenne de la ZPS* (Figure 58 c). Pour cela, on calcule l'écart de densité par occupation des sols à la densité moyenne attendue, en pourcentage.

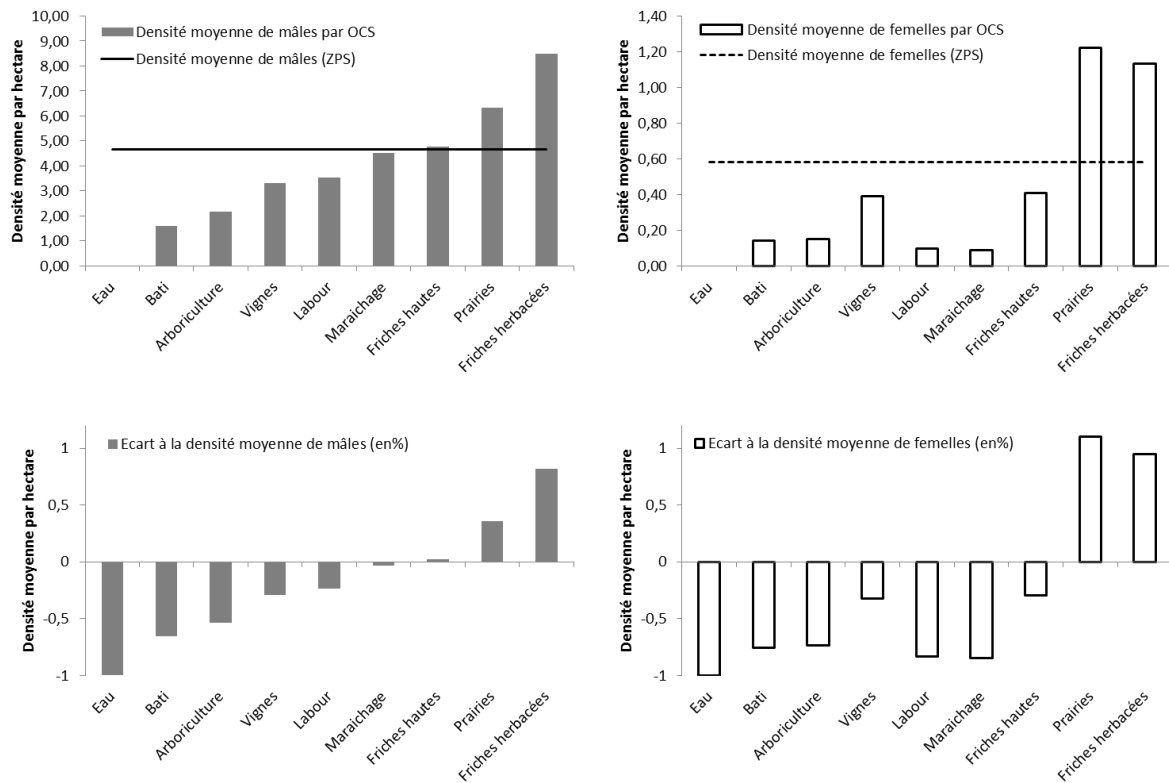


Figure 57 : Calcul des facteurs correctifs par occupation des sols et par sexe.

On peut ainsi estimer l'effectif théorique d'individus attendu en fonction de l'occupation des sols de chaque buffer issu de l'équation (1), par la formule :

$$N_{\text{théorique avec habitat par buffer}} = N_{\text{théorique buffer}} * \text{proportion de chaque occupation des sols} * \text{facteur correctif de chaque occupation des sols}$$

Nous dénommerons ces effectifs attendus tenant compte des disparités d'habitats dans les buffers si après « effectifs avec habitat ». Ils correspondent à la courbe d) de la Figure 58.

Ces deux types d'effectifs seront comparés aux effectifs réellement observés, une manière d'estimer, a posteriori, l'effet de la présence de ces deux types de voies ferrées. La prise en compte de l'habitat dans les calculs d'effectifs nous permet de corriger l'effet éventuel d'une distribution hétérogène des habitats entre les buffers étudiés et l'ensemble de l'îlot mais aussi entre les deux types de lignes.

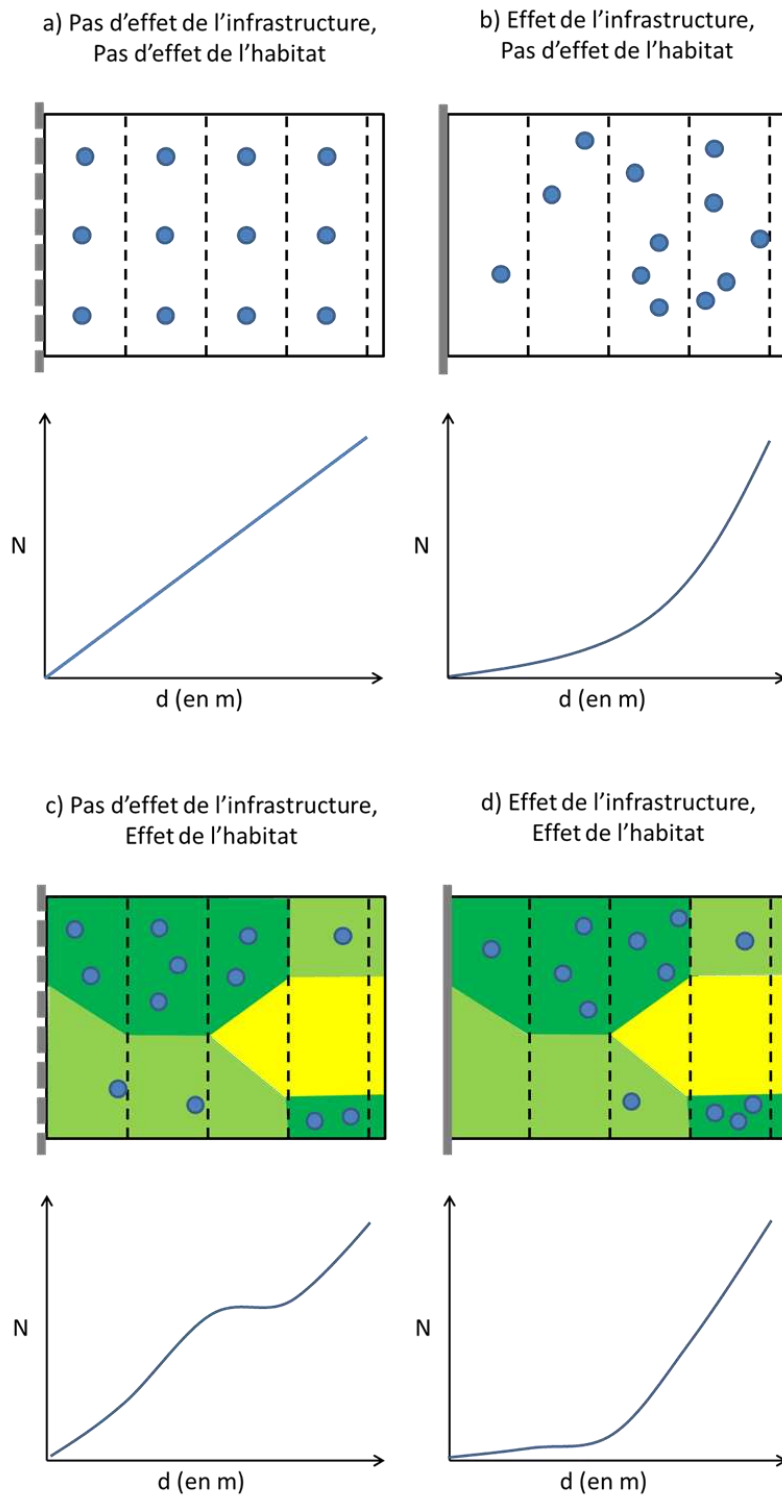


Figure 58 : Principe des courbes d'effectifs cumulés en fonction des effets de l'infrastructure et du caractère favorable de l'habitat (individus en bleu, buffer en pointillés, habitats du plus au moins favorable de vert foncé à jaune).

Le calcul des effectifs cumulés peut être effectué chaque année (4 au total sont disponibles, plus 2014 qui sera traité à part en raison du fort effet cette année des travaux en cours), et nous utiliserons donc la moyenne de ces effectifs sur les 4 années d'étude (2010-2011-2012 et 2013), ainsi que la mesure de l'erreur standard associée. L'erreur standard indique la précision de la moyenne estimée. Lorsque nous comparerons des valeurs moyennes entre



elles (par exemple si l'on compare les effectifs observés des deux types de lignes), le chevauchement ou non des moyennes et des erreurs standards est une bonne approximation (sous condition de normalité) de la significativité de la différence entre les deux moyennes.

7.2.2 Effet de la ligne de fret sur les effectifs cumulés

La section Sernhac-Marguerittes de la ligne Avignon-Nîmes dévolue au transport de marchandise est une ligne mixte double électrifiée. Sur cette portion, la ligne présente des remblais faibles, voire inexistantes. Le trafic y est faible : 33 trains par jour, de 4h45 à 0h16, soit une moyenne d'un train toutes les 44 minutes (+/-28 minutes).

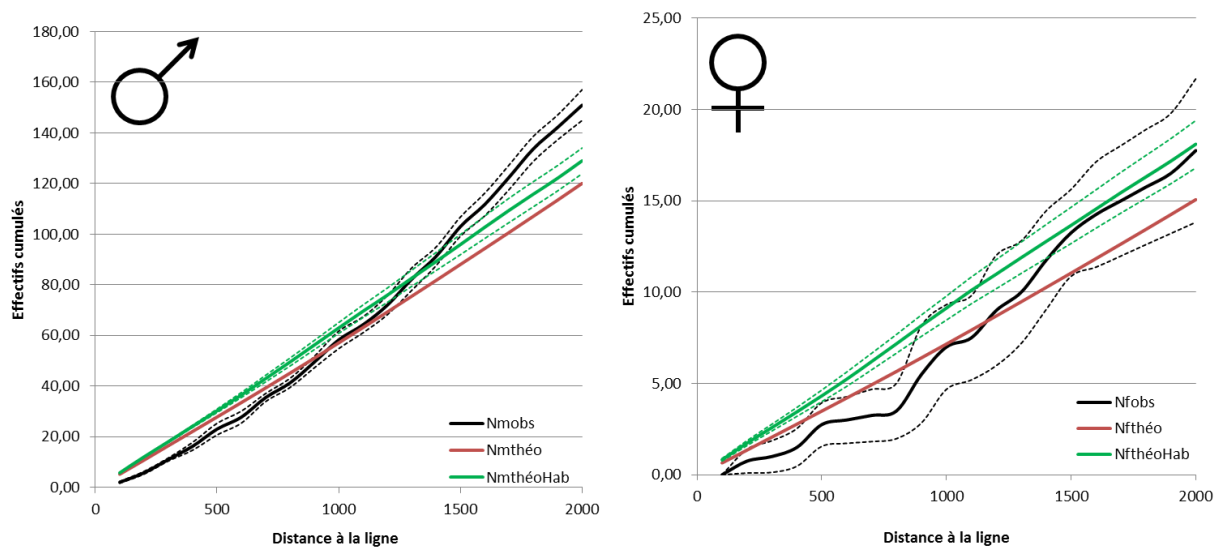


Figure 59 : Distributions théoriques et observées des outardes à proximité de la ligne de fret (mâles à gauche, femelles à droite).

La Figure 59 présente les effectifs cumulés avec la distance, effectifs qui évidemment augmentent avec celle-ci (l'augmentation serait parfaitement linéaire si tous les buffers avaient exactement la même superficie, ce qui est presque le cas). Chez les mâles, cette courbe (4 années moyennées) est légèrement concave, suggérant un possible léger effet de la ligne. Il est effectivement confirmé, que l'on tienne compte ou non des habitats (courbes rouge et verte). À noter que ces deux courbes ne diffèrent pour ainsi dire pas, ce qui indique que la distribution des habitats (du point de vue des mâles) sur cette zone est identique en proportion, quel que soit le *buffer*, à celle de l'entièreté de la ZPS*. La comparaison des effectifs observés aux effectifs théoriques indique un très léger déficit de mâles jusqu'à 1 000 m de la ligne environ, puis un excès, plus important, au-delà de 1300 m.

Chez les femelles, les erreurs standard sont évidemment beaucoup plus grandes du fait de leur taux de détection plus faible et donc les effectifs sont plus variables d'une année sur l'autre par l'aléatoire de la détection ou non des individus. Néanmoins, un patron général identique à celui des mâles est observé. L'effet semble cependant accentué (déficit de 40 % à 750 m, contre 15 % chez les mâles à la même distance), mais les portées sont apparemment identiques à celles des mâles, soit perceptible jusqu'à environ 1 000 - 1 400 m.



Ainsi, la ligne de fret, bien que faiblement utilisée, montre un léger effet négatif chez les mâles jusqu'à 1000 m, d'une magnitude un peu plus élevée chez les femelles, de portée semblable.

7.2.3 Effet de la ligne à grande vitesse sur les effectifs cumulés

La section proche de Jonquières-Saint-Vincent de la ligne à grande vitesse LGV* Méditerranée est une ligne double électrifiée présentant des remblais élevés. Le trafic y est élevé : 97 trains par jour, de 5h30 à 23h37, soit une moyenne d'un train toutes les 11 minutes (+/-10 minutes).

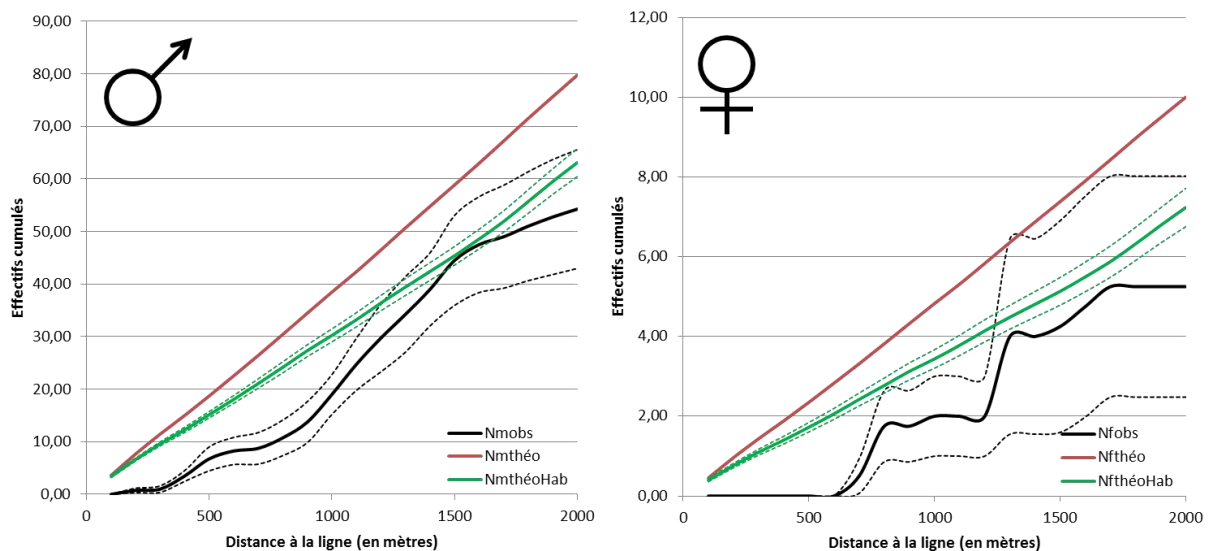


Figure 60 : Distributions théoriques et observées des outardes à proximité de la ligne à grande vitesse (mâles à gauche, femelles à droite).

La comparaison des courbes verte et rouge, chez les deux sexes, indique cette fois très clairement que l'habitat sur ce secteur n'est pas représentatif en moyenne de la ZPS*, il est de fait de moins bonne qualité. Malgré ceci, nous constatons que les effectifs observés, de mâles comme de femelles, sont nettement inférieurs aux effectifs attendus. Chez les mâles, comme chez les femelles, c'est le cas jusqu'à 1400 m. Au-delà de 1400 m, les deux distributions ne diffèrent pas. La magnitude des effets est ici assez forte, moins 50 % de mâles par exemple à 750 m, absence totale de femelles jusqu'à 750 m, et baisse de 30 % jusqu'à 1200 m.

7.2.4 Comparaison des effets

Ces résultats indiquent que les effets des deux lignes sont comparables sur un plan qualitatif et pour les deux sexes. L'effet de la LGV* est cependant d'une magnitude beaucoup plus importante que celui de la ligne de fret, aussi bien sur le plan quantitatif (nombre d'individus) que pour ce qui est de la portée de l'effet.



Tableau 17 : Portée sensible de l'effet en mètres.

	Ligne de fret	Ligne à Grande Vitesse
Mâles	900 m	1 400 m
Femelles	1 000 m	1 400 m

7.3 Distribution actuelle et évolution récente des effectifs à proximité du tracé

De la même façon que nous avons évalué les distributions observées et théoriques avec et sans habitat vis-à-vis des infrastructures existantes, la distribution des outardes à proximité du futur tracé a été étudiée. La méthodologie est identique (buffers de 100 m de large, de 0 à 2000 m au total, Figure 61).

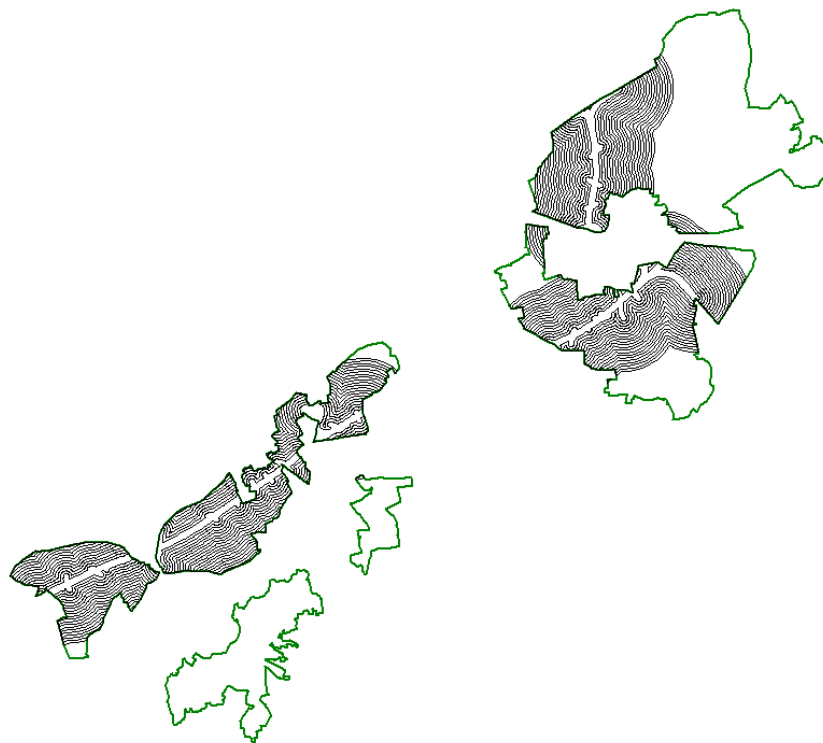


Figure 61 : Buffers successifs de 100 m de part et d'autre de l'emprise au sein de la ZPS.

Les effectifs cumulés dans ces buffers ont été calculée à partir de données de comptages des quatre années disponibles.

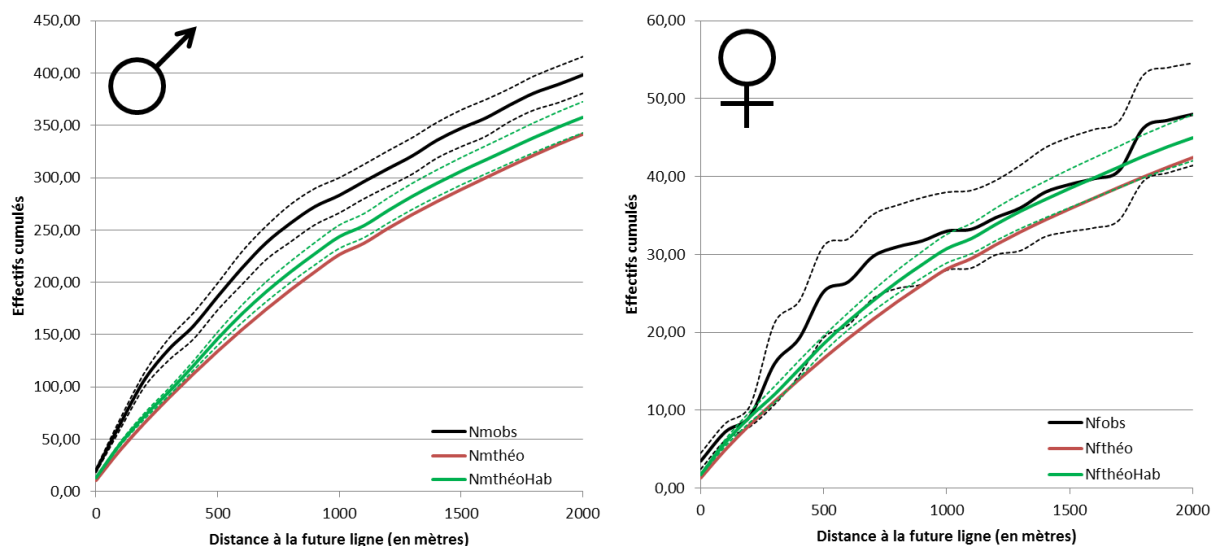


Figure 62 : Distributions théoriques et observées des outardes à proximité de l'emprise (mâles à gauche, femelles à droite).

On constate, pour les deux sexes, que les effectifs observés dans les 2000 m de part et d'autre du tracé de la future LGV* (soit 4000 m) sont supérieurs aux effectifs attendus sans prise en compte de l'habitat : il y a globalement plus d'individus sur ces zones que dans le reste de la ZPS* (Figure 62). Cet effet est significatif pour les mâles et semble plus ténue chez les femelles.

D'autre part, les effectifs attendus avec habitat sont légèrement plus forts que les effectifs attendus sans habitat. Il y aurait donc globalement une proportion plus forte d'habitat favorable aux outardes dans ce périmètre. On va chercher à savoir si les changements locaux de croissance peuvent expliquer ces fortes abondances.

Les taux de croissance interannuels ont été calculés selon la formule $(\ln((N_{t+1})+1) - \ln((N_t)+1))$ par buffer de 100 m de large sur les 4 années 2 à 2 puis en moyenne sur ces 4 années. Le taux de croissance moyen de chaque sexe à l'échelle de la ZPS* complète a été calculé sur cette même période 2010-2013. De très fortes variations apparaissent entre les paires d'années suggérant des déplacements de populations à l'échelle de l'ensemble de la ZPS*.

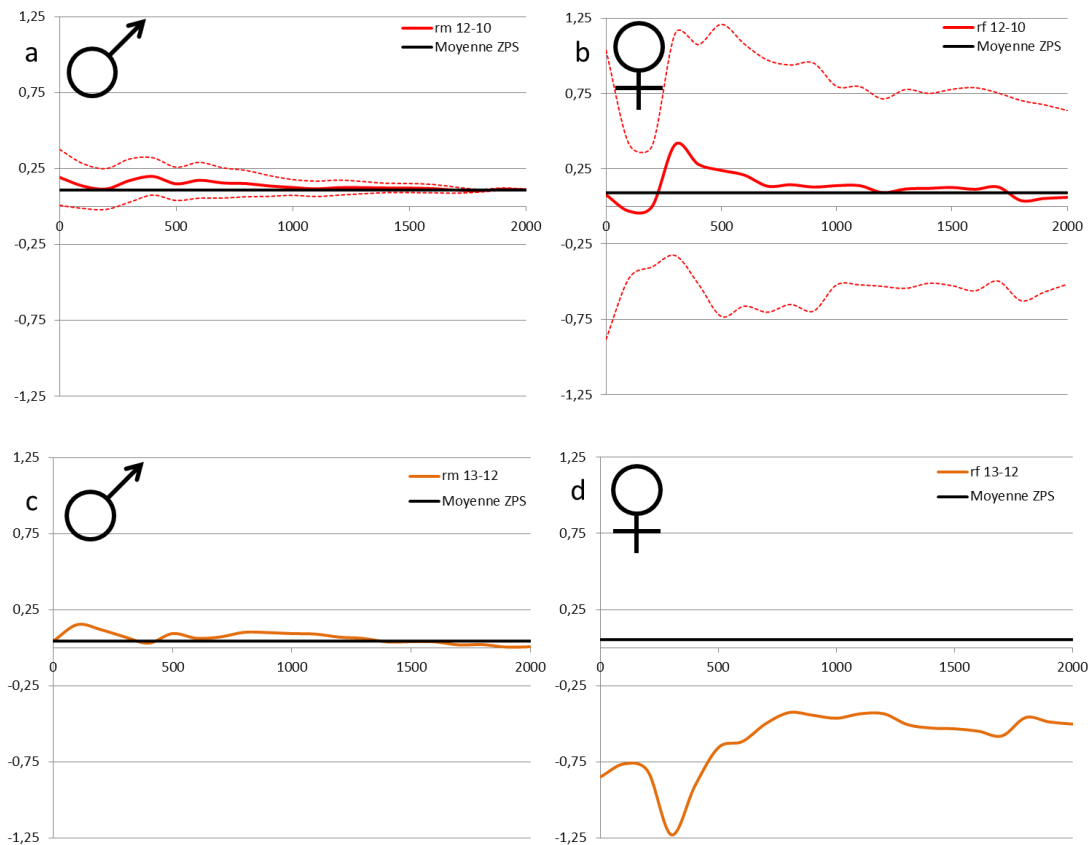


Figure 63 : Taux de croissance moyen avant travaux (2010-2012, en haut) et suite à la première année de travaux (2010-2013, en bas) au regard de l'emprise.

Globalement chez les mâles, sur les 3 dernières années avant travaux, le taux de croissance des mâles est toujours positif et semblable à proximité du tracé au taux moyen de croissance de l'ensemble de la ZPS* (Figure 63a). Au contraire, celui des femelles apparaît négatif sur les 200 premiers mètres et inférieur à la moyenne de la ZPS*. En revanche, il est toujours positif au-delà des 100 premiers mètres, et supérieur à la moyenne de la ZPS* jusqu'à 1700 m (Figure 63b), bien que très variable.

Lorsque l'on prend en compte les données de 2013, première année de travaux (défrichage de l'essentiel du tracé et travaux de raccordement des réseaux souterrains), les taux de croissance moyens sont modifiés. Ainsi pour les mâles, les parties les plus proches du futur tracé ont connu une croissance des effectifs supérieure aux zones plus éloignées, et leur taux de croissance sur les 750 à 1700 premiers mètres est significativement supérieur au taux de croissance moyen sur l'ensemble de la ZPS* (Figure 63 c).

Concernant les femelles, leur taux de croissance semble augmenter à mesure que l'on s'éloigne du tracé, mais l'essentiel de la décroissance est concentré sur les 500 premiers mètres (Figure 63 d). Le taux de croissance des femelles par buffer est toujours négatif et inférieur à la moyenne de la ZPS*, mais de façon non significative. La probabilité de détection des femelles étant à la fois réduite et variant considérablement dans l'espace et le temps, les calculs de taux de croissance sont entachés d'une variabilité considérable qui peut expliquer ce phénomène.



Il est possible que la présence de friches et de premiers travaux de fouilles sur le tracé ces dernières années (2006-2012) ait permis de créer localement de l'habitat favorable, entraînant une légère augmentation du nombre de mâles et de femelles dans la zone autour du tracé. Dans un deuxième temps, les premiers travaux, essentiellement lors de l'hiver 2012-2013, auraient permis une hausse significative du taux de croissance moyen des mâles, et une diminution globale des effectifs de femelles, particulièrement touchées sur les 500 premiers mètres à proximité du tracé. Ceci pourrait être mis en rapport avec une modification profonde de l'habitat du fait des travaux (défrichage, labour), modifications qui apparaissent favorables aux mâles (végétation rase au printemps). Ce type d'habitat à végétation rase n'est en revanche pas favorable à la nidification des femelles (voir chapitre 6.2.1).



7.4 Évaluation prédite et observée de l'impact à l'échelle de la ZPS

7.4.1 Description de la méthode de prédiction

Le CNM* dans sa structure s'apparentera à une LGV* et non une ligne de fret. C'est donc à partir des estimations issues de l'étude de la LGV* en place (Jonquières) que nous effectuerons nos calculs. On a pu estimer à 1400 m la distance d'effet de la LGV* sur la section de Jonquières Saint Vincent. Compte tenu des distances relevées pour la LGV* en place et sur la base du dernier recensement effectué avant le démarrage des travaux (effectifs de 2012), 358 mâles chanteurs étaient situés à moins de 1400 m du futur tracé, ce qui correspond à 52 % des mâles chanteurs recensés sur la ZPS* cette année-là. Nous avons donc appliqué les estimations (courbes de la Figure 60) aux effectifs observés entre 2010 et 2012, pour en prédire l'impact quantitatif.

La figure ci-dessous détaille la démarche empirique qui nous permet d'évaluer les effectifs de mâles impactés, du moins prédits.

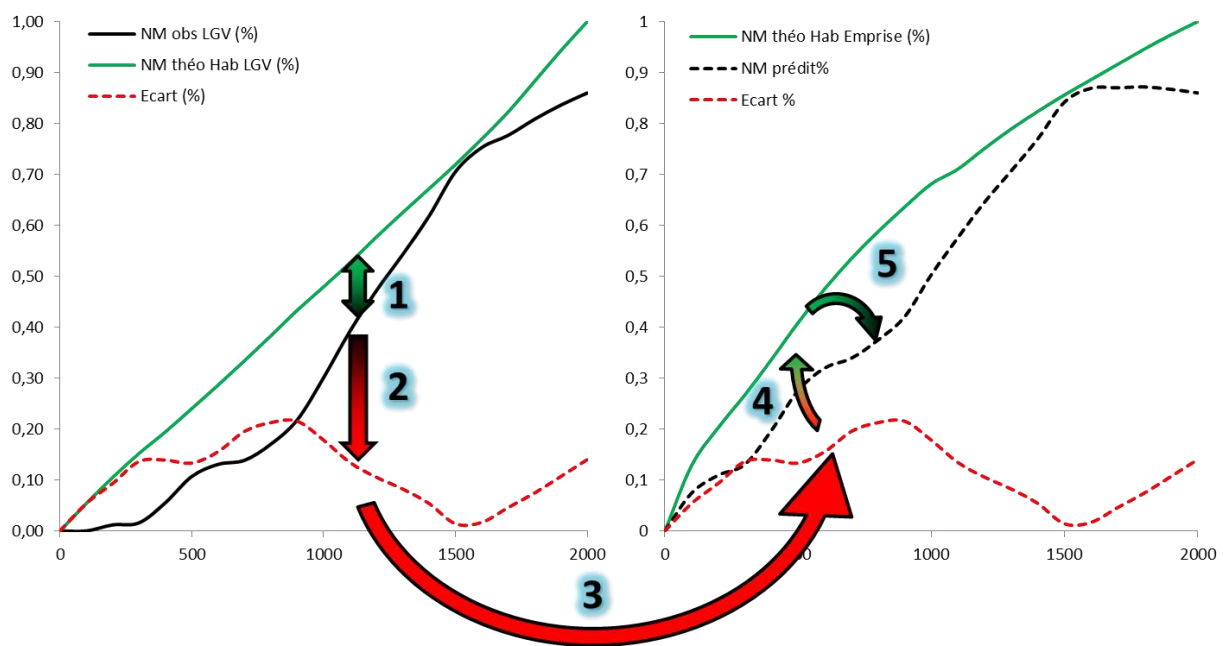


Figure 64 : Effectifs cumulés relatifs attendus (en vert) et observés (en noir) en fonction de la distance à la LGV (à gauche, à partir des données de Jonquières), et principe du calcul par report des proportions relatives sur les effectifs cumulés attendus à proximité de l'emprise (à droite, sur le futur tracé) afin d'obtenir les effectifs cumulés impactés prédits une fois l'emprise transformée en LGV. L'écart (1) entre effectif observé (noir) et attendu (vert) (en %), est calculé (2) puis ses proportions sont appliquées (3) sur les effectifs attendus (4) (en %) et les effectifs cumulés prédits sont calculés (5).



La première étape consiste à mesurer par intervalle de distance de 100 mètres la proportion d'individus manquants par rapport à l'effectif cumulé attendu avec habitat : si aucun individu n'est présent, le ratio est de 1, il est inférieur à 1 sitôt que les effectifs observés sont inférieurs aux attendus, et proche de zéro lorsqu'ils sont équivalents (Figure 65). C'est donc l'équivalent de la courbe rouge (2) de la figure précédente.

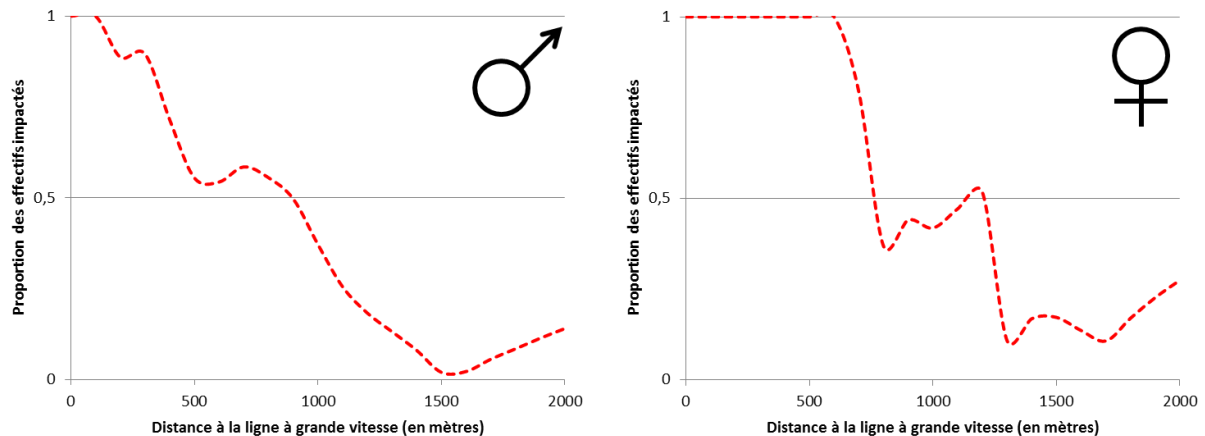


Figure 65 : Écart des effectifs observés aux effectifs attendus proximité de la ligne à grande vitesse (lorsque $y = 1$, la totalité des individus attendus est évincée).

Ces écarts relatifs (courbe rouge de la Figure 65) entre effectifs attendus avec habitat et effectifs observés au niveau de la LGV* existante (courbes noires et vertes de la Figure 60), appliqués sur les effectifs attendus avec habitat de l'emprise* (courbes vertes de la Figure 62) donnent la figure suivante (Figure 66).

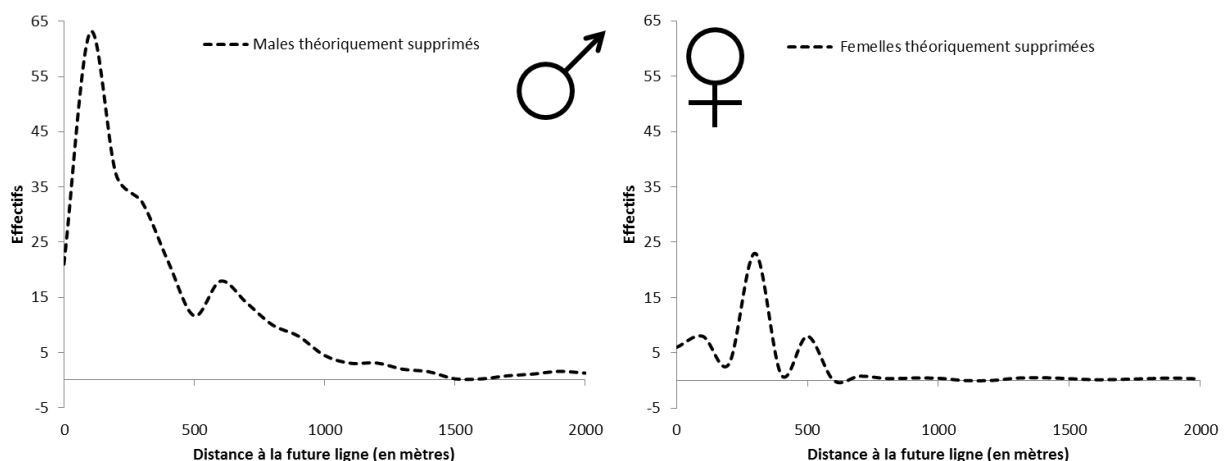


Figure 66 : Nombre d'individus théoriquement supprimés par buffers successifs de 100 m.



Le nombre total d'individus théoriquement disparus correspond au cumul des individus impactés par classe de distance jusqu'à la distance d'effet calculée précédemment (soit 1400 m). Il est représenté par les courbes d'effectifs cumulés de la figure suivante (Figure 67).

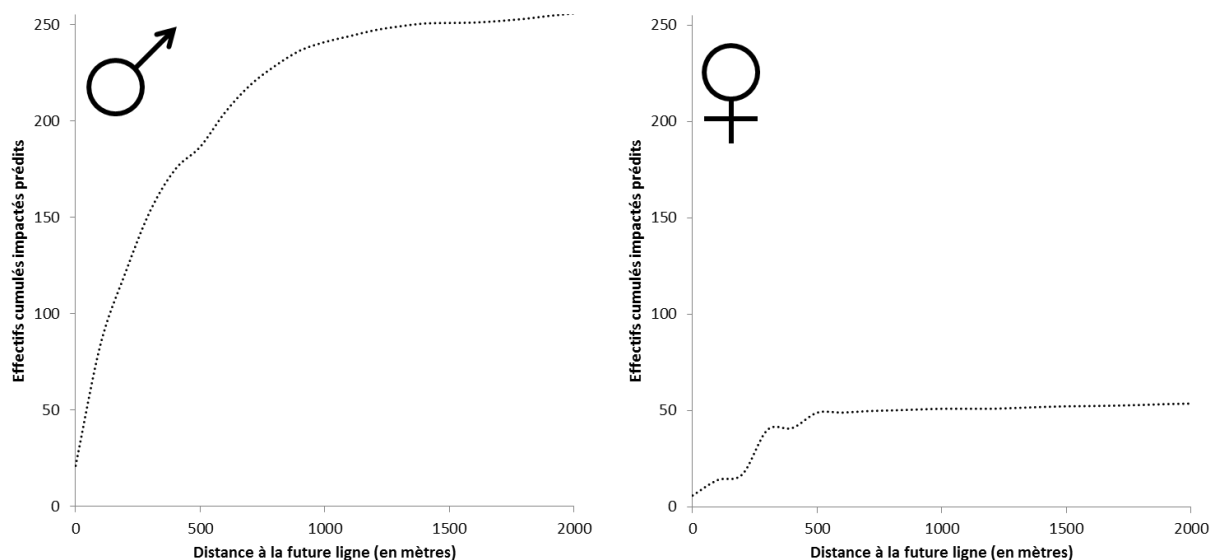


Figure 67 : Cumul des individus impactés prédits en fonction de la distance à la ligne (mâles à gauche, femelles à droite).

Ceci correspond à 250 mâles (soit 36 % des effectifs de la ZPS* en 2012) et 52 femelles (soit 58 % des effectifs contactés en ZPS* en 2012). Pour mémoire, la distance d'effet estimée à l'origine pour la constitution des dossiers était de 250 m, ce qui correspondrait ici à des effectifs impactés d'environ 130 mâles et 30 femelles.

7.4.2 Impacts observés en 2013 et 2014

Les travaux ayant débuté en 2013, puis surtout en 2014, nous pouvons déjà comparer, au moins à titre indicatif, l'effet prédit par notre modèle, aux effets observés en 2013 puis en 2014 (Figure 66). En 2014 en effet, les travaux ont démarré sur l'ensemble de la zone : la totalité de l'emprise* était décapée au début de la saison de reproduction des outardes (1^{er} mai), et les travaux sont en cours en permanence sur l'intégralité de cette emprise*. 2014 constitue donc la première année d'intensité majeure des travaux.



Les recensements complets et les variations d'effectifs de la ZPS* et de la zone d'effet supposée de l'emprise* sont recensés dans le tableau suivant (Tableau 18).

Tableau 18 : Variations d'effectifs à courte et large échelle.

Au sein de la ZPS	Effectifs de mâles			Variations d'effectifs de mâles		
	2012	2013	2014	2012-2013	2013-2014	2012-2014
	683	629	512	-54	-117	-171
				-7,91%	-18,60%	-25,04%
	Effectifs de femelles			Variations d'effectifs de femelles		
	2012	2013	2014	2012-2013	2013-2014	2012-2014
	90	88	44	-2	-44	-46
				-2,22%	-50,00%	-51,11%

Au sein de la zone d'effet estimée (1 400 m)	Effectifs de mâles			Variations d'effectifs de mâles		
	2012	2013	2014	2012-2013	2013-2014	2012-2014
	379	394	260	15	-134	-119
				3,96%	-34,01%	-31,40%
	Effectifs de femelles			Variations d'effectifs de femelles		
	2012	2013	2014	2012-2013	2013-2014	2012-2014
	60	35	17	-25	-18	-43
				-41,67%	-51,43%	-71,67%

On constate que la diminution des effectifs observés dans la zone d'effet supposée explique en grande partie les variations d'effectifs constatées dans la ZPS* entre 2012 et 2014. En effet, la diminution du nombre de mâles entre 2012 et 2014 dans la zone d'effet représente 70 % de la diminution totale observée dans la ZPS*, elle représente aussi 93 % de la diminution pour les femelles.

Compte tenu de nos méthodes de calculs, on peut chercher à réévaluer la distribution théorique avec et sans habitat des effectifs cumulés par sexe pour les années 2013 et 2014 afin de mettre en lumière l'émergence d'une première distance d'effet de la future ligne due aux travaux.

Pour nos calculs, nous disposons de toutes les variables nécessaires pour 2013. En revanche, les données d'asselement 2014 n'étant, à l'heure actuelle, pas disponibles, nous approximerons la composition des buffers en utilisant l'occupation des sols de 2013.

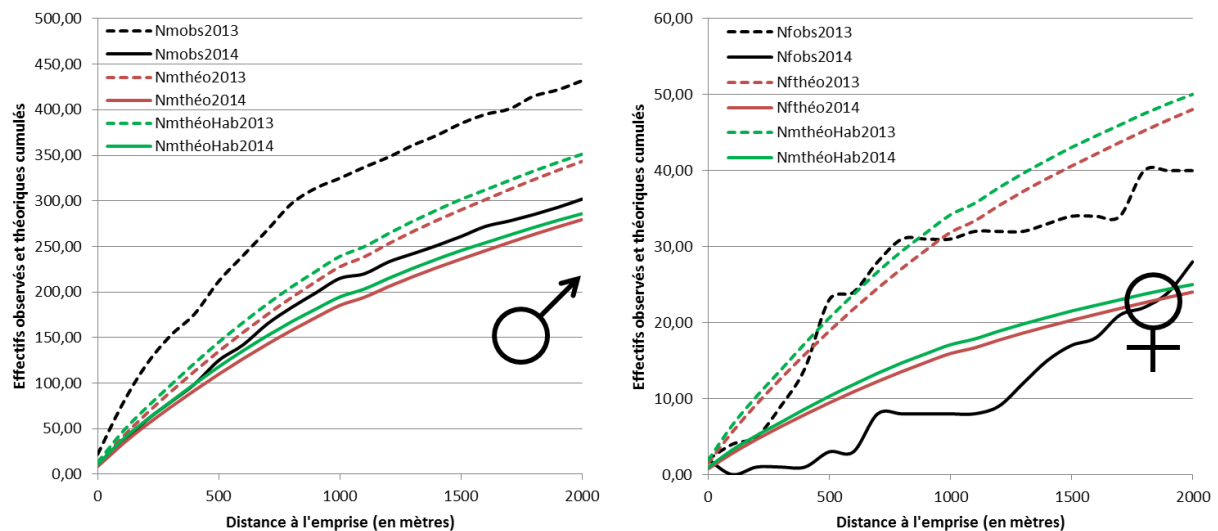


Figure 68 : Évolution des effectifs cumulés observés et attendus à proximité de la ligne uniquement pour les années en 2013 (pointillés) et 2014 (continus).

Pour les mâles, on observe des effectifs très supérieurs aux effectifs attendus avec habitat en 2013, ce qui semble indiquer une agrégation de mâles plus élevée à proximité du tracé, avec un pic à 750 m. En 2014, en revanche, les effectifs observés sont beaucoup plus proches de l'attendu, même très légèrement inférieurs jusqu'à 400 m. Cette distance actuellement très faible pourrait constituer une première amorce de distance d'effet pour les mâles.

Concernant la distribution des femelles, les résultats de 2013 indiquent une première tendance à la baisse avec des effectifs semblables ou légèrement supérieurs à l'attendu uniquement entre 400 et 750 m. En 2014, le déclin s'accroît avec des effectifs toujours inférieurs à l'attendu jusqu'à 1900 m. Cette distance pourrait constituer une première estimation de distance d'effet pour les femelles. Là encore, compte tenu de la faiblesse et de la variabilité de la détectabilité des femelles lors des protocoles de transects, ces résultats sont à considérer avec prudence.

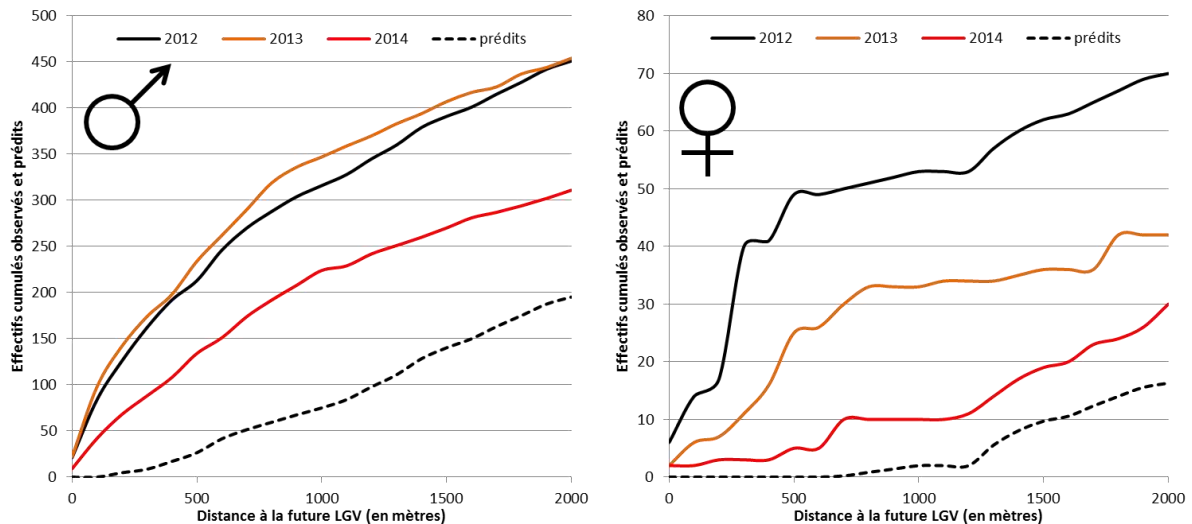


Figure 69 : Effectifs cumulés à proximité de l'emprise avant travaux (2012, en noir continu), suite aux premiers travaux (2013, en orange), pendant les travaux (2014, en rouge) et prédicts à partir des effectifs de l'emprise et de la LGV de 2012 (prédicts, en noir discontinu).

Il semble bien y avoir eu une légère hausse du nombre de mâles entre 2012 et 2013 à proximité immédiate du tracé (courbe orange, Figure 69), qui coïncide dans le même temps avec une diminution importante du nombre de femelles contactées sur la même zone. Ces variations expliquent les variations de taux de croissance observées sur la Figure 69.

Une autre façon de représenter les choses consiste à estimer pour chaque buffer le nombre d'individus théoriquement supprimés (effectifs 2012 – effectifs prédicts) et le nombre d'individus déjà disparus en 2013 (effectifs 2012 – effectifs 2013) et en 2014 (effectifs 2012 – effectifs 2014) (Figure 70).

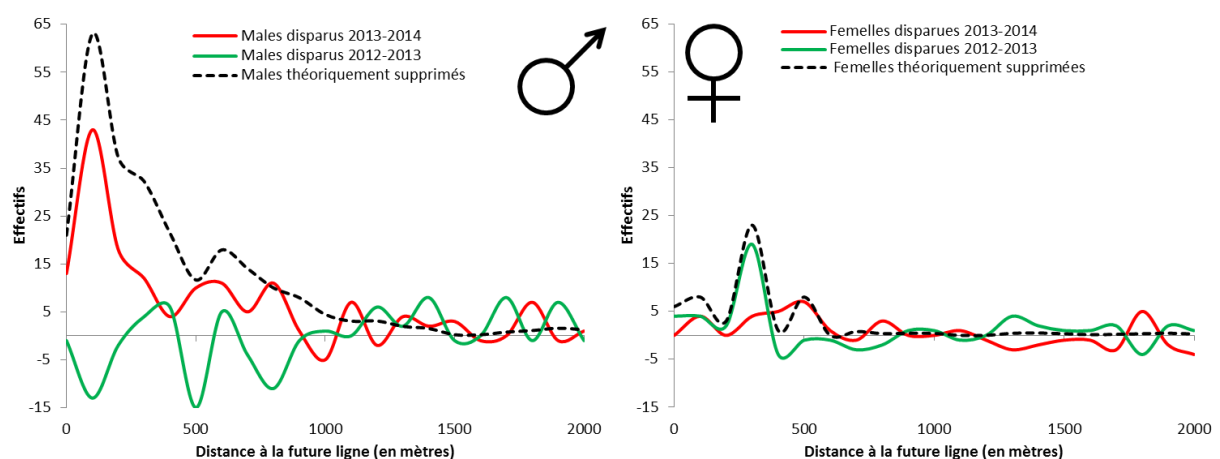


Figure 70 : Effectifs théoriquement et réellement impactés en fonction de la distance à l'emprise entre 2012 et 2014.



Entre notre année de référence et les premiers travaux de défrichement (2012-2013), on observe une augmentation de 15 mâles sur les 1400 premiers mètres et une diminution des effectifs de femelles de 25 individus. L'année suivante, la tendance s'inverse brusquement pour les mâles avec une diminution de 134 individus, tandis que la diminution des effectifs de femelles contactées est plus faible avec 18 femelles en moins. Au total entre l'année de référence (2012) et la première année de travaux intenses (2014), le différentiel est de 119 mâles et 43 femelles perdus.

Ces effectifs impactés sont inférieurs aux attendus. Pour les mâles, en 2014, l'effectif impacté perçu représente 47,60 % de l'attendu (119/250 mâles), tandis que pour les femelles il monte à 82,70 % (43/52 femelles). Lors de la première année de travaux, l'impact observé est faible (pour les mâles), on pouvait s'attendre à ce qu'il s'accroisse, ce qui est effectivement le cas en 2014. À l'avenir, il pourrait continuer à augmenter. Il est cependant possible que les mâles impactés cherchent au contraire à rester à proximité de leur ancienne place de chant. Une fois les travaux achevés et la ligne mise en route, on peut s'attendre à ce que le changement de type de perturbations (infrastructure seule plutôt que chantier) permette une recolonisation au moins partielle des zones impactées et un retour progressif à un niveau semblable à l'attendu.

Connaissant les effectifs notés par transect de chaque année, on peut chercher à spatialiser les variations d'effectifs entre 2013 et 2014 (Figure 71). On note que tous les secteurs en sévère diminution sont aux abords de l'emprise*. Tous les secteurs au contact de l'emprise* (à une exception près et deux secteurs sans évolution) sont en baisse. Au contraire, un seul secteur est en forte hausse, mais quantitativement les fortes variations négatives (-29 et -31 mâles chanteurs) n'ont pas d'équivalent positif (+16 mâles chanteurs maximum). Les secteurs en hausse sont des secteurs non contigus à l'emprise*. Compte tenu de la taille et de la dynamique globale de la population, deux scénarii sont envisageables pour expliquer cette croissance : du recrutement local ou du déplacement d'individus.

Chronologiquement, le chantier de jonction au nord de l'îlot Nord de la ZPS* et la section qui traverse ce même îlot a concentré les activités de travaux en 2013-2014. Il semble donc y avoir un lien entre intensité des travaux et variation d'effectifs. Un seul secteur de l'îlot Nord en diminution n'est pas intersecté par l'emprise*, mais les deux secteurs contigus à l'Ouest sont ceux subissant le plus fort déclin.



7.5 Évaluation prédite et observée de l'impact à l'échelle individuelle

7.5.1 Déplacement global d'une année sur l'autre

En 2013, 15 mâles adultes utilisant l'emprise* ou ses alentours ont été équipés de balises Argos-GPS. Une assomption forte est que les mâles équipés ont été capturés sur leur place de chant supposée lors de la saison de reproduction 2013 (Mai et Juin).

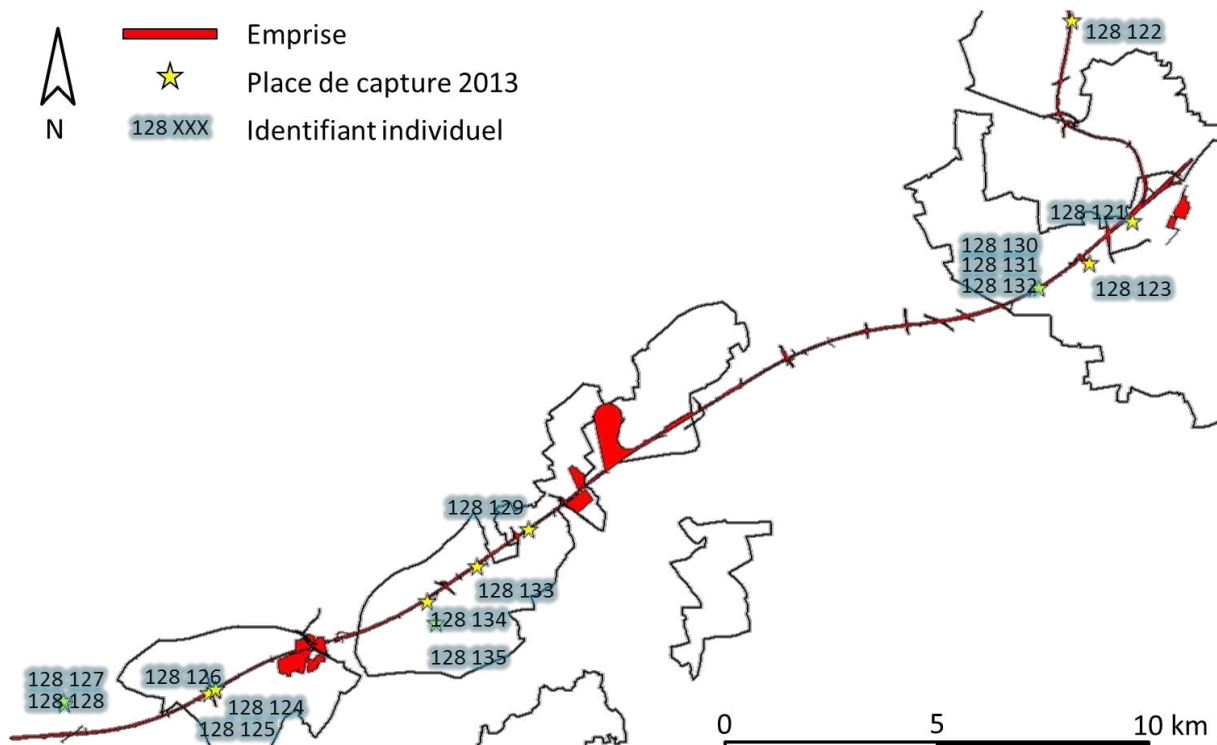


Figure 72 : Emplacement des captures des 15 mâles équipés de balises argos-gps vis-à-vis de l'emprise.

La taille du domaine vital en période de reproduction (Mai et Juin) a été évaluée en 2013 et 2014 par la méthode des MCP (*Minimum Convex Polygone*) qui nous fournit une première évaluation de la surface utilisée par chaque individu. L'un des individus a été équipé tardivement (début juillet) : ceci n'autorise pas les comparaisons, il a été retiré des analyses suivantes.

Le barycentre du MCP de chacun des individus équipé a été calculé (Tableau 19). À partir de ce point, la distance moyenne de l'individu à l'emprise* a été évaluée en 2013 et en 2014, ainsi que la distance entre barycentres d'une année sur l'autre par individu. On en déduit ainsi la distance moyenne de l'individu à la ligne avant travaux, la distance pendant la première saison de travaux, et le déplacement global de l'individu entre 2013 et 2014, soit avant versus après les travaux.



Tableau 19 : Évaluations de la distance des barycentres des territoires 2013 et 2014 à l'emprise* et entre eux, en période de reproduction

ID	Surface MCP 2013 (km ²)	Nombre de localisation 2013	Nombre de jours de suivis 2013	Surface MCP 2014 (km ²)	Nombre de localisation 2014	Nombre de jours de suivis 2014
128121	1,00	185	32	0,17	38	17
128122	6,02	186	31	6,62	345	61
128123	6,99	180	30	5,43	326	61
128124	5,24	151	26	0,21	330	61
128125	1,87	144	24	0,04	57	10
128126	3,25	109	19	5,48	301	61
128127	6,70	114	19	8,91	330	61
128128	0,63	107	18	1,20	334	61
128129	5,38	84	14	1,10	335	61
128130	0,91	78	13	2,46	351	61
128131	0,05	72	12	0,58	356	61
128132	0,72	60	10	9,37	341	61
128133	1,76	54	10	2,20	349	61
128134	0,60	12	2	583,37	359	61
Moyenne	2,94	109,71	18,57	44,80	296,57	54,21
Mediane	1,82	108,00	18,50	2,33	334,50	61,00
SE	0,66	13,84	2,33	39,93	27,45	4,46
Min	0,05	12	2	0,04	38	10
Max	6,99	186	32	583,37	359	61

ID	Distance entre barycentres (km)	Distance à l'emprise 2013 (km)	Distance à l'emprise 2014 (km)
128121	28,79	0,20	27,98
128122	0,92	0,53	0,71
128123	4,11	1,37	0,63
128124	2,56	0,12	0,94
128125	0,54	0,24	0,25
128126	0,03	0,78	0,77
128127	2,73	0,72	0,20
128128	0,09	0,46	0,55
128129	1,31	0,16	0,00
128130	0,45	0,15	0,59
128131	0,69	0,27	0,40
128132	0,72	0,27	0,23
128133	0,12	0,07	0,01
128134	20,64	1,18	17,85
Moyenne	4,55	0,47	3,65
Mediane	0,82	0,27	0,57
SE	2,26	0,10	2,16
Min	0,03	0,07	0,00
Max	28,79	1,37	27,98



On constate qu'en 2013 aucun individu n'était globalement situé à plus d'1,37 km de la ligne : notre échantillonnage est donc bien représentatif des mâles présents sur le tracé, ou du moins dans la zone des 1400 m qui est la zone impactée. 8 d'entre eux sont à moins de 300 m.

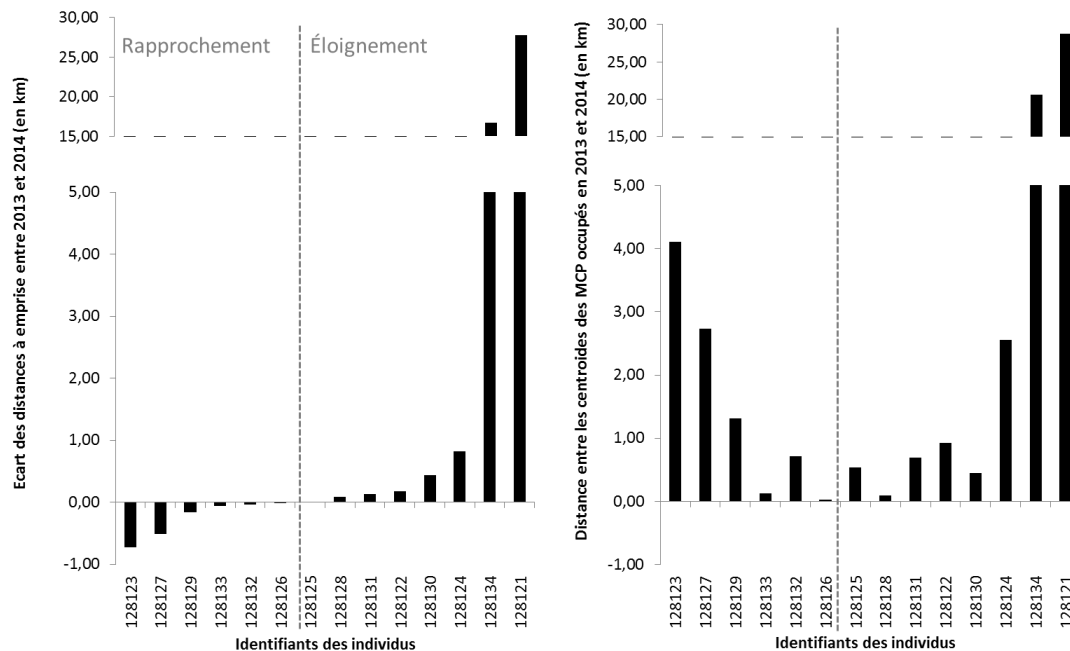


Figure 73 : Écart des distances à l'emprise en 2013 et 2014 (à gauche) et déplacement interannuel (de barycentre à barycentre) pour chaque individu (à droite).

Lorsqu'on calcule l'écart entre la distance à l'emprise* 2014 et celle de 2013, on peut distinguer le déplacement vis-à-vis de la ligne. Ainsi, 6 mâles sont en moyenne plus proches de l'emprise* en 2014 qu'en 2013 (deux se sont véritablement rapprochés) tandis que 8 se sont éloignés (Figure 73 à gauche). À l'exception des individus 128134 et 128121, dont la variation de distance à la ligne dépasse les 15 km, tous les individus ont des déplacements inférieurs à 1 km vis-à-vis du tracé. En revanche, si l'on calcule la distance entre les barycentres des MCP de 2014 et 2013 (Figure 73 à droite), les distances sont plus variables. On en déduit donc qu'une partie des individus a bougé de façon longitudinale le long de l'emprise*.

On note que les variations de distance à l'emprise* sont dans 12 cas sur 14 inférieures au kilomètre. L'individu s'étant fortement écarté de la ligne est parti accomplir sa saison de reproduction en Crau.

Si l'on considère à présent les mouvements interannuels, 8 individus se sont déplacés de moins d'un kilomètre, 4 se sont déplacés de 1 à 5 kilomètres, et 2 individus se sont déplacés de plus de 20 kilomètres. Seuls les deux individus s'étant déplacés de plus de 20 kilomètres se sont réellement éloignés de la ligne. Les autres individus sont restés à proximité du fuseau, mais se sont donc déplacés le long de celui-ci.



Même s'il ne s'agit ici que d'une analyse extrêmement sommaire et préliminaire, on peut considérer que la plupart des individus (12 sur 14) sont restés à proximité immédiate de la ligne (à moins d'un kilomètre), et ils se sont (en moyenne) légèrement éloignés. Seule une minorité a quitté le site (2 sur 14). Ceci est conforme à nos prédictions, les mâles de cette espèce étant connus pour rester très fidèles à leur place de chant d'une année à l'autre. Nous y voyons d'ailleurs une explication au fait que bien que les travaux ont commencé, leur impact est plus faible que prédit (pour l'instant). Le nombre de mâles n'est cependant pas resté stable dans l'emprise*, il a déjà diminué de 47 % sur les premiers 1400 m, ce qui est supérieur en % à 2/14 (14,2 %), suggérant que la baisse d'effectif actuellement observée est plus le fait de mâles éloignés de l'emprise* que proches. Si l'on accepte le postulat que les milieux sur et proches de l'emprise* sont de meilleure qualité (on y trouve les densités les plus fortes), et que les mâles de meilleure qualité sont sur les sites de meilleure qualité, alors on conclut que les mâles de moins bonne qualité se sont proportionnellement plus éloignés que ceux de bonne qualité (ie, ceux que nous avons capturé). Pour appréhender mieux le comportement de ces mâles, une analyse plus fine des déplacements en 2014 a été menée.



7.5.2 Comportement des mâles impactés pendant les travaux

Au vu de nos résultats, la population étant globalement proche de sa capacité de charge, 3 hypothèses principales peuvent être faites sur le devenir des mâles impactés : mort des individus, recherche d'une nouvelle place de chant éloignée, recherche d'une nouvelle place de chant à proximité (Figure 74).

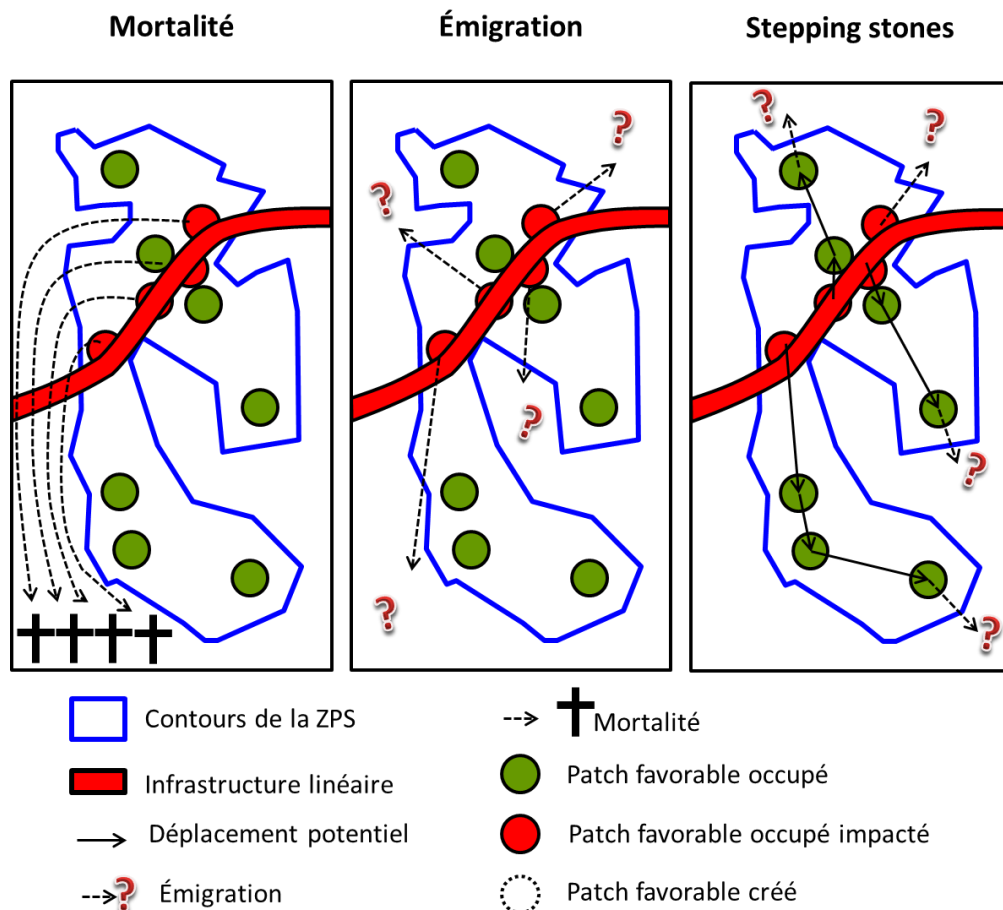


Figure 74 : Trois des stratégies individuelles de réponse à l'impact possibles

Les trois stratégies proposées ne sont pas les seules possibles, mais les plus probables compte tenu des comportements documentés des mâles chanteurs. Les individus privés de leur place de chant peuvent chercher à s'établir plus ou moins loin de leur place de chant initiale. Or, vue la saturation observée sur la Costière, les places de chant potentielles proches sont probablement occupées par d'autres mâles. La défense par ces mâles de leur place de parade va occasionner de violents combats. S'il n'est pas dominant, la probabilité pour un mâle donné de s'accaparer une place de chant proche de l'ancienne est faible : soit les combats entre mâles peuvent conduire à l'épuisement et la mort de l'individu, soit celui va devoir s'exiler sur un espace favorable au chant libre. Compte tenu des densités présentes au sein de la ZPS, de telles places ont plus de chances de se trouver en dehors de la ZPS.



Pour évaluer le comportement individuel vis-à-vis des travaux, le barycentre moyen des localisations de chaque individu a été mesuré, et sa distance à la place de capture en 2013 mesurée. L'évolution de cette distance semaine par semaine a été étudiée. On a distingué la période de pic de chant (mi-mai à mi-juin, en rouge) au sein de la période de chant (fin avril à début juillet, en pointillés). La distance de 500 m, permettant de discriminer les individus cherchant à rejoindre leur place de chant des autres a été figurée en vert.

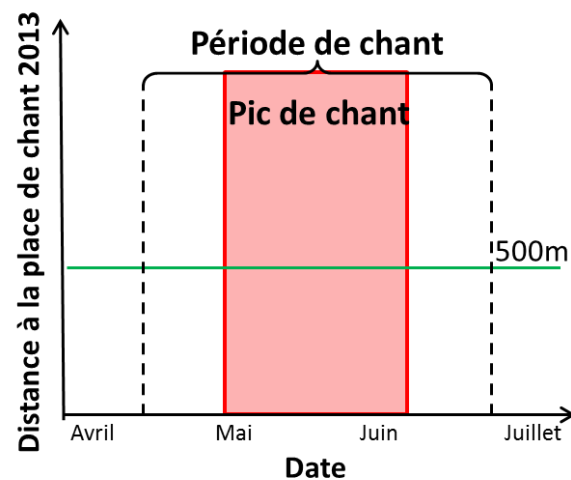


Figure 75 : Évolution de la distance moyenne hebdomadaire à la place de capture au cours de la saison de reproduction 2014

Les profils moyens de distance à la place de capture ont été tracés en regroupant respectivement ces 7, 2, 2 et 2 individus. Les localisations des deux balises ayant cessé d'émettre au cours de la saison de reproduction 2014 (1 en Crau, 21 en Costières) n'ont pas été intégrés aux moyennes.

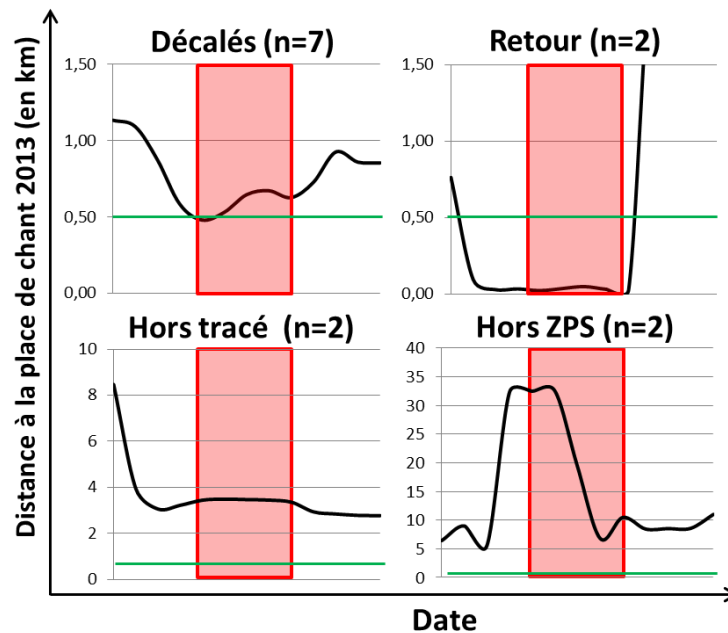


Figure 76 : Profils types de déplacement des mâles pendant les travaux (la bande verte représente une distance 500 m en ordonnée, échelles différentes)

On constate que la majorité des individus (9/14) tente de regagner leur place de capture. 2 y parviennent (en haut à droite) : une des place de capture est située à 600 m de l'emprise, l'autre n'a pas encore été impactée par les travaux en 2014. 7 s'installent à proximité (en haut à gauche). 2 individus se sont installés dans la ZPS à plus de 3 km sans chercher à regagner leur place de capture 2013 (en bas à gauche). 2 individus se sont installés en Crau (en bas à droite). Si l'on y ajoute la balise ayant cessé d'émettre en mai 2014 en Crau, 3/14 individus ont quitté la ZPS en 2014 pendant la première année de travaux.

Si l'on confronte ces résultats aux stratégies de redistribution possibles (Figure 74), on constate qu'environ 20 % des individus équipés ont quitté la zone (ce qui rejoint la diminution de 19% des mâles chanteurs constatée en 2014 au sein de la ZPS) selon le scénario d'émigration, tandis que la majorité (près de 60 %) cherchent à s'installer au plus proche de leur place de chant initiale. Ces places, compte tenu de la saturation de la ZPS, étant initialement occupées, les mâles qui les occupaient ont probablement été chassés et contraints au même choix : les individus par rang de dominance se redistribuent proche en proche dans les zones d'habitat favorables.

Ces patrons de redistributions sont une information capitale pour diriger les stratégies de conservation à mettre en œuvre : la spatialisation des mesures, notamment compensatoires, sera un élément clef de leur réussite.



7.6 Effets attendus du Contournement Nîmes-Montpellier pendant l'hivernage

S'il est facile d'obtenir des éléments précis sur la distribution des individus en période de reproduction à l'aide des méthodes développées dans les sections précédentes, la distribution des individus en hiver est plus difficile à appréhender. Comme nous l'avons développé dans la partie Détectabilité hivernale (Encadré 4, p78), le comportement grégaire des outardes en hivernage les amène à utiliser un certain nombre de parcelles de façon récurrente, présentant toujours les caractéristiques suivantes : larges surfaces peu exposées aux dérangements anthropiques, couvert favorable au nourrissage et à la surveillance. D'autres parcelles sont susceptibles d'être utilisées, la plupart du temps par des groupes de faible effectif.

Concernant les grands sites utilisés de façon récurrente depuis le début de l'hivernage en Costières pour les plus anciens (1998), ou depuis le démarrage de cette thèse (2011) au moins pour les plus récents (soit 3 hivers), la plupart sont situés à l'écart des routes nationales à fortes circulations ou des zones présentant des forts taux de fréquentation (piétons, etc.).

L'un de ces sites est particulièrement intéressant : il s'agit d'une luzernière contractualisée en MAE* (Mesure Agro-environnementale) pour l'hivernage de l'Outarde canepetière. La parcelle en question fait environ 25 ha et a la particularité d'être accolée à la voie ferrée Nîmes-Avignon. Cette section de LGV* fait suite à la section LGV* étudiée précédemment. Le trafic y est élevé, mais les trains y circulent à vitesse moins importante.

Sur cette parcelle, les effectifs peuvent dépasser le millier d'individus (1067 dénombrés ensemble au maximum le 5 janvier 2012, G. Monchaux, *comm. pers.*).

L'observation régulière des groupes lors des différents protocoles (repérages captures, protocoles de suivi hivernaux, évaluation du sexe ratio) nous ont permis de constater que les individus ne fréquentaient pas la bande des 100 premiers mètres en bordure de voie. À l'exception de cette zone d'exclusion, le reste de la parcelle était utilisé. La zone la plus utilisée correspond à la bande de 250-300 m à partir de la voie. Du fait de la conformation de la parcelle, aucune outarde fréquentant cette parcelle ne peut se situer à plus de 500 m de la voie ferrée.

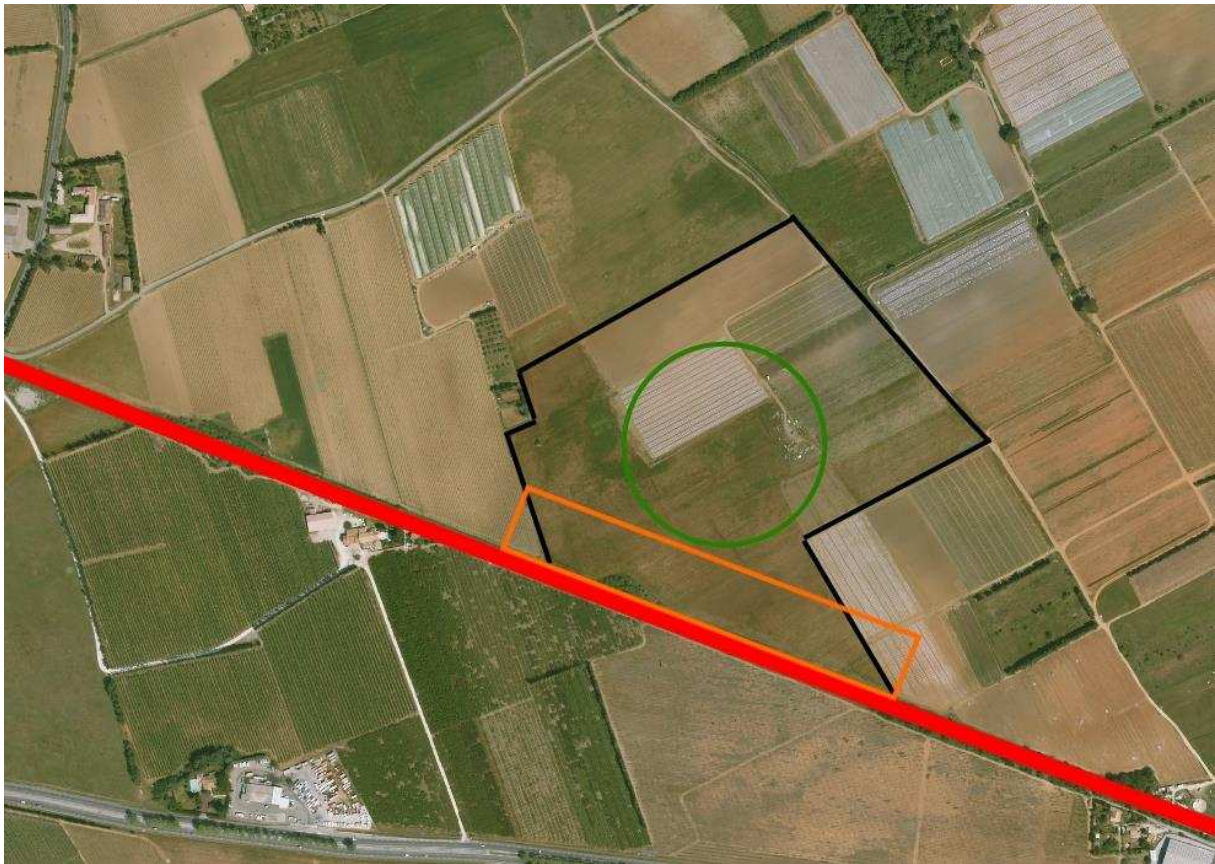


Figure 77 : Utilisation de la parcelle d'hivernage par les outardes (en rouge = voie ferrée, en noir = contour de parcelle, en orange = zone d'exclusion de 100 m de large, en vert = zone d'occupation préférentielle).

Lors de la surveillance des groupes hivernants, lorsque des vols ont été constatés, ils ont pu être imputés au passage de promeneurs, de cyclistes, de chiens en liberté, d'engins agricoles entrant sur la parcelle, mais jamais au passage des trains, alors que ces passages sont bien plus fréquents que les dérangements anthropiques. Il apparaît donc dans un cas comme celui-ci, sur une parcelle particulièrement attractive convenant aux rassemblements hivernaux, que les outardes sont capables de tolérer la proximité d'une voie ferrée en circulation.

Ceci provient à la fois du comportement et des besoins de l'espèce en hiver, diamétralement opposés à la période de reproduction, mais aussi probablement du fait de la structure de la voie : il s'agit ici d'une voie ferrée sans remblais, où les trains circulent à vitesse réduite. La voie ferrée constituant un obstacle à la circulation des véhicules et des personnes, les chemins longeant la parcelle sont peu fréquentés. La proximité immédiate de la voie limite enfin l'urbanisation à proximité immédiate.

Il semble donc que dans ces conditions, la voie ferrée puisse même conférer un avantage aux outardes, augmentant le niveau de quiétude de la parcelle au moins pour l'hivernage.



SYNTHÈSE / RÉSUMÉ DE LA PARTIE :

- Les infrastructures ferroviaires existantes sur la ZPS* ont une influence sur la distribution des outardes. Cette influence n'est pas la même entre période de reproduction et d'hivernage.
- Cette influence est plus marquée pour la ligne à grande vitesse que pour la ligne de fret. La distance d'effet de ces deux types d'ouvrage est similaire entre les sexes, mais l'amplitude de l'impact est plus marquée chez les femelles.
- L'abandon des terres sur le tracé et les premiers travaux de fouilles ont probablement créé un habitat favorable aux deux sexes, avec des taux de croissance aux abords de l'emprise* positifs et supérieurs à la moyenne de la ZPS*.
- Les premiers travaux de raccordement de réseaux, de défrichements, de balisage du tracé et la fin des travaux de fouilles, discontinus dans le temps, semblent avoir augmenté localement la favorabilité de l'habitat sur l'emprise* pour les mâles, mais pas pour les femelles.
- La première saison de reproduction soumise à une campagne de travaux de forte intensité a fortement fait diminuer le nombre d'individus à proximité de l'ouvrage en construction.
- L'hypothèse d'une redistribution des individus à proximité du tracé au sein de la ZPS* est envisageable, mais globalement, on constate un déclin de plus de 20 % des effectifs de mâles chanteurs. Des modifications des activités de chant et donc de détectabilité des mâles ne sont cependant pas exclues.
- Les premières estimations de distance d'effet et de quantification de l'impact sont cohérentes avec la réalité. Les suivis initiés lors de ce travail de thèse devront permettre de constater l'évolution des effectifs dans le temps.



Discussion, Conclusion & Perspectives





8. Discussion

8.1 Évolution spatiale et temporelle de la population des Costières

Ce travail de thèse était initialement dévolu à l'évaluation des impacts de la mise en place de la ligne en temps réel, puisque les travaux devaient débuter en 2011. Ceux-ci ayant pris du retard (ils ne commenceront réellement qu'en 2014), le travail réalisé dans le cadre de cette thèse aura finalement permis de réaliser un état initial détaillé de la dynamique de la population des Costières et d'évaluer les tous premiers effets des travaux.

La population languedocienne des Costières de Nîmes fait figure d'exception au niveau national : les densités estimées localement sont parmi les plus fortes documentées pour l'espèce à ce jour. Sa croissance spectaculaire au sein de la ZPS* (+ 377% entre 1998 et 2012) contraste avec celles des populations migratrices du Centre-Ouest (- 94% entre 1980 et 2000, puis stabilisation globale des effectifs). Son évolution, comme celle des autres populations françaises, est imputable aux modifications des pratiques agricoles, mais elle a potentiellement été amplifiée par la gestion agricole du territoire des Costières d'une part, et l'abandon des terres situées aux abords de l'emprise* de la future ligne d'autre part.

Les friches, si prisées par les outardes, ne sont cependant pas un habitat stable. En effet, en l'absence d'entretien (pâturage, fauche), les friches évoluent naturellement vers un stade d'embroussaillage qui laisse peu à peu place aux ligneux, ce qui rend au fur et à mesure l'habitat défavorable à l'espèce. C'est ce qui s'est passé sur les causses lozériens où la déprise agricole a ainsi mené à la disparition de l'espèce (bien qu'à l'heure actuelle un retour semble possible). L'habitat ainsi créé par l'abandon de l'exploitation des terres ne peut donc avoir qu'un effet transitoire. Le cas s'est, semble-t-il, présenté en Costière : les travaux préliminaires de fouilles archéologiques, de balisage et d'enfouissement de réseaux, notamment en 2013, ont ponctuellement ré-ouvert les friches au bénéfice des mâles. Cependant, le démarrage des travaux de terrassement (décapage complet de l'emprise* et démarrage de la construction) ont été accompagnés par une nette diminution des effectifs de mâles chanteurs.

L'évolution globale des effectifs de Costières, que ce soit en période de reproduction ou d'hivernage, fait apparaître une tendance à la stabilisation, qui suggère la mise en place de phénomènes densité-dépendants de régulation des populations. De fait, nous avons pu établir une estimation de la capacité de charge de la ZPS* avant la mise en place des travaux. Cette capacité de charge a été localement atteinte voire dépassée. Toute considération vis-à-vis des futurs travaux mise à part, une stabilisation des effectifs était à attendre très rapidement.

Avec la perte d'habitat imputable à la mise en chantier de l'emprise*, la capacité de charge du milieu a été artificiellement diminuée : c'est donc une limitation supplémentaire qui s'instaure alors que des mécanismes de régulation semblaient déjà se mettre en place à large échelle. Il conviendra donc, dans le cadre de l'évaluation du déclin, de prendre en compte les effets confondants de la densité-dépendance non imputables aux seuls travaux. Les suivis mis en place lors de ce travail de thèse devraient permettre de faire cette distinction. Ils devraient se poursuivre jusqu'à la fin de la concession, i.e. en 2037.



8.2 Densité-dépendance et sélection d'habitat

Dans le détail, et c'est là la richesse de notre étude multi-échelles, on a pu mettre en évidence l'existence d'une densité-dépendance négative quelle que soit l'échelle spatiale, détectable depuis la centaine de kilomètres carrés (évolution de la croissance dans l'ensemble de la ZPS*) au kilomètre carré (protocole de transects, étude par mailles de 500 x 500 m et 1000 x 1000 m), jusqu'à la dizaine d'hectares ou l'hectare (protocole des quadrats).

La densité-dépendance négative, classique chez les espèces en lek, n'avait pas encore vraiment été observée chez l'Outarde canepetière, bien qu'étant déjà active très certainement sur les populations les plus denses, en Crau comme en Espagne. Elle agit probablement sur les comportements individuels des individus en modulant l'agressivité des mâles et les ressources qu'ils défendent (Sutherland 1996). Cependant, du fait des densités exceptionnelles de notre zone d'étude, on peut s'attendre à des phénomènes amplifiés. L'augmentation des densités locales, donc de l'agressivité des mâles, peut influencer le comportement des mâles et des femelles de diverses manières : les mâles non dominants peuvent réduire leur taux de chants, et augmenter leur mobilité de leks en leks ; les interactions agonistiques entre mâles peuvent augmenter la mortalité des mâles adultes ; la hausse de la compétition pour l'accès aux femelles peut augmenter les taux de harcèlement de ces dernières par les mâles et influencer leur taux de mortalité (voir Jiguet & Bretagnolle 2010).

Les modifications de pratiques agricoles ayant entraîné l'apparition et la croissance locale des populations d'outarde, cela permet d'envisager la gestion des habitats comme un moyen d'action cohérent des stratégies de conservation à large échelle. Or, un des outils dont nous disposons dans le cadre des mesures de compensation nous permet d'agir sur le paysage à l'échelle de la ZPS* : les Mesures Agro-Environnementales*.

Afin de les rendre les plus efficaces possible, il est nécessaire de mieux appréhender à fine échelle les mécanismes de sélection d'habitat. Nous avons pu vérifier localement l'influence de l'occupation des sols, largement documentée par ailleurs. Les friches herbacées jouent un rôle important pour les deux sexes, de même que les autres milieux prairiaux semi-permanents. Cependant, notre étude de la sélection d'habitat de l'espèce en Costières a montré, pour les deux sexes, une influence prépondérante des facteurs « sociaux », i.e. liés à la présence et l'abondance des conspécifiques des deux sexes, surpassant même les facteurs « environnementaux », i.e. liés à la composition et la configuration de l'habitat. Il apparaît donc important, dans l'optique de mettre en place des mesures de conservation (ici essentiellement à titre de mesures compensatoires) de prendre en compte la répartition des individus.

Une des conséquences de cette sélection d'habitat densité-dépendante est l'existence d'un *buffer effect** : des zones d'habitat potentiellement favorables ne sont à l'heure actuelle pas exploitées. Ce sont autant d'opportunités de compensation de la perte de capacité de charge, sous réserve que ces zones ne sont pas complètement isolées du reste de la population.



8.2.1 Différences sexuelles dans la sélection habitat

L'étude de la sélection d'habitat des deux sexes nous permet aussi de détailler un point central des stratégies de suivi et de conservation : les deux sexes ont une sélection d'habitat très semblable, et s'influencent l'un l'autre. Les femelles sont plus abondantes là où il y a des fortes densités de mâles, les deux sexes sont sujets à une densité dépendance* négative. Le sex-ratio* semblant proche de l'équilibre, le maintien de la dynamique des deux sexes semble envisageable. Les variations de distribution des mâles observées sont a priori spatialement et temporellement représentatives de celles de la population. Cette information est essentielle dans la mesure où les recensements en période de reproduction ne se font que sur les mâles, qui seront les indicateurs de tendance de la population à long terme.

8.3 Impacts des travaux

8.3.1 Collision

Si l'on cherche à détailler les effets primaires de la ligne, on ne peut pas conclure au regard des risques de collision pour l'espèce avec les trains en circulation ou les réseaux aériens. Au vu de la vulnérabilité de l'espèce aux collisions avec les lignes électriques, le risque n'est pas absent, mais l'évitement prononcé de l'espèce pour les abords des voies en période de reproduction, là où les mouvements individuels sont les plus nombreux et le risque de collision le plus fort, semble exclure cette hypothèse.

8.3.2 Perte d'habitat

La perte caractérisée d'habitat est évidente, mais le risque de destruction d'individus est faible. La totalité de la surface de l'emprise* est tenue d'être dévégétalisée au démarrage de la saison de reproduction, afin d'éviter que des femelles ne viennent y nicher. Seuls les mâles semblent susceptibles de venir parader sur le tracé, soit car il constitue leur place de chant historique, soit car il fournit une opportunité d'espace ouvert particulièrement favorable à la parade. L'absence de femelles cumulée à la présence d'engins de chantier en activité devrait limiter l'installation des mâles. On ne peut cependant pas exclure aux heures d'activité maximales (lever du jour et crépuscule) la présence importante de mâles chanteurs sur le chantier en dehors des heures de travail.

8.3.3 Évitement

L'évitement avéré pour la section de LGV* existante en Costière a pu être extrapolé à la future ligne, avec les précautions qui s'imposent. Les premiers effets d'évitement ont pu être mesurés dès la première année de chantier. Si les mécanismes précis de redistribution des individus impactés par la mise en place de la ligne ne sont pas encore connus, des hypothèses peuvent être faites sur leur devenir. Les premiers éléments de suivis individuels nous indiquent que 20 % (3 mâles sur 14) ont quitté la Costière pour se rendre en Crau. L'ensemble des individus restants est, quant à lui, toujours à proximité de l'emprise* (<1 km



pour la plupart des individus) avec une faible gamme de déplacement (<5 km). Ceci traduit des mouvements plutôt longitudinaux le long de la ligne, mais qui peuvent être mis en rapport avec la conformation générale de la zone d'étude. On constate que la majorité des individus restent cherchent à se maintenir au plus proche de sa place de chant initiale. S'agissant d'individus de bonne qualité

Il est par contre surprenant de constater que la diminution globale des effectifs de mâles chanteurs (-20 % sur l'ensemble de la ZPS* entre 2013 et 2014, soit plus de 100 individus) se concentre essentiellement à proximité du tracé alors que la majorité des mâles équipés reste à proximité du tracé. Une des hypothèses serait la modification des comportements de chant des mâles : soit du fait des fortes densités, soit du fait des perturbations acoustiques, le nombre de mâles chanteurs pourrait localement diminuer au profit de mâles périphériques.

8.3.4 Effet de barrière

L'étude à l'échelle individuelle des mâles comme des femelles (VHF*, Argos*) nous a permis de constater que les individus pouvaient circuler sans contrainte d'un bout à l'autre de la zone d'étude, et au-delà. On observe de nombreux déplacements individuels de part et d'autre de l'emprise* et des infrastructures en place. L'effet de barrière par fragmentation de l'habitat n'est pas actuellement sensible, bien qu'on observe à l'échelle de la ZPS* des densités d'outardes plus élevées dans les îlots présentant les plus grandes surfaces.

8.3.5 Effet de corridor et création d'habitat

La création de nouveaux habitats par la mise en chantier de l'emprise* est avérée en 2013 : la mise à ras d'une partie du tracé a occasionné localement une augmentation locale mais non globale des effectifs de mâles. Dans le même temps, cette création de nouvel habitat a desservi les femelles (taux de croissance négatif).

8.4 Implications en termes de conservation

Nos résultats ont permis de connaître l'état démographique de la population, ses conséquences à l'échelle de la population de la ZPS ainsi qu'à l'échelle individuelle. La capacité de charge est atteinte, ou en passe de l'être. **Le premier objectif des mesures compensatoire serait donc d'augmenter la capacité de charge** au sein de la ZPS (Figure 78). Les deux sexes présentent une sélection d'habitat peu différente et s'évitent d'une année sur l'autre. L'évolution des effectifs et de la répartition des mâles est actuellement un bon indicateur de celle des femelles. On a pu suivre à l'échelle de la population comme à l'échelle individuelle la redistribution de ces mâles impactés lors des travaux : ceux-ci cherchent à gagner les patches d'habitat favorable les plus proches. La faible sélectivité des outardes en termes d'habitat ajoutée à la saturation de la ZPS amènent à privilégier des transformations fortes : les mesures les plus efficaces pour augmenter la capacité de charge seront celles qui transforment de l'habitat non utilisable en habitat favorable. On attend un effet moindre des mesures se limitant à améliorer l'habitat au sein de la ZPS.



Les deux sexes s'évitant à large échelle et d'une année sur l'autre, une réponse de la création de nouveaux patches d'habitat au sein de la ZPS serait de privilégier les mesures favorables aux femelles tout en étant défavorables aux mâles : les femelles disposant de ces habitats seraient moins soumises au harcèlement des mâles (qui peut conduire à la destruction des nichées, voire la mort des femelles). Nos résultats d'étude de sélection d'habitat pour les femelles sont clairs : des parcelles de végétation semi-permanente haute et de grande surface présenteront des conditions favorables.

Compte tenu de la part non négligeable d'individus quittant la zone, cette stratégie de conservation devrait être couplée à **une stratégie hors ZPS** (Figure 78), qui elle **viserait à optimiser la favorabilité des habitats existant**, et ce **pour les deux sexes**. Celle-ci sera couplée à terme à une **révision du périmètre de la ZPS**.

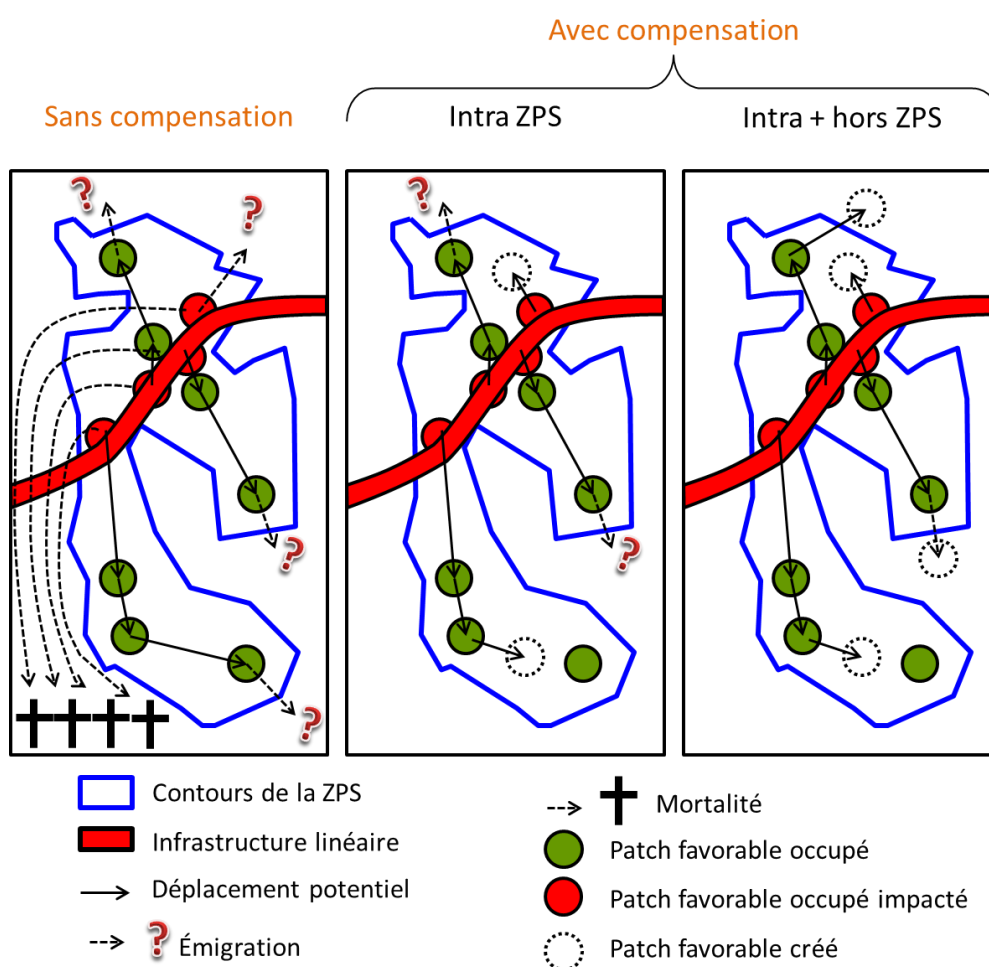


Figure 78 : Stratégies de compensation intra et hors ZPS

Cette stratégie globale, issue des résultats de cette thèse, a permis d'orienter et de réviser le programme de mesures compensatoires dès 2014-2015 .



9. Perspectives

L'influence de la mise en place de la future LGV* sur la dynamique de la population est déjà perceptible à tous les niveaux d'effets primaires. Une première estimation de sa distance d'effet potentielle, en termes d'effectifs impactés et de distance, est réalisable. Celle-ci n'a été possible que grâce à l'ampleur du travail de terrain fourni et la mise au point de méthodologies pertinentes. La complémentation gestionnaire – chercheur a permis ici la mise à contribution d'un nombre important de moyens humains et financier sur des protocoles scientifiques rigoureux. Ces protocoles, qui ont pu être testés et validés sur le terrain, vont constituer la trame d'un certain nombre de suivis à long terme (25 ans) afin d'évaluer l'évolution de la population.

Une des limites de cette étude reste l'utilisation d'une seule espèce indicatrice. Il ne faut cependant pas confondre l'ensemble de la procédure de mitigation* mise en place dans le cadre de la mise en place du Contournement Nîmes-Montpellier, qui porte sur de nombreux taxons, et ce travail de thèse, qui lui ne porte que sur l'Outarde canepetière.

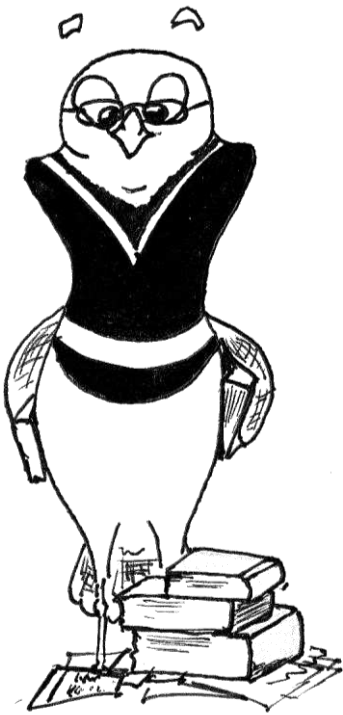
Le travail de terrain a aussi été réalisé sur une autre espèce emblématique des plaines agricoles, l'Œdicnème criard, dont les recensements demanderont à être finement analysés. Il a permis de mettre en lumière l'existence d'une population insoupçonnée de Lézard ocellé présentant de très fortes densités locales, initiant des suivis et des mesures de compensations complémentaires (sur la partie Costières uniquement, l'espèce ayant d'autre part été signalée et prise en compte sur d'autres portions du tracé). Ces deux espèces font déjà l'objet de suivis, amenés à se poursuivre, dont l'analyse permettra un regard plus critique sur les effets des MAE et mesures de conservation sur l'ensemble du cortège faunique des Costières en dehors de l'Outarde. Le choix de l'Outarde canepetière comme espèce parapluie*, réalisé au vu de la littérature existante, reste pertinent, même si nos résultats indiquent une faible influence des variables du milieu dans la sélection d'habitat. La prépondérance des facteurs sociaux semble liée au premier cas documenté de très forte densité pour cette espèce, elle traduit un bon état global de la population et une adéquation du milieu à l'espèce.

Les changements historiques de pratiques agricoles ont un rôle prépondérant dans l'apparition de l'espèce, mais le développement et la croissance de la population sont plus à mettre en rapport avec les facteurs sociaux. Or, la forte dynamique de la population des Costières peut potentiellement fournir un grand nombre d'émigrants (cas des déficits d'effectifs hivernaux) ; on constate, de plus, un essor des populations languedociennes vers l'Ouest ; enfin, des connexions existent entre tous les principaux noyaux de population du Sud de la France. On peut donc envisager une colonisation progressive des espaces présentant des mosaïques d'habitat favorables à l'espèce si la dynamique observée en Costière s'étend et/ou se décale progressivement vers l'Ouest.

Cependant, les dynamiques agricoles, l'urbanisation croissante et les problématiques de changement global peuvent amener les conditions du milieu à changer au cours du temps. Ce faisant, nos scénarii d'évolution globale des effectifs pourraient se voir modifiés. La poursuite sur le long terme des protocoles instaurés au démarrage de ces études permettra de prendre en compte et d'identifier le rôle de la modification de l'habitat dans l'évolution des distributions.



Bibliographie



Alonso JC, Martin CA, Alonso JA. 2004. Distribution dynamics of a Great Bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodivers Conserv.* 13(9): 1659-1674.

Andr  n H. 1992. Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology.* 73: 794-804.

Andrews A. 1990. Fragmentation of habitat by roads and utility corridors: a review. *Aust Zool.* 26(3-4): 130-141.

Andrews KM, Gibbons JW. 2005. How do highways influence snake movement? Behavioral responses to roads and vehicles. *Copeia.* 4: 772-782.

Arroyo B, Bretagnolle V. 1999. Field identification of individual Little Bustard *Tetrax tetrax* males using plumage patterns. *Ardeola.* 46(1): 53-60.

Ascens  o F, Mira A. 2006. Factors affecting culvert use by vertebrates along two stretches of road in southern Portugal. *Ecol Res.* 22(1): 57-66.

Ausden M. 2007. Habitat management for conservation: A handbook of techniques. *Techniques in Ecology & Conservation Series.* Oxford, UK: Oxford University Press. 424 p.

Balkenhol N, Waits LP. 2009. Molecular road ecology: exploring the potential of genetics for investigating transportation impacts on wildlife. *Mol ecol.* 18(20): 4151-4164.

Balmford A, Bond W. 2005. Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecol let.* 8(11): 1218-1234.

Barber CA, Tulk NK, Thomas L. 2010. Predator exclosures enhance reproductive success but increase adult mortality of piping plovers (*Charadrius melodus*). *Avian Conserv Ecol.* 5(2): 6.

Barratt DG. 1997. Home range size, habitat utilisation and movement patterns of suburban and farm cats *Felis catus*. *Ecography.* 20(3): 271-280.

Bellows T. 1981. The descriptive properties of some models for density dependence. *J Anim Ecol.* 50(1): 139-156.

Ben  tez-L  pez A, Alkemade R, Verweij PA. 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biol Conserv.* 143(6): 1307-1316.



- Bergmann HH. 1974. Zur Phänologie and Ökologie des Strassentodes der Vögel. Vogelwelt. 95: 1-21.
- Bevanger K. 1998. Biological and conservation aspects of bird mortality caused by electricity power lines: a review. Biol Conserv. 86(1): 67-76.
- Biotope. 2009. Contournement de Nîmes et Montpellier: Etude d'incidence du projet en Costière Nîmoise (Gard) au regard du site Natura 2000 ZPS FR9112015 : « Costière nîmoise ». 228 p.
- BirdLife International. 2004. Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. Cambridge (UK): BirdLife International.
- BirdLife International. 2012. The IUCN Red List of Threatened Species.
- BirdLife International. 2014. IUCN Red List for birds.
- Bissonette JA, Rosa SA. 2009. Road zone effects in small-mammal communities. Ecol Soc. 14(1): 27.
- Blanc L. 1996. Analyse des données de radio pistage. Rapport de DEA. Univ. C. Bernard, Lyon. 84p.
- Block WM, Brennan LA. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. In: Power DM, editor. Current Ornithology, Volume 11. New York: Plenum Press. p. 35-91.
- Blondel J. 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Paris: Masson. 297 p.
- Bouchard J, Ford AT, Eigenbrod FE, Fahrig L. Behavioral responses of northern leopard frogs (*Rana pipiens*) to roads and traffic: implications for population persistence. Ecol Soc. 14(2): 23.
- Bourquin JD. 1983. Mortality of raptors along the route Genève-Lausanne. Nos Oiseaux. 37: 149-169.
- Bretagnolle V, Villers A, Denonfoux L, Cornulier T, Inchausti P, Badenhäusser 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): 4-13.
- Brown JL. 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. Am Nat. 103(932): 347-354.
- Brown GP, Phillips BL, Webb JK, Shine R. 2006. Toad on the road: Use of roads as dispersal corridors by cane toads (*Bufo marinus*) at an invasion front in tropical Australia. Biol Conserv. 133(1): 88-94.
- Brumm H, Slabbekoorn H. 2005. Acoustic communication in noise. Adv Study Behav. 35: 151-209.
- Brun A, Chassany JP, Osty P, Petit F. 1978. Le Causse Méjean, dossier n°1 : éléments d'histoire agro-écologique. Montpellier. INRA. 150p.



Bujoczek M, Ciach M, Yosef R. 2011. Road-kills affect avian population quality. *Biol Conserv.* 144(3): 1036-1039.

Bull JW, Suttle KB, Gordon A, Singh NJ, Milner-Gulland EJ. 2013. Biodiversity offsets in theory and practice. *Oryx.* 47(03): 369-380.

Bull JW, Gordon A, Law EA, Suttle KB, Milner-Gulland EJ. 2014. Importance of baseline specification in evaluating conservation interventions and achieving no net loss of biodiversity. *Conserv Biol.* 28: 799-809.

Burfield IJ. 2005. The conservation status of steppic birds in Europe. In: Bota G, Morales MB, Mañosa S, Camprodon J, editors. *Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Barcelona: Lynx Editions. p. 119-139.

Calow P, Falk DA, Grace J, Moore PD. 1998. *The encyclopedia of ecology and environmental management*. Blackwell Science, Oxford. 805 p.

Campos B, López M. 1996. Densidad y selección de hábitat del Sisón (*Tetrax tetrax*) en el Campo de Montiel (Castilla-La Mancha, España). In: Fernández Gutiérrez J, Sanz-Zuasti J, editors. *Conservacion de Aves Esteparias y su Hábitat*. Valladolid (Junta de Castilla y León). p. 201-208.

Caughley G. 1994. Directions in Conservation Biology. *J Anim Ecol.* 63(2): 215.

CEN LR, Nîmes Métropole, CA30, COGard. 2011. *DOCOB Natura 2000 ZPS Costières nîmoises*. Diagnostic – Inventaire et analyse de l'existant. 85 p.

Cheyran G. 1985. Le statut de la canepetière *Tetrax tetrax* en Provence. *Alauda.* 53 : 90-99.

Clauzel C, Girardet X, Foltête JC. 2013. Impact assessment of a high-speed railway line on species distribution: application to the European tree frog (*Hyla arborea*) in Franche-Comté. *J Environ Manage.* 127: 125-34.

Clevenger AP, Waltho N. 2005. Performance indices to identify attributes of highway crossing structures facilitating movement of large mammals. *Biol Conserv.* 121(3): 453-464.

Clevenger AP, Chruszcz B, Gunson KE. 2001. Highway mitigation fencing reduces wildlife-vehicle collisions. *Wildlife Soc B.* 29(2): 646-653.

Clevenger AP, Chruszcz B, Gunson KE. 2003. Spatial patterns and factors influencing small vertebrate fauna road-kill aggregations. *Biol Conserv.* 109(1): 15-26.

COGard. 1993. *Oiseaux nicheurs du Gard – Atlas biogéographique*. 1985-1993. Centre Ornithologique du Gard éditeur, Nîmes. 288 p.

Coffin AW. 2007. From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *J Transp Geogr.* 15(5): 396-406.



- D**allard R. 2001. L'Outarde canepetière dans le département du Gard de 1998 à mai 2001. Suivi des mouvements migratoires et de la nidification avec l'aide de la télémétrie. 31 p.
- Danchin E, Boulinier T, Massot M. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology*. 79(7): 2415-2428.
- De Juana E, Martin-Novella C, Naveso MA, Pain D, Sears J. 1993. Farming and birds in Spain: threats and opportunities for conservation. *RSPB Conservation Review*. 7: 67-73.
- Delgado A, Moreira F. 2000. Bird assemblages of an Iberian cereal steppe. *Agr Ecosyst Environ*. 78(1): 65-76.
- Delgado MP, Traba J, García de la Morena EL, Morales MB. 2010. Habitat selection and density-dependent relationships in spatial occupancy by male little bustards *Tetrax tetrax*. *Ardea*. 98(2): 185-194.
- Desternes A, Bretagnolle V. 2010. Analyse préliminaire des données collectées en 2010. 45 p.
- Dieuleveut T, Wolff A. 2001. Echanges migratoires entre les populations d'Outarde canepetière du Sud de la France. Rapport final, octobre 2001. 12 p.
- Donald PF, Sanderson FJ, Burfield IJ, van Bommel FPJ. 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. *Agric Ecosyst Environ*. 116(3-4): 189-196.
- Driscoll DA, Weir T. 2005. Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, remnant condition and shape. *Conserv. Biol*. 19: 182-194.
- Ducarme F, Luque GM, Courchamp F. 2013. What are "charismatic species" for conservation biologists ? *BioSciences Master Reviews*. 1.
- Duguépéroux F. 1999. Dynamique des Pins sur les causses : conséquences pour la diversité floristique D.E.A. Université Marseille, CEFE-CNRS Montpellier, Parc National des Cévennes, Florac.
- E**igenbrod F, Hecnar SJ, Fahrig L. 2007. Accessible habitat: an improved measure of the effects of habitat loss and roads on wildlife populations. *Landsc Ecol*. 23(2): 159-168.
- Eigenbrod F, Hecnar SJ, Fahrig L. 2009. Quantifying the road-effect zone: threshold effects of a motorway on anuran populations in Ontario, Canada. *Ecol Soc*. 14(1): 24.
- Evans DR, Gates JE. 1997. Cowbird selection of breeding areas: The role of habitat and bird species abundance. *Wilson Bull*. 109(3): 470-480.
- Ellenberg H, Müller K, Stottele T. 1981. Straßen-Ökologie: Auswirkungen von Autobahnen und Straßen auf Ökosysteme deutscher Landschaften. *Ökologie und Straße*. Bonn, Germany: Broschürenreihe der deutschen Straßenliga, Ausgabe. 3: 19-122.



Epps CW, Palsbøll PJ, Wehausen JD, Roderick GK, Ramey RR, McCullough DR. 2005. Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecol Lett.* 8(10): 1029-1038.

Erickson WP, Johnson GD, Young Jr DP. 2005. A summary and comparison of bird mortality from anthropogenic causes with an emphasis on collisions. USDA Forest Service General Technical Report PSWGTR-191:1029-1042.

Erritzoe J, Mazgajski TD, Rejt L. 2003. Bird casualties on European roads - a review. *Acta Ornithol.* 38(2): 77-93.

Etienne R, Wertheim B, Hemerik L, Schneider P, Powell J. 2002. The interaction between dispersal, the Allee effect and scramble competition affects population dynamics. *Ecol Model.* 148(2): 153-168.

Fagen R. 1987. A generalized habitat matching rule. *Evol Ecol.* 1(1): 5-10.

Fahrig L, Rytwinski T. 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecol Soc.* 14(1): 21.

Fahrig L, Pedlar JH, Pope SE, Taylor PD, Wegner JF. 1995. Effect of road traffic on amphibian density. *Biol Conserv.* 73(3): 177-182.

Faria N, Rabaça JE. 2004. Breeding habitat modelling of the Little Bustard *Tetrax tetrax* in the site of community importance of Cabrela (Portugal). *Ardeola.* 51(2): 331-343.

Faria N, Rabaça JE, Morales MB. 2012a. Linking plant composition and arthropod abundance to establish Little Bustard breeding requirements in pastureland dominated landscapes. *Biodivers Conserv.* 21(8): 2109-2125.

Faria N, Rabaca JE, Morales MB. 2012b. The importance of grazing regime in the provision of breeding habitat for grassland birds: the case of the endangered Little Bustard (*Tetrax tetrax*). *J Nat Conserv.* 20: 211-218.

Fonderflick J, Destre R. 2000. Extinction et apparition de quelques espèces d'oiseaux nicheurs sur les Grands Causses lozériens au cours du XXe siècle. *Meridionalis.* 2: 28-37.

Fonderflick J. 1992. L'Outarde canepetière sur le Causse Méjean. Parc National des Cévennes, Florac. 15 p.

Fonderflick J, Thévenot M, Destre R. 2001. Le peuplement d'oiseaux du Causse Méjean (Lozère, France) : état actuel, évolution historique et perspectives d'avenir. *Rev Ecol (Terre Vie).* 56: 173-192.

Ford AT, Clevenger AP, Bennett A. 2009. Comparison of methods of monitoring wildlife crossing-structures on highways. *J Wildlife Manage.* 73(7): 1213-1222.

Forman RTT. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge (UK): Cambridge University Press. 656 p.



Forman RTT, Friedman DS, Fitzhenry D, Martin JD, Chen AS, Alexander LE. 1997. Ecological effects of roads: toward three summary indices and an overview for North America. *Habitat fragmentation & infrastructure proceedings*. 21: 40-54.

Forman RTT, Alexander LE. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annu Rev Ecol Syst*. 29: 207-231.

Forman RTT, Reineking B, Hersperger AM. 2002. Road traffic and nearby grassland bird patterns in a suburbanizing landscape. *Environ manage*. 29(6): 782-800.

Forsman JT, Mönkkönen M, Helle P, Inkeröinen J. 1998. Heterospecific attraction and food resources in migrants' breeding patch selection in northern boreal forest. *Oecologia*. 115(1-2): 278-286.

Fretwell SD, Lucas HL. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor*. 19(1): 16-36.

von Frisch O. 1968. Weitere ökologisch-faunistische Untersuchungen in der Crau (Südfrankreich) aus den Jahren 1966 und 1967. *Bonn zool. Beitr*. 19: 104-110.

Friesen LE, Eagles PFJ, Mackay RJ. 1995. Effects of residential development on forest-dwelling neotropical migrant songbirds. *Conserv Biol*. 9(6): 1408-1414.

Furness RW, Greenwood JJ. 1993. *Birds as monitors of environmental change*. London (UK): Chapman & Hall. 356 p.

García J, Suárez-Seoane S, Miguélez D, Osborne PE, Zumalacárregui C. 2007. Spatial analysis of habitat quality in a fragmented population of Little Bustard (*Tetrax tetrax*): Implications for conservation. *Biol Conserv*. 137: 45-56.

García JT, Mañosa S, Morales MB, Ponjoan A, Garcia de la Morena EL, Bota G, Bretagnolle V, Dávila JA. 2011. Genetic consequences of interglacial isolation in a steppe bird. *Mol Phylogenet Evol*. 61(3): 671-676.

García de la Morena EL, Bota G, Ponjoan A, Morales MB. 2006. El sisón común en España. I censo Nacional (2005). SEO/BirdLife. Madrid. 155 p.

Geritz SAH, Kisdi E. 2004. On the mechanistic underpinning of discrete-time population models with complex dynamics. *J theor boil*. 228(2): 261-269.

Gill JA, Norris K, Potts PM, Gunnarsson TG, Atkinson PW, Sutherland WJ. 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature*. 412(6845): 436-438.

Girardet X, Foltête JC, Clauzel C. 2013. Designing a graph-based approach to landscape ecological assessment of linear infrastructures. *Environ Impact Asses*. 42: 10-17.

Glista DJ, DeVault TL, DeWoody JA. 2009. A review of mitigation measures for reducing wildlife mortality on roadways. *Landscape Urban Plan*. 91(1): 1-7.



Gray TNE, Collar NJ, Davidson PJA, Dolman PM, Evans TD, Fox HN, Chamnan H, Borey R, Hout SK, Van Zalinge RN. 2009. Distribution, status and conservation of the Bengal Florican *Houbaropsis bengalensis* in Cambodia. *Bird Conserv Int.* 19(1): 1.

Gregory RD, van Strien A, Vorisek P, Gmelig Meyling AW, Noble DJ, Foppen RPB, Gibbons DW. 2005. Developing indicators for European birds. *Phil TransR Soc B.* 360(1454): 269-288.

Gunnarsson TG, Gill JA, Petersen A, Appleton GF, Sutherland WJ. 2005. A double buffer effect in a migratory shorebird population. *J Anim Ecol.* 74(5): 965-971.

Guyot G, Clobert J. 1997. Conservation measures for a population of Hermann's tortoise *Testudo hermanni* in southern France bisected by a major highway. *Biol Conserv.* 79(2-3): 251-256.

Hawbaker TJ, Radeloff VC. 2004. Road and landscape pattern in northern Wisconsin based on a comparison of four road data sources. *Conserv Biol.* 18: 1233-1244.

Hels T, Buchwald E. 2001. The effect of road kills on amphibian populations. *Biol Conserv.* 99(3): 331-340.

Herrera-Montes MI, Aide TM. 2011. Impacts of traffic noise on anuran and bird communities. *Urban Ecosyst.* 14(3): 415-427.

Hobday AJ, Minstrell ML. 2008. Distribution and abundance of roadkill on Tasmanian highways: human management options. *Wildlife Res.* 35(7): 712-726.

Hoffmann L. 1959a. Animaux rares et menacés de la région méditerranéenne française. *La Terre et la Vie.* 106e année, 44-49.

Hoffmann L. 1959b. Esquisse écologique de la Camargue à l'attention des ornithologistes. *La Terre et la Vie.* 106e année, 26-60.

Holderegger R, Di Giulio M. 2010. The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic Appl Ecol.* 11(6): 522-531.

van Horne B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J Wildlife Manage.* 47(4): 893-901.

Huijser MP, Clevenger AP. 2006. Habitat and corridor function of rights-of-way. In: Davenport J, Davenport JL, editors. *The ecology of transportation: managing mobility for the environment.* London: Springer. p. 233-254.

Husté A, Boulinier T. 2007. Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. *Ecol Appl.* 17(1): 168-180.

Hutchinson GE. 1991. Population studies: Animal ecology and demography. *B Math Biol.* 53(1-2): 193-213.



Inchausti P, Bretagnolle V. 2005. Predicting short-term extinction risk for the declining Little Bustard (*Tetrax tetrax*) in intensive agricultural habitats. *Biol Conserv.* 122(3): 375-384.

Jackson SF, Kershaw M, Gaston KJ. 2004. The buffer effect and the selection of protected areas for waterbirds in Britain. *Biol Conserv.* 120(1): 137-143.

James AR, Stuart-Smith AK. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *J Wildlife Manage.* 64(1): 154-159.

Janss GFE, Ferrer M. 2000. Common crane and Great bustard collision with power lines: collision rate and risk exposure. *Wildlife Soc B.* 28(3): 675-680.

Jiguet F. 2002. Arthropods in diet of little bustards *Tetrax tetrax* during the breeding season in western France: Seasonal, age- and sex-related variations in the diet were studied during March to October. *Bird Study.* 49(2): 105-109.

Jiguet F, Bretagnolle V. 2001. Courtship behaviour in a lekking species: individual variations and settlement tactics in male Little Bustard. *Behav Process.* 55(2): 107-118.

Jiguet F, Bretagnolle V. 2014. Sexy males and choosy females on exploded leks: Correlates of male attractiveness in the Little Bustard. *Behav Process.* 103: 246-255.

Jiguet F, Ollivier D. 2002. Male phenotypic repeatability in the threatened Little Bustard *Tetrax tetrax*: A tool to estimate turnover and dispersal. *Ardea.* 90(1): 43-50.

Jiguet F, Arroyo B, Bretagnolle V. 2000. Lek mating systems: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behav Process.* 51(1-3): 63-82.

Jiguet F, Jaulin S, Arroyo B. 2002. Resource defence on exploded leks: do male little bustards, *T. tetrax*, control resources for females? *Anim Behav.* 63(5): 899-905.

Jolivet C. 1997. L'Outarde canepetière en France : le déclin s'accroît. *Ornithos.* 4(2): 73-77.

Jolivet C, Bretagnolle V. 2002. L'Outarde Canepetière en France : Evolution récente des populations, bilan des mesures de sauvegarde et perspectives d'avenir. *Alauda.* 70(1): 93-96.

Jones J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review. *The Auk.* 118(2): 557.

Kennedy M, Gray RD. 1993. Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the Ideal Free Distribution. *Oikos.* 68: 158-166.

Kenneth Dodd C, Barichivich WJ, Smith LL. 2004. Effectiveness of a barrier wall and culverts in reducing wildlife mortality on a heavily traveled highway in Florida. *Biol Conserv.* 118(5): 619-631.



Klump GM. 1996. Bird communication in the noisy world. In: Kroodsma DE, Miller EH, editors. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Ithaca (NY): Cornell University Press. pp. 321-338.

Knight AT, Cowling RM, Rouget M, Balmford A, Lombard AT, Campbell BM. 2008. Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research-implementation gap. *Conserv Biol*. 22(3): 610-617.

Lane SJ, Alonso López JC, Martín CA. 2001. Habitat preferences of Great Bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *J Appl Ecol*. 38: 193-203.

van Langevelde F, van Dooremalen C, Jaarsma CF. 2009. Traffic mortality and the role of minor roads. *J Environ Manage*. 90(1): 660-667.

Lapiedra O, Ponjoan A, Gamero A, Bota G, Mañosa S. 2011. Brood ranging behaviour and breeding success of the threatened Little Bustard in an intensified cereal farmland area. *Biol Conserv*. 144(12): 2882-2890.

Lardon S, Osty PL, Triboulet P. 1995. Elevage et éleveurs du Causse Méjean (Lozère) : dynamique de la mise en valeur et contrôle de l'espace. In : Bonniol JL, Saussol A, editors. *Grands Causses : nouveaux regards*. Millau : Fédération pour la Vie et la Sauvegarde du Pays des Grands Causses. p. 219-242.

Laurance WF, Laurance SG, Hilbert DW. 2008. Long term dynamics of a fragmented rainforest mammal assemblage. *Conserv Biol*. 22: 1154-1164.

Laursen K. 1981. Birds on roadside verges and the effect of mowing on frequency and distribution. *Biol Conserv*. 20(1): 59-68.

Le Viol I, Julliard R, Kerbiriou C, de Redon L, Carnino N, Machon N, Porcher E. 2008. Plant and spider communities benefit differently from the presence of planted hedgerows in highway verges. *Biol Conserv*. 141(6): 1581-1590.

Lesbarrères D, Fahrig L. 2012. Measures to reduce population fragmentation by roads: what has worked and how do we know? *Trends Ecol Evol*. 27(7): 374-80.

Lévêque R. 1963. Notes diverses du Midi de la France. *Alauda*. 21: 224-225.

Lévêque R, Ern H. 1960. Sur l'hivernage de l'Outarde canepetière *Otis tetrax* dans le Midi de la France. *Alauda*. 28: 57-62.

Li Z, Ge C, Li J, Li Y, Xu A, Zhou K, Xue D. 2010. Ground-dwelling birds near the Qinghai-Tibet highway and railway. *Transport Res D-Tr E*. 15: 525-528.

Lindenmayer DB, Margules CR, Botkin DB. 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conserv Biol*. 14(4): 941-950.

Linsdale JM. 1929. Roadways as they Affect Bird Life. *The Condor*. 31(4): 143-145.



Lipp HP, Vyssotski AL, Wolfer DP, Renaudineau S, Savini M, Tröster G, Dell'Omo G. 2004. Pigeon homing along highways and exits. *Curr biol.* 14(14): 1239-1249.

Low BS, Clarke AL. 1992. Resources and the life course: Patterns through the demographic transition. *Ethol Sociobiol.* 13(5-6): 463-494.

Mader HJ. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biol Conserv.* 29: 81-96.

Mader HJ, Schnell C, Kornacker P. 1990. Linear barriers to arthropod movements in the landscape. *Biol Conserv.* 54: 209-222.

Mallon DP. 2008. *Pantholops hodgsonii*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2.

Malt JM, Lank DB. 2007. Temporal dynamics of edge effects on nest predation risk for the Marbled murrelet. *Biol Conserv.* 140: 160-173.

Malthus T. 1798. *An Essay on the Principle of Population*. London.

Marco I, Mentaberre G, Ponjoan A, Bota G, Mañosa S, Lavín S. 2006. Capture myopathy in little bustards after trapping and marking. *J Wildl Dis.* 42(4): 889-891.

Marsh DM, Beckman NG. 2004. Effects of forest roads on the abundance and activity of terrestrial salamanders. *Ecol Appl.* 14: 1882-1891.

Marsh DM, Page RB, Hanlon TJ, Corritone R, Little EC, Seifert DE, Cabe PR. 2008. Effects of roads on patterns of genetic differentiation in red-backed salamanders, *Plethodon cinereus*. *Conserv Genet.* 9(3): 603-613.

Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R. 2001. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Boston (MA): Springer US. 585 p.

Martin TE. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am Nat.* 141(6): 897-913.

Martinez C. 1994. Habitat selection by the Little Bustard *Tetrax tetrax* in cultivated areas of Central Spain. *Biol Conserv.* 67: 125-128.

Massemin S, Zorn T. 1998. Highway mortality of barn owls in northeastern France. *J Raptor Res.* 32: 229-232.

Mata C, Hervás I, Herranz J, Suárez F, Malo JE. 2008. Are motorway wildlife passages worth building? Vertebrate use of road-crossing structures on a Spanish motorway. *J Environ Manage.* 88(3): 407-415.

Mata C, Hervás I, Herranz J, Suárez F, Malo JE. 2005. Complementary use by vertebrates of crossing structures along a fenced Spanish motorway. *Biol Conserv.* 124(3): 397-405.

Mathevon N, Aubin T, Dabelsteen T. 1996. Song degradation during propagation: Importance of song post for the wren *Troglodytes troglodytes*. *Ethology* 102(5): 397-412.



- McClure CJW, Ware HE, Carlisle J, Kaltenecker G, Barber JR. 2013. An experimental investigation into the effects of traffic noise on distributions of birds: avoiding the phantom road. *Proc R Soc B*. 280(1773): 20132290.
- McCollin D. 1998. Forest edges and habitat selection in birds: a functional approach. *Ecography*. 21(3): 247-260.
- McDonald W, St Clair CC. 2004. Elements that promote highway crossing structure use by small mammals in Banff National Park. *J Appl Ecol*. 41(1): 82-93.
- McKenney BA, Kiesecker JM. 2010. Policy development for biodiversity offsets: a review of offset frameworks. *Environ Manage*. 45(1): 165-176.
- McKinney ML. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv*. 127(3): 247-260.
- McMahon BJ, Giralt D, Raurell M, Brotons L, Bota G. 2010. Identifying set-aside features for bird conservation and management in northeast Iberian pseudo-steppes. *Bird Study*. 57(3): 289-300.
- Meridionalis. 2009. Bilan des actions menées en 2008 dans le cadre du programme de conservation de l'Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) en Languedoc-Roussillon. Document Meridionalis pour DIREN-LR, CG30 & CR-LR. 44 p.
- Meridionalis. 2011. Bilan des actions menées en 2010 dans le cadre du programme de conservation de l'Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) en Languedoc-Roussillon. Document Meridionalis pour DIREN-LR, CG30, CG34 & CR-LR. 45 p.
- Mischenko A. 2004. Numbers and trends of birds in European Russia. In: 16th International Conference of the European Bird Census Council. Bird Numbers 2004 - Monitoring in a Changing Europe. Kayseri, Turkey.
- Morales MB, García JT, Arroyo B. 2005. Can landscape composition changes predict spatial and annual variation of Little Bustard male abundance? *Anim Conserv*. 8(2): 167-174.
- Morales MB, Suarez F, García de la Morena EL. 2006. Réponses des oiseaux de steppe aux différents niveaux de mise en culture et d'intensification du paysage agricole: analyse comparative de leurs effets sur la densité de population et la sélection de l'habitat chez l'Outarde canepetière *Tetrax tetrax* et l'Outarde barbue *Otis tarda*. *Rev Ecol*. 61(3): 261-270.
- Morales MB, Traba J, Carriles E, Delgado MP, García de la Morena EL. 2008. Sexual differences in microhabitat selection of breeding little bustards *Tetrax tetrax*: Ecological segregation based on vegetation structure. *Acta Oecol*. 34(3): 345-353.
- Morales MB, Traba J, Delgado MP, García de la Morena EL. 2013. The use of fallows by nesting Little Bustard *Tetrax tetrax* females: Implications for conservation in mosaic cereal farmland. *Ardea*. 60(1): 85-97.
- Moreira F. 1999. Relationships between vegetation structure and breeding bird densities in fallow cereal steppes in Castro Verde, Portugal. *Bird Study*. 46(3): 309-318.



Moreira F, Leitão D. 1996. A comunidade de aves nidificantes nos pousios da região de Castro Verde *Ciência e Natureza*. 2: 109-113.

Moreira F, Silva JP, Estanque B, Palmeirim JM, Lecoq M, Pinto M, Leitão D, Alonso I, Pedroso R, Santos E, Catry T, Silva P, Henriques I, Delgado A. 2012. Mosaic-level inference of the impact of land cover changes in agricultural landscapes on biodiversity: a case-study with a threatened grassland bird. *PLoS ONE*. 7(6): e38876.

Morris DW. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*. 136(1): 1-13.

Morris WF, Doak DF. 2002. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis. Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc. 480 p.

Morrison ML, Marcot B, Mannan W. 2006. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. Washington (DC): Island Press. 520 p.

Mumme RL, Schoech SJ, Woolfenden GE, Fitzpatrick JW. 2000. Life and death in the fast lane: demographic consequences of road mortality in the Florida Scrub-Jay. *Conserv Biol*. 14(2): 501-512.

Nero RW, Copland HWR. 1981. High mortality of Great Gray Owls in Manitoba - winter 1980-81. *Blue Jay*. 39: 158-165.

Newton I. 1998. Population limitation in birds. London (UK): Academic Press Inc. 597 p.

Ng CN, Xie YJ, Yu XJ. 2013. Integrating landscape connectivity into the evaluation of ecosystem services for biodiversity conservation and its implications for landscape planning. *Appl Geogr*. 42: 1-12.

Nicholson AJ. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust J Zool*. 2(1): 9.

Norton D. 2008. Biodiversity Offsets: Two New Zealand Case Studies and an Assessment Framework. *Environ Manage*. 11: 18-28.

Noss RF. 1993. Wildlife corridors. In Smith DS, Hellmund PC, editors. *Ecology of Greenways*. Minneapolis (MI): University of Minneapolis Press. p. 43-68.

Orians GH, Wittenberger JF. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *Am Nat*. 137: 529-549.

Osborne PE, Suárez-Seoane S, Alonso JC. 2007. Behavioural mechanisms that undermine species envelope models: the causes of patchiness in the distribution of great bustards *Otis tarda* in Spain. *Ecography*. 30(6): 819-828.

Oxley DJ, Fenton MB, Carmody GR. 1974. The effects of roads on populations of small mammals. *J Appl Ecol*. 11(1): 51-59.



Paine RT. 1995. A conversation on refining the concept of keystone species. *Cons Biol.* 9(4): 962-964.

Parayre C. 1993. Situation de l'Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) sur les causses lozériens. Parc National des Cévennes, Florac. 49p.

Petit LJ, Petit DR. 1996. Factors governing habitat selection by prothonotary warblers: Field tests of the Fretwell-Lucas models. *Ecol Monogr.* 66(3): 367.

Petranka JW, Eldridge ME, Haley KE. 1993. Effects of timber harvesting on southern Appalachian salamanders. *Conserv Biol.* 7(2): 363-370.

Ponjoan A, Bota G, García de la Morena EL, Morales MB, Wolff A, Marco I, Mañosa S. 2008. Adverse effects of capture and handling Little Bustard. *J Wildl Manage.* 72(1): 315-319.

Pope SE, Fahrig L, Merriam HG. 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on Leopard frog populations. *Ecology.* 81(9): 2498-2508.

Pulliam HR. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am Nat.* 132(5): 652.

Pulliam HR, Caraco T. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? In : Krebs JR, Davies NB, editors. *Behavioral ecology: an evolutionary approach*. Second Ed., Oxford (UK): Blackwell Scientific Publications. p. 122-147.

Quétier F, Lavorel S. 2011. Assessing ecological equivalence in biodiversity offset schemes: Key issues and solutions. *Biol Conserv.* 144(12): 2991-2999.

R Development Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (Au).

Rayner JMV. 1988. Form and function in avian flight. *Kerr Born.* 5: 1-77.

van der Ree R, Jaeger JAG, van der Grift EA, Clevenger AP. 2011. Effects of roads and traffic on wildlife populations and landscape function: Road ecology is moving toward larger scales. *Ecol Soc.* 16(1): 48-48.

van der Ree R, Bennett AF. 2003. Home range of the squirrel glider *Petaurus norfolcensis* in a network of linear habitats. *J Zool.* 259(4): 327-336.

van der Ree R, van der Grift E, Mata C, Suarez F. 2007. Overcoming the barrier effect of roads - how effective are mitigation strategies? An international review of the effectiveness of underpasses and overpasses designed to increase the permeability of roads for wildlife. In: Irwin CL, Nelson D, McDermott KP, editors. *International Conference on Ecology and Transportation*. Center for Transportation and The Environment, North Carolina State University, Raleigh, North Carolina, Little Rock, Arkansas, USA. p. 423-431.

Reed DH. 2004. Extinction risk in fragmented habitats. *Anim Conserv.* 7(2): 181-191.



Reed RA, Johson-Barnard JJ, Baker WL. 1996. Contribution of roads to forest fragmentation in the Rocky Mountains. *Conserv Biol.* 10: 1098-1106.

Reijnen R, Foppen R. 2006. Chapter 12: Impact of road traffic on breeding bird populations. In: Davenport J, Dave JL, editors. *The ecology of transportation: managing mobility for the environment*. Springer. p. 255-274.

Reijnen, R, Foppen R, Ter Braak C, Thissen J. 1995. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. III. Reduction of density in relation to the proximity of main roads. *J Appl Ecol.* 32(1): 187.

Reijnen, R, Foppen R, Meeuwssen H. 1996. The effects of traffic on the density of breeding birds in Dutch agricultural grasslands. *Biol Conserv.* 75(3): 255-260.

Ries L, Debinski DM, Wieland ML. 2001. Conservation value of roadside prairie restoration to butterfly communities. *Conserv Biol.* 15(2): 401-411.

Roberge JM, Angelstam P. 2004. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conserv Biol.* 18(1): 76-85.

Robertson J. 1930. Roads and birds. *Condor* 32(3): 142-146.

Robinson JG. 2006. Conservation biology and real-world conservation. *Conserv Biol.* 20(3): 658-669.

Rodewald AD, Bakermans MH. 2006. What is the appropriate paradigm for riparian forest conservation? *Biol Conserv.* 128(2): 193-200.

Romin LA, Bissonette JA. 1996. Deer: vehicle collisions: status of state monitoring activities and mitigation efforts. *Wildl Soc B.* 24(2): 276-283.

Rodewald AD, Shustack DP. 2008. Urban flight: understanding individual and population-level responses of Nearctic-Neotropical migratory birds to urbanization. *J Anim Ecol.* 77(1): 83-91.

Salamolard M, Moreau C. 1999. Habitat selection by Little Bustard *Tetrax tetrax* in a cultivated area of France. *Bird Study.* 46(1): 25-33.

Salamolard M, Bretagnolle V, Boutin JM. 1996. Habitat use by Montagu's Harrier, Little Bustard and Stone Curlew in western France: crop types and spatial heterogeneity. In: Fernandez-Gutierrez J, Sanz-Zuasti J, editors. *Conservacion de las Aves Esteparias y su Habitat*. Valladolid (Junta de Castilla y Leon). p. 209-220.

Santangeli A, Dolman PM. 2011. Density and habitat preferences of male Little Bustard across contrasting agro-pastoral landscapes in Sardinia (Italy). *Eur J Wildlife Res.* 57(4): 805-815.

Santos T, Suárez F. 2005. Biogeography and population trends of steppe land birds. In: Bota G, Morales MB, Mañosa S, Camprodon J, editors. *Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Lynx Edicions. Barcelona. p. 69-102.



- Sanza MA, Traba J, Morales MB. 2012. Effects of landscape, conspecifics and heterospecifics on habitat selection by breeding farmland birds: the case of the Calandra Lark (*Melanocorypha calandra*) and Corn Bunting (*Emberiza calandra*). J Ornithol. 153(2): 525-533.
- Saunders SC, Mislivets MR, Chen J, Cleland DT. (2002). Effects of roads on landscape structure within nested ecological units of the Northern Great Lakes Region, USA. Biol conserv. 103(2): 209-225.
- Schaub A, Ostwald J, Siemers BM. 2008. Foraging bats avoid noise. J Exp Biol. 211: 3174-3180.
- Schulz H. 1987. Biologie et protection de l'Outarde Canepetière *Tetrax tetrax*. Rapport de synthèse d'un projet de recherche des Communautés Européennes avec une bibliographie sur l'outarde canepetière. Faune de Provence (CEEP). 8: 54-78.
- Seiler A. 2001. Ecological effects of roads. A review. Introductory research essay. 9: 1-40.
- Semlitsch RD, Todd BD, Blomquist SM, Calhoun AJK, Gibbons JW, Gibbs JP, Graeter GJ, Harper EB, Hocking DJ, Hunter ML, Patrick DA, Rittenhouse TAG, Rothermel BB. 2009. Effects of timber harvest on amphibian populations: understanding mechanisms from forest experiments. BioScience. 59(10): 853-862.
- Sergio F, Marchesi L, Pedrini P, Ferrer M, Penteriani V. 2004. Electrocution alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. J Appl Ecol. 41(5): 836-845.
- Siemers BM, Schaub A. 2011. Hunting at the highway: traffic noise reduces foraging efficiency in acoustic predators. Proc R Soc B. 278(1712): 1646-1652.
- Sinclair ARE, Pech RP. 1996. Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. Oikos. 75(2): 164.
- Silva JP, Faria N, Catry T. 2007. Summer habitat selection and abundance of the threatened Little Bustard in Iberian agricultural landscapes. Biol Conserv. 139(1-2): 186-194.
- Silva JP, Palmeirim JM, Moreira F. 2010. Higher breeding densities of the threatened Little Bustard *Tetrax tetrax* occur in larger grassland fields: Implications for conservation. Biol Conserv. 143(11): 2553-2558.
- Silva JP, Estanque B, Moreira F, Palmeirim JM. 2014. Population density and use of grasslands by female little bustards during lek attendance, nesting and brood-rearing. J Ornithol. 155(1): 53-63.
- Simberloff D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? Biol Conserv. 83(3): 247-257.
- Slabbekoorn H, Peet M. 2003. Ecology: Birds sing at a higher pitch in urban noise. Nature 424(6946): 267.
- Soderstrom B, Part T. 2000. Influence of landscape scale on farmland birds breeding in semi-natural pastures. Conserv Biol. 14(2): 522-533.



Springer JT. 1979. Some sources of bias and sampling error in radio triangulation. *J Wildl Manage.* 43(4): 926-935.

Stacey PB, Taper M. 1992. Environmental variation and the persistence of small populations. *Ecol Appl.* 2(1): 18.

Stewart-Oaten A, Murdoch WW, Parker KR. 1986. Environmental impact assessment: "Pseudoreplication" in time? *Ecology.* 67(4): 929-940.

Su S, Xiao R, Li D, Hu Y. 2014. Impacts of transportation routes on landscape diversity: a comparison of different route types and their combined effects. *Environ Manage.* 53(3): 636-647.

Suárez F, Naveso MA, de Juana E. 1996. Farming in the drylands of Spain: birds of pseudosteppes. In: Pain D, Pienkowski M, editors. *Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its implication for bird conservation.* London: Academic Press. p. 297-330.

Suárez-Seoane S, Osborne PE, Alonso JC. 2002. Large-scale habitat selection by agricultural steppe birds in Spain: identifying species-habitat responses using generalized additive models. *J Appl Ecol.* 39: 755-771.

Suárez-Seoane S, García de la Morena EL, Morales Prieto MB, Osborne PE, de Juana E. 2008. Maximum entropy niche-based modelling of seasonal changes in Little Bustard (*Tetrax tetrax*) distribution. *Ecol Model.* 219(1-2): 17-29.

Sutherland WJ. 1996. From individual behaviour to population ecology. Oxford series in ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press. 224 p.

Sutherland WJ, Hill DA. 1995. Managing habitats for conservation. Cambridge: Cambridge University Press. 399 p.

Svärdson G. 1949. Competition and Habitat Selection in Birds. *Oikos.* 1(2): 157.

Tarjuelo R, Delgado MP, Bota G. 2013. Not only habitat but also sex: Factors affecting spatial distribution of Little Bustard *Tetrax tetrax* families. *Acta Ornithol.* 48(1): 119-128.

Tarjuelo R, Morales MB, Traba J. 2014. Are species coexistence areas a good option for conservation management? Applications from fine scale modelling in two steppe birds. *Plos ONE.* 9(1).

Traba J, Morales MB, García de la Morena EL, Delgado MP, Krištín A. 2008. Selection of breeding territory by Little Bustard (*Tetrax tetrax*) males in Central Spain: the role of arthropod availability. *Ecol Res.* 23(3): 615-622.

Thomas JA, Bourn NAD, Clarke RT, Stewart KE, Simcox DJ, Pearman GS, Goodger B. 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proc R Soc B.* 268(1478): 1791-1796.



Todd BD, Luhring TM, Rothermel BB, Gibbons JW. 2009. Effects of forest removal on amphibian migrations: implications for habitat and landscape connectivity. *J Appl Ecol.* 46(3): 554-561.

Torres A, Palacín C, Seoane J, Alonso JC. 2011. Assessing the effects of a highway on a threatened species using Before–During–After and Before–During–After–Control–Impact designs. *Biol Conserv.* 144(9): 2223-2232.

Trebatická L, Sundell J, Tkadlec E, Ylönen H. 2008. Behaviour and resource use of two competing vole species under shared predation risk. *Oecologia.* 157(4): 707-15.

Trombulak SC, Frissell CA. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conserv Biol.* 14(1): 18-30.

UICN France. 2011. La compensation écologique : État des lieux et recommandations. Paris (France). 44 p.

Vander Haegen WM. 2007. Fragmentation by agriculture influences reproductive success of birds in a shrubsteppe landscape. *Ecol Appl.* 17(3): 934-947.

Verhulst PF. 1838. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Correspondance mathématique et physique.* 10: 113-121.

Wasser SK, Bevis K, King G, Hanson F. 1997. Noninvasive physiological measures of disturbances in the northern spotted owl. *Conserv Biol.* 11(4): 1019-1022.

White GC, Garrott RA. 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data.* Elsevier. 383 p.

Whitford PC. 1985. Bird behavior in response to the warmth of blacktop roads. *Trans Wis Acad Sci Arts Lett.* 73: 135-143.

Whittington J, St Clair CC, Mercer G. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecol Appl.* 15(2): 543-553.

Whittington J, Hebblewhite M, DeCesare NJ, Neufeld L, Bradley M, Wilmshurst J, Musiani M. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *J Appl Ecol.* 48(6): 1535-1542.

Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct Ecol.* 3(4): 385-397.

Wiens JA. 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. In: Diamond J, Case TJ, editors. *Community ecology.* New York, USA: Harper and Row. p. 154-172.

Wolff A. 2001. Changements agricoles et conservation de la grande avifaune de plaine: étude des relations espèce-habitats à différents échelles chez l'outarde. PhD Thesis. 210 p.



Wolff A. 2004. Influence de la mosaïque d'habitats sur l'écologie et la distribution de l'Outarde canepetière en Crau. *Ecologia mediterranea*. 30(1): 111-132.

Wolff A, Paul JP, Martin JL, Bretagnolle V. 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the Little Bustard. *J Appl Ecol*. 38(5): 963-975.

Wolff A, Dieuleveut T, Martin JL, Bretagnolle V. 2002. Landscape context and Little Bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biol Conserv*. 107(2): 211-220.

Xia L, Yang Q, Li Z, Wu Y, Feng Z. 2007. The effect of the Qinghai-Tibet railway on the migration of Tibetan antelope *Pantholops hodgsonii* in Hoh-xil National Nature Reserve, China. *Oryx*. 41(03): 352-357.

van der **Z**ande AN, Ter Keurs WJ, van der Weijden WJ. 1980. The impact of roads on the densities of four bird species in an open field habitat-evidence of a long-distance effect. *Biol Conserv*. 18(4): 299-321.

Zumeta DC, Holmes RT. 1978. Habitat shift and roadside mortality of Scarlet Tanagers during a cold wet New England spring. *Wilson Bull*. 90(4): 575-586.

Zurcher AA, Sparks DW, Bennett VJ. 2010. Why the bat did not cross the road? *Acta Chiropterologica*. 12(2): 337-340.



Glossaire et abréviations

A**ménageurs** : utilisé pour désigner au sens large les organismes publics ou privés impliqués dans la création d'un projet d'aménagement, qu'il s'agisse de la définition de son tracé à l'origine jusqu'à sa construction sur le terrain.

AOC (Appellation d'Origine Contrôlée) : Label officiel de protection d'un produit en fonction de son origine géographique. Le produit doit remplir un certain nombre de critères d'un cahier des charges stricts.

Argos : (système Argos) système de collecte de données géographiques enregistrées par des plateformes autonomes embarquées, via un réseau mondial de satellites. Gérée par la section CLS (Collecte des Localisations Satellites) du CNES (Centre National d'Études Spatiales), il est utilisé pour des suivis scientifiques que de sécurité.

B**uffer effect** : phénomène de structuration de la distribution où à faible densité, les individus utilisent les meilleurs patches d'habitat, tandis qu'à des densités plus fortes, une plus grande proportion de la population utilise les patches de qualité inférieure. Ceci se traduit par la non-occupation locale de sites a priori favorables.

C**A30** (Chambre d'Agriculture du Gard) : organisme de représentation des acteurs du monde agricole.

CIFRE (Convention Industrielle de Formation par la Recherche en Entreprise) : Contrat doctoral visant à former des chercheurs (ici des doctorants) au sein des entreprises. Ce dispositif salarial est financé à parts égales par l'entreprise d'accueil et l'État. L'évaluation des dossiers de candidature (comportant un projet de recherche détaillé, une équipe d'accueil au sein d'un laboratoire de recherche et un candidat) sont soumis à l'évaluation de l'Association Nationale Recherche et Technologie (ANRT).



CLC : *Corine Land Cover*. Base de données européenne d'occupation des sols basée sur l'interprétation (humaine) d'images satellites standardisées.

CNM (Contournement Nîmes-Montpellier) : projet ferroviaire mixte (i.e. destiné à la fois à des TGV et des trains de fret) de 80 kilomètres (60 kilomètres de ligne mixte, 10 km de liaison fret et 10 km de raccordement au réseau classique). Les travaux ont débutés à l'automne 2013 et la mise en service est prévue pour 2017. Le CNM est une première étape à laquelle doit succéder la construction d'une nouvelle ligne dite Ligne Nouvelle Montpellier-Perpignan (LNMP). À terme, les deux infrastructures permettront de combler l'absence de ligne à grande vitesse actuelle entre Perpignan et Nîmes.



Comm. pers. : Communication personnelle, information non publiée récoltée auprès d'un expert.

Coussoul : pelouse aride à vocation pastorale (ovins) typique de la Plaine de Crau, steppe caillouteuse dont l'association végétale majoritaire est unique.



D_{DTM} (Direction Départementale du Territoire et de la Mer) : service décentralisé de gestion des infrastructures, de l'aménagement et de la mer au sein des départements.

Densité-dépendance : de l'anglais *density dependence*, dépendance du taux de croissance de la population à la densité d'individus.

Distance de perturbation : cf. *Road-effect zone*.

DREAL (Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement) : Services en région du Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie, ainsi que du Ministère du Logement et de l'Égalité des Territoires. Sous l'autorité du préfet, elles mettent en place les politiques publiques de leurs ministères respectifs.

e.g. : du latin *exempli gratia*. « par exemple ».

Emprise : désigne tout au long de ce document l'emplacement de la future ligne.

Équivalence écologique : Principe de compensation qui vise à équilibrer le rapport entre pertes et gains dans une problématique d'impact écologique.

Espèce parapluie ou **paravent** (*umbrella species*) : espèce dont les besoins écologiques recouvrent ceux de nombreuses autres espèces (Roberge & Angelstam 2004).

Espèce porte-drapeau ou **phare** (*flagship species*) : espèce dont l'image populaire ou charismatique va être utilisée pour attirer l'attention sur des problématiques de conservation. Elle se rapproche plus du Marketing que de la Biologie de la Conservation (Ducarme et al. 2013).

Espèce clé de voûte (*keystone species*) : espèce assurant un rôle clef dans le fonctionnement des écosystèmes qu'elle fréquente, et dont la disparition mettrait en péril les fonctionnalités de ces écosystèmes. (Paine 1995).

Espèce indicatrice ou **sentinelle** (*indicator species*) : espèce dont la présence ou l'évolution des effectifs traduit les fluctuations des conditions environnementales locales (Lindenmayer et al. 2000).

G_{PS} (*Global Positioning System*) : système de géolocalisation par satellite.

Homing : principe de recherche télémétrique exposé dans l'Encadré 3.

i.e. : du latin *id est*. « c'est-à-dire ».

IGP (Indication Géographique Protégée) : Équivalent de l'AOC au niveau Européen.

ITT (Infrastructure Terrestre de Transport) : essentiellement routes et voies ferrées et ouvrages associés.

K (*carrying capacity*) : dite capacité d'accueil, capacité de charge ou encore capacité porteuse.



L_{GV} (Ligne à Grande Vitesse) : Infrastructure ferroviaire dédiée à la circulation des Trains à Grande Vitesse (**TGV**).

MAE (Mesures Agro-Environnementales) : Mesures mises en places par les agriculteurs sur leurs parcelles, en faveur de la biodiversité, dans le cadre de la politique agricole commune ou de programmes de compensation, et pour lesquelles ils sont indemnisés (e.g. retards de fauche, implantation de couverts spécifiques, etc.).

Mitigation : du latin *mitigare*, atténuer. Totalité ou partie de la séquence ERC. Cf. partie 1.5 « Éviter, Réduire, Compenser ».

Mitigation hierarchy : cf. Séquence ERC.

Natura 2000 : Réseau européen de sites naturels ayant une valeur patrimoniale pour la conservation des espèces sauvages et de leurs habitats.



Obs. pers. : Observation personnelle, constatée sur le terrain et n'ayant fait l'objet de publication.

PhD (*Philosophiae doctor*) : littéralement docteur en philosophie. S'applique à tous les domaines de connaissance. Intitulé anglo-saxon du diplôme de doctorat.

Plan National d'Action (PNA) : Les plans nationaux d'action en faveur des espèces menacées sont des ensembles d'actions mis en œuvre pour la conservation et la restauration de certaines espèces menacées. Il passe par des actions de suivi cohérent des espèces à l'échelle nationale, d'information des acteurs et du public et d'intégration de la protection des espèces dans les politiques publiques. Dans le cas de l'Outarde canepetière, il existe un plan national et sa déclinaison locale en Languedoc Roussillon et PACA.

r : taux de croissance.

Remembrement agricole : Regroupement de parcelles qui a pour effet de supprimer les linéaires de haies, de fossés et de bordure et augmente localement la surface des parcelles.

Review : article de synthèse bibliographique.

RFF (Réseau Ferré de France) : gestionnaire du réseau ferré existant et de la mise en place des nouvelles lignes. Organisme distinct de la SNCF (Société Nationale des Chemins de Fer) qui gère le transport ferroviaire.



Road avoidance (évitement de la route) : Constat sur la distribution des individus qui ne s'approchent pas d'une infrastructure jusqu'à une certaine distance.

Road ecology (écologie routière) : discipline qui étudie les effets des infrastructures linéaires (en général, les routes) sur les composants, les processus et la structure des écosystèmes.



Road-effect zone (zone d'effet de la route) : Zone à proximité de la route où la distribution des organismes et peuplements naturels est différente de ce qu'elle serait sans la route.

Roadkill (mortalité routière) : individus morts par collision routière.

Séquence ERC (Éviter, Réduire, Compenser) : Stratégie globale hiérarchique de la mise en place de la mitigation. Cf. Partie 1.5.

Sex-ratio : Ratio du nombre de mâles sur le nombre total d'individus dans la population.

SIG (Système d'Information Géographique) : Logiciels de traitement des données géographiques, utilisés afin de réaliser des cartographies et différents calcul.

Stochasticité : Variabilité environnementale partiellement aléatoire, qui peut mettre en péril la viabilité des petites populations.

Triangulation : principe de trigonométrie qui permet sur le terrain, par la recherche d'un signal de déterminer la localisation d'un émetteur via la mesure de plusieurs angles entre le point cherché et les points connus. Détaillé dans l'Encadré 3.

VHF (*Very High Frequency*) : gamme de longueurs d'ondes utilisées pour la communication sur une bande spécifique.

ZPS (Zone de Prospection Spéciale) : Zone de réglementation particulière encadrant l'aménagement local et permettant le financement de mesures environnementales. Ce statut est différent d'une réserve, les territoires conservent leur statut de propriété privée, les activités de chasse et de pêche n'y sont pas interdites.



Liste des espèces mentionnées

Alose feinte, *Alosa fallax* (Lacepède, 1803)
Alouette calandrelle, *Calandrella brachydactyla* (Leisler, 1814)
Alouette lulu, *Lullula arborea* (Linnaeus, 1758)
Amara sp.
Antilope du Tibet, *Pantholops hodgsonii* (Gray, 1872)
Bernache Néné, *Branta sandvicensis* (Vigors, 1834)
Blennie fluviatile, *Salaria fluviatilis* (Asso, 1801)
Campagnol roussâtre, *Myodes glareolus* (Schreber, 1780)
Caracara du Nord ssp *audubondii*, *Polyborus plancus audubondii* (Jacquin, 1784)
Caribou forestier, *Rangifer tarandus* (Gmelin, 1788)
Castor d'Europe, *Castor fiber* (Linnaeus, 1758)
Circaète Jean-Le-Blanc, *Circaetus gallicus* (Gmelin, 1788)
Cistude d'Europe, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758)
Cordulie splendide, *Macromia splendens* (Pictet, 1843)
Crapaud buffle, *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758)
Criquet italien, *Caliptamus italicus* (Linnaeus, 1758)
Diane *Zerynthia polyxena* (Denis & Schiffermüller, 1775)
Effraie des clocher, *Tyto alba* (Scopoli, 1769)
Geai à gorge blanche, *Aphelocoma coerulescens* (Bosc, 1795)
Gomphe de graslin, *Gomphus graslinii* (Rambur, 1842)
Grand rhinolophe, *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774)
Grand-duc d'Europe, *Bubo bubo* (Linnaeus, 1758)
Grenouille de Graf, *Pelophylax kl. grafi* (Crochet, Dubois, Ohler & Tunner, 1995)
Lézard ocellé, *Timon lepidus* (Daudin, 1802)
Loup gris, *Canis lupus* (Linnaeus, 1758)
Magicienne dentelée, *Saga pedo* (Pallas, 1771)
Minioptère de Schreibers, *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817)
Mulot à collier, *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834)
Murin de Capaccini, *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837)
Œdicnème criard, *Burhinus oedecnemus* (Linnaeus, 1758)
Outarde canepetière, *Tetrax tetrax* (Linnaeus, 1758), Little bustard
Petit murin, *Myotis blythii* (Tomes, 1857)
Pipit rousseline, *Anthus campestris* (Linnaeus, 1758)
Pterostichus melanarius (Illiger, 1798)
Rollier d'Europe, *Coracias garrulus* (Linnaeus, 1758)
Salicaire faux-thésium, *Lythrum thesioides* (Bieb, 1808)



Liste des packages (R CRAN)



La mise en forme de la bibliographie correspond à celle diffusée par les auteurs des packages.

Programme et packages de base

R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<http://www.R-project.org>

Package **adehabitatHS**: Analysis of habitat selection by animals

Eigenanalysis of Selection Ratios: *eisera()*

Calenge, C. (2006). *The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals*. Ecological Modelling, 197, 516-519. <http://CRAN.R-project.org/package=adehabitatHS>

Package **geoR**: Analysis of geostatistical data

Compute empirical variograms : *variog()*

Diggle, P.J. & Ribeiro Jr, P.J. *Model Based Geostatistics*. Springer, New York, 2007.

Paulo J. Ribeiro Jr & Peter J. Diggle. *geoR: a package for geostatistical analysis* R-NEWS, 1(2):15-18. June, 2001. <http://www.leg.ufpr.br/geoR>

Package **lme4**: Linear mixed-effects models using Eigen and S4

Fit generalized linear mixed-effects models : *glmer()*

Fit a linear mixed-effects model (LMM) to data: *lmer()*

Douglas Bates, Martin Maechler, Ben Bolker and Steven Walker (2014). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package version 1.1-6. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>

Package **lmtest**: Testing linear regression models

Likelihood ratio test of nested models : *lmtest()*

Achim Zeileis, Torsten Hothorn (2002). *Diagnostic Checking in Regression Relationships*. R News 2(3), 7-10. <http://CRAN.R-project.org/package=lmtest>

Package **MuMIn**: Multi-model inference

Bidirectional stepwise selection : *dredge()*

Kamil Barton (2013). *MuMIn: Multi-model inference*. R package version 1.9.13. <http://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>



Package **nlme**: Linear and nonlinear mixed effects models

Fit nonlinear model using generalized least squares : *gnls()*

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D and R Core Team (2014). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-117, <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>

Package **plyr**: Tools for splitting, applying and combining data

Count the number of occurrences : *count()*

Hadley Wickham (2011). *The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis*. Journal of Statistical Software, 40(1), 1-29. <http://www.jstatsoft.org/v40/i01>

Package **pscl**: Political sciences computational laboratory, Stanford University

Hurdle models for count data regression : *hurdle()*

Simon Jackman (2012). *pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory, Stanford University*. Department of Political Science, Stanford University. Stanford ,California. R package version 1.04.4. <http://pscl.stanford.edu>

Package **spdep**: Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models.

Spatial conditional and simultaneous autoregression model estimation : *spautolm()*

Neighbourhood contiguity by distance : *dnearneigh()*

Moran's test for spatial autocorrelation : *moran.test()*

Roger Bivand (2014). *spdep: Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models*. R package version 0.5-71. <http://CRAN.R-project.org/package=spdep>

Package **vegan**: Community ecology package

Ecological diversity indices and rarefaction species richness : *diversity()*

Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens and Helene Wagner (2013). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>



Liste des figures

Figure 1 : Illustration des différents types d'impacts primaires (en noir : effets de l'emprise ; en orange : effets de la zone d'effet de la route) (adapté de Van der Zande et al. 1980).....	17
Figure 2 : a) Exemple d'un habitat théorique dont l'effet de bord est de largeur constante (a1), traversé par une (a2) puis deux infrastructures (a3) : les pourcentages de surfaces correspondants sont calculés (b).....	19
Figure 3 Soit trois patches de qualité différente et des compétiteurs de fitness égale (rouge, bleu, vert). À un instant A, il sera aussi intéressant pour un nouvel individu arrivant sur la zone de sélectionner le patch de qualité médiane (bleu) si celui-ci ne comporte aucun compétiteur, que le patch de qualité supérieure pourvu de nombreux compétiteurs. Cependant, même en absence de compétiteurs, le patch de moindre qualité (rouge) présentera moins d'intérêt. En revanche, à un instant B, un nouvel arrivant aura autant d'intérêt à sectionner les trois patches (adapté de Sutherland 1996). La distribution des individus est ainsi dépendante de la densité.	27
Figure 4 : Effet de la suppression progressive de patches d'habitat sur la qualité globale de l'habitat selon que les meilleurs sont supprimés en premier (courbe verte) ou les moins bons (courbe rouge).....	28
Figure 5 : Illustration de la séquence ERC (adapté de Quétier & Lavorel 2011).....	30
Figure 6 : Réseau à grande vitesse européen et localisation du CNM (adapté de RFF 2014).	32
Figure 7 : Quelques illustrations des taxons d'intérêts pris en compte dans les études d'impact.	35
Figure 8 : Stratégies de conservation possibles en fonction de l'écart à la capacité de charge.	38
Figure 9 : Représentation schématique de la répartition des individus et des taux de croissance par maille	39
Figure 10 : Emplacement de la ZPS Costière Nîmoise (en contours verts) vis-à-vis des autoroutes (en violet), routes 2 x 2 voies (en jaune large) et voies ferrées (en gris).	41
Figure 11 : Femelle (à gauche) et mâle (à droite) en plumage nuptial.	43
Figure 12: Femelle et mâle en plumage hivernal de face (à gauche) et de profil (à droite)... ..	43
Figure 13 : Cycle biologique annuel de l'Outarde canepetière.	44
Figure 14 : Vue séquentielle d'un saut de parade.	45
Figure 15 : Aspect typique d'un nid avec ponte et poussin de quelques jours.....	46
Figure 16 : Élevage des jeunes, femelle et <i>pullus</i> de 4 semaines.....	46
Figure 17 : Rassemblement sur une luzernière en fin d'hivernage.....	47
Figure 18 : Aire actuelle de répartition de l'espèce (du plus sombre au plus clair : zones utilisées en reproduction uniquement, en hiver uniquement, toute l'année) (source : UICN 2014).....	48
Figure 19 : Page de garde du Plan National d'Action 2011-2015 (source : MEDDTL).	49
Figure 20 : Répartition des transects et points d'écoute dans et autour de la ZPS.	50
Figure 21 : Localisation des quadrats (n=622).	54
Figure 22: Principe des quadrats a) localisation d'un quadrat au sein d'une parcelle, b) parcours des 5 observateurs (croix) par 5 transects (parcours en pointillés). Les experts ornithologues sont figurés par des jumelles, le compteur d'insectes par un criquet.	54
Figure 23 : Diversité des occupations des sols en Costière.	55



Figure 24 : Individu avec équipement de suivi complet (bagues colorées aux tarses, bague métal au tibia droit, émetteur VHF sur le dos).....	57
Figure 25 : Mâle équipé d'une balise Argos-GPS solaire (à gauche) ou d'un émetteur VHF (à droite).....	58
Figure 26 : Aperçu des prospections au sol (cliché de droite © D. Auclair).	59
Figure 27 : Principe de triangulation, localisation de l'individu et polygone d'erreur associé en X, Y.....	60
Figure 28 : ULM équipé pour le suivi télémétrique.....	61
Figure 29 : Analyse en composante principale des hauteurs de végétation par classes de hauteur (H0 = 0-10 cm, H10 = 10-30 cm, H30 = 30-50 cm, H50 = 50-70 cm, H70 = 70 cm et plus) (n=582).....	68
Figure 30 : Évolution 1998-2013 des effectifs des mâles chanteurs (ZPS à gauche, département total à droite) et courbes de tendances (exponentielle en pointillé, logistique en noir, ajustées via la fonction <i>gnls</i> du package <i>nmle</i> , et capacité de charge en rouge). Le comptage de 2014 au sein de la ZPS est figuré par un point rouge sur la figure de gauche, mais il n'a pas été intégré aux estimations des courbes de tendance.....	75
Figure 31 : Évolution des effectifs de mâles chanteurs entre 1983 et 2014 (ZPS à gauche et Gard à droite) et courbes de tendances (exponentielle en continu, logistique en pointillés, ajustées via la fonction <i>gnls</i> du package <i>nmle</i> , et capacité de charge en rouge) entre 1980 et 2020.....	76
Figure 32 : Effectifs totaux détectés par observateur en fonction de leur effort de prospection, de leur capacité de détection et de leur niveau d'expertise (n = 7 experts et 27 groupes). ...	78
Figure 33 : Probabilité de détection des groupes en fonction de leur effectif (n=27 groupes).	79
Figure 34 : Évolution de l'hiver 1998-1999 à 2012-2013 des effectifs d'hivernants (ZPS à gauche, département total à droite) et courbes de tendances (exponentielle en pointillé, logistique en noir, ajustées via la fonction <i>gnls</i> du package <i>nmle</i> , et capacité de charge en rouge).	80
Figure 35 : Évolution des effectifs hivernants entre 1983 et 2014 (ZPS à gauche et Gard à droite) et courbes de tendances (exponentielle en discontinu, logistique en pointillés, ajustées via la fonction <i>gnls</i> du package <i>nmle</i> , et capacité de charge en rouge) entre 1980 et 2020.....	81
Figure 36 : Évolutions comparées des abondances entre ZPS (en noir) et département (en gris) en fonction du modèle (logistique à gauche, exponentiel à droite, ajustées via la fonction <i>gnls</i> du package <i>nmle</i>).	82
Figure 37 : Évolution des effectifs au sein de la ZPS (en haut) et du département (en bas) et courbes de tendances (logistique à gauche, exponentielle à droite) entre 1980 et 2014.	83
Figure 38 : Évolution du rapport des effectifs en période de reproduction sur les effectifs hivernants au cours du temps et courbes des tendances exponentielle (à gauche) et logistique (à droite).....	83
Figure 39 : Connectivité des populations méditerranéennes (contours de la ZPS en halo vert clair, flèches en pointillés = échanges inter-îlots, flèches continues = échanges hors ZPS).	87
Figure 40 : Effectifs d'outardes contactés en période d'hivernage sur le site d'hivernage de Marguerittes (source CEN LR et al. 2011).	92
Figure 41 : Répartition des taux de croissance des mâles (en haut) et des femelles (en bas) entre 2010 et 2013 par mailles de 500 x 500 m (croissance positive en rouge, négative en bleu foncé, pas de croissance en bleu clair). Seules les mailles occupées sont représentées.	94



Figure 42 : Influence de la distance à l'emprise (en kilomètres) sur les taux de croissance des mâles par maille de 500 x 500 m.	96
Figure 43 : Variables influençant les taux de croissance des mâles (en haut) et des femelles (en bas) par maille de 500 x 500 m (à gauche nombre d'individus du sexe opposé, à droite nombre d'individus du même sexe l'année précédente).	96
Figure 44 : Variogramme sur les taux de croissances de mâles chanteurs <i>nested</i> par ilot et <i>croisés</i> par année entre 2010 et 2013.	97
Figure 45 : Taux de croissance interannuels de 2010 à 2012 (de gauche à droite) en fonction des densités par maille de 500 x 500 m l'année précédente (mâles en haut, femelle en bas). La taille des points est proportionnelle au nombre d'observations identiques (fonction <i>count</i> du package <i>plyr</i>). Une courbe de tendance linéaire (type <i>lm</i>) est tracée afin de rendre compte de l'intensité de la corrélation.	98
Figure 46 : Taux de croissance interannuels de 2010 à 2012 (de gauche à droite) en fonction des densités par maille de 1 000 x 1 000 m l'année précédente (mâles en haut, femelle en bas). La taille des points est proportionnelle au nombre d'observations identiques (fonction <i>count</i> du package <i>plyr</i>). Une courbe de tendance linéaire (type <i>lm</i>) est tracée afin de rendre compte de l'intensité de la corrélation.	99
Figure 47 : Influence croisée des taux de croissance successifs par sexe entre 2010 et 2013. La taille des points est proportionnelle au nombre d'observations identiques (fonction <i>count</i> du package <i>plyr</i>). Une courbe de tendance linéaire (type <i>lm</i>) est tracée afin de rendre compte de l'intensité de la corrélation.	100
Figure 48 : Taux de croissance en fonction du taux de croissance 2 ans auparavant, par maille (mâles à gauche, femelles à droite).	100
Figure 49 : Densité moyenne par sexe par hectare (femelles en blanc, mâles en noir) en fonction de l'occupation des sols (n=490).	108
Figure 50 : Probabilité de présence (en haut) et densité à l'hectare (en bas) pour chacun des sexes (femelles en gris, mâles en noir) en fonction de la hauteur de végétation (PC1, sans unité, à gauche) ou de la taille de parcelle (hectares, échelle logarithmique à droite) modélisées via les predicst de la fonction hurdle (n=490).	108
Figure 51 : Proportions d'habitat disponible dans la ZPS et d'habitat utilisé par les femelles (n=113 localisations) et par les mâles (n=202 localisations).	116
Figure 52 : Ratio de sélection par type d'occupation des sols utilisés au moins une fois (mâles en noir, femelles en blanc).	116
Figure 53 : Corrélation des ratios d'habitats utilisés par les mâles (à gauche) et les femelles (à droite) (fonction <i>eisera</i> du package <i>adehabitatHS</i>).	117
Figure 54 : Ratios de sélection issus de la télémétrie (à gauche) et ratios de sélection issus du protocole de quadrat (à droite) en fonction de l'occupation des sols, par sexe (femelles en blanc, mâles en noir).	118
Figure 55 : Autoroutes (en bleu) et voies ferrées (en rouge) existantes et tracé de la LGV* (noir) au regard de la ZPS (vert).	120
Figure 56 : Localisation des lignes de fret (en bleu) et ligne à grande vitesse (en rouge) au niveau de l'ilot Nord de la ZPS et position des buffers de 100 m successifs.	121
Figure 57 : Calcul des facteurs correctifs par occupation des sols et par sexe.	123
Figure 58 : Principe des courbes d'effectifs cumulés en fonction des effets de l'infrastructure et du caractère favorable de l'habitat (individus en bleu, buffer en pointillés, habitats du plus au moins favorable de vert foncé à jaune).	124
Figure 59 : Distributions théoriques et observées des outardes à proximité de la ligne de fret (mâles à gauche, femelles à droite).	125



Figure 60 : Distributions théoriques et observées des outardes à proximité de la ligne à grande vitesse (mâles à gauche, femelles à droite).....	126
Figure 61 : Buffers successifs de 100 m de part et d'autre de l'emprise au sein de la ZPS.	127
Figure 62 : Distributions théoriques et observées des outardes à proximité de l'emprise (mâles à gauche, femelles à droite).....	128
Figure 63 : Taux de croissance moyen avant travaux (2010-2012, en haut) et suite à la première année de travaux (2010-2013, en bas) au regard de l'emprise.....	129
Figure 64 : Effectifs cumulés relatifs attendus (en vert) et observés (en noir) en fonction de la distance à la LGV (à gauche, à partir des données de Jonquières), et principe du calcul par report des proportions relatives sur les effectifs cumulés attendus à proximité de l'emprise (à droite, sur le futur tracé) afin d'obtenir les effectifs cumulés impactés prédits une fois l'emprise transformée en LGV. L'écart (1) entre effectif observé (noir) et attendu (vert) (en %), est calculé (2) puis ses proportions sont appliquées (3) sur les effectifs attendus (4) (en %) et les effectifs cumulés prédits sont calculés (5).....	131
Figure 65 : Écart des effectifs observés aux effectifs attendus proximité de la ligne à grande vitesse (lorsque $y = 1$, la totalité des individus attendus est évincée).	132
Figure 66 : Nombre d'individus théoriquement supprimés par buffers successifs de 100 m.	132
Figure 67 : Cumul des individus impactés prédits en fonction de la distance à la ligne (mâles à gauche, femelles à droite).....	133
Figure 68 : Évolution des effectifs cumulés observés et attendus à proximité de la ligne uniquement pour les années en 2013 (pointillés) et 2014 (continus).	135
Figure 69 : Effectifs cumulés à proximité de l'emprise avant travaux (2012, en noir continu), suite aux premiers travaux (2013, en orange), pendant les travaux (2014, en rouge) et prédits à partir des effectifs de l'emprise et de la LGV de 2012 (prédits, en noir discontinu).	136
Figure 70 : Effectifs théoriquement et réellement impactés en fonction de la distance à l'emprise entre 2012 et 2014.....	136
Figure 71 : Répartition des variations d'effectif par transect entre 2013 et 2014 (emprise en noir, gamme croissante du rouge au vert clair).	138
Figure 72 : Emplacement des captures des 15 mâles équipés de balises argos-gps vis-à-vis de l'emprise.	139
Figure 73 : Écart des distances à l'emprise en 2013 et 2014 (à gauche) et déplacement interannuel (de barycentre à barycentre) pour chaque individu (à droite).....	141
Figure 74 : Trois des stratégies individuelles de réponse à l'impact possibles	143
Figure 75 : Évolution de la distance moyenne hebdomadaire à la place de capture au cours de la saison de reproduction 2014.....	144
Figure 76 : Profils types de déplacement des mâles pendant les travaux (la bande verte représente une distance 500 m en ordonnée, échelles différentes)	145
Figure 77 : Utilisation de la parcelle d'hivernage par les outardes (en rouge = voie ferrée, en noir = contour de parcelle, en orange = zone d'exclusion de 100 m de large, en vert = zone d'occupation préférentielle).....	147
Figure 78 : Stratégies de compensation intra et hors ZPS	154



Liste des tableaux

Tableau 1 : Répartition par taxon des espèces patrimoniales présentes sur le tracé et sélection d'exemples.....	34
Tableau 2 : Espèces patrimoniales présentes sur la partie en ZPS du tracé.....	35
Tableau 3 : Catégories d'occupation des sols.....	56
Tableau 4 : Synthèse des regroupements d'occupation des sols (pour les définitions détaillées de chaque type d'occupation des sols, voir Tableau 3).....	67
Tableau 5 : Nombre de quadrats par taille de tampon.....	69
Tableau 6 : Effectifs régionaux de mâles chanteurs lors des recensements nationaux quadri-annuels (sources : Aéroport Marseille-Provence, Base aérienne 701 de Salon de Provence, CEN PACA, LPO PACA, PNR Verdon ; Charente Nature, CNRS-CEBC, GODS, Indre Nature, LPO Nationale, LPO Anjou, LPO Charente-Maritime, LPO Drôme, LPO Touraine, LPO Vienne ; AICA Thuir, Aude Nature, ALEPE, Biotopie, CEN LR, CNRS-CEBC, COGard, GOR, LPO Aude, LPO Hérault, Naturalia).....	71
Tableau 7 : Pourcentage des effectifs nationaux de mâles chanteurs par recensement annuel.....	72
Tableau 8 : Synthèse des modèles de croissance du nombre de mâles chanteurs au sein de la ZPS et du département en période de reproduction (1998-2014).....	75
Tableau 9 : Synthèse des modèles de croissance au sein de la ZPS et du département des effectifs recensés en période d'hivernage (1998-2014).....	81
Tableau 10 : Synthèse des effectifs hivernants attendus en fonction du ratio de mâles chanteurs.....	84
Tableau 11 : Tableau de synthèse des groupes sexés (hivers 2001-2012 et 2012-2013). ...	85
Tableau 12 : Pente des effets des taux de croissance par maille par sexe et significativité des facteurs explicatifs (basée sur un <i>Likelihood Ratio Test</i>).....	95
Tableau 13 : Modèle local de sélection d'habitat pour les deux sexes, avec ou sans la présence du sexe opposé (n=4890), séparant les composantes présence/absence et abondance du modèle. Seuls les facteurs significatifs sont présentés. Les différentes nuances de gris indiquent l'ordre d'addition des variables significatives depuis le modèle local jusqu'au modèle régional avec l'addition intermédiaire du sexe opposé.	106
Tableau 14 : Estimation des modalités par facteur, modèle local de sélection d'habitat (n=489).....	107
Tableau 15 : Modèle régional de sélection d'habitat pour les deux sexes (pour les tailles d'échantillon voir Tableau 5), séparant les composantes présence/absence et abondance du modèle. Seuls les facteurs significatifs sont présentés. Les différentes nuances de gris indiquent l'ordre d'addition des variables depuis le modèle local jusqu'au modèle régional avec l'addition intermédiaire du sexe opposé.....	110
Tableau 16 : Modèle régional de sélection d'habitat des mâles (pour les tailles d'échantillon voir Tableau 5), pour la composante présence/absence du modèle en testant l'effet des densités de mâles alentour. Seuls les facteurs significatifs sont présentés. Les différentes nuances de gris indiquent l'ordre d'addition des variables depuis le modèle local jusqu'au modèle régional avec l'addition intermédiaire du sexe opposé.	110
Tableau 17 : Portée sensible de l'effet en mètres.....	127
Tableau 18 : Variations d'effectifs à courte et large échelle.....	134
Tableau 19 : Évaluations de la distance des barycentres des territoires 2013 et 2014 à l'emprise* et entre eux, en période de reproduction.....	140



Annexe :

“Habitat selection in a very high-density little bustard population indicates that social factors overwhelm habitat features at both local and landscape scales”

(Article en cours de soumission)



Habitat selection in a very high-density little bustard population indicates that social factors overwhelm habitat features at both local and landscape scales

Pierrick Devoucoux^{1,2}, Aurélien Besnard² & Vincent Bretagnolle¹

Adresses:

1 - Centre d'Études Biologiques de Chizé (UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle), 79360, Villiers-en-Bois, France

2- Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175), École Pratique des Hautes Études, Biogéographie et Écologie des Vertébrés, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

Corresponding author: vincent.bretagnolle@cebc.cnrs.fr

Key words: habitat use, buffer effect, spatial scale, landscape, little bustard, *Tetrax tetrax*



Abstract:

Conservation measures often rely on habitat management, so the habitat use of the species they are aimed at is a prerequisite for effective conservation planning. The little bustard (*Tetrax tetrax*), a medium-sized bird native to Palaearctic steppes and now found in extensive agricultural habitats, is a threatened species that has been the subject of many habitat selection studies. Most current management measures (especially agri-environmental schemes) for this species are based on these studies. This study investigated for the first time habitat selection by both sexes in all habitat types and at continuous spatial scales from 1–40 ha, additionally analysing intraspecies social interactions by incorporating these in the statistical models of habitat use. The study was conducted in a highly diverse mosaic landscape on a very high-density population (perhaps the highest ever recorded for this species, i.e. c. 50 bustards per 100 ha of favourable habitat). We combined two field approaches (point counts and quadrat counts) and found, in contrast to virtually all previous studies, that there was no evident sexual dimorphism in terms of habitat selection, and that landscape configuration and habitat variables such as vegetation height had only a small effect on habitat selection. Implications for future conservation strategies in relation to population density are discussed.



Introduction

While conservation is usually aimed at species, conservation measures actually often depend on habitat management (Sutherland & Hill 1995, Ausden 2007). Thus the habitat use of conservation-dependent species is the cornerstone of most species-oriented conservation strategies (Simberloff 1998), making a thorough understanding of habitat selection essential for planning relevant and effective habitat-management initiatives (Morris 2003, Morrison et al. 2006). Habitat use is defined as the way individuals use habitats to meet their biological needs (Block & Brennan 1993). Individual characteristics such as sex, age, experience or physical condition, which underlie different needs or competitive abilities, influence behaviour and, therefore, habitat selection. Sex in particular often plays a crucial role, as sexual dimorphism results in different resource use or sex-dependent behaviour (e.g. Trebaticka et al. 2008, Evans 2012); for example, in species with polygynous reproductive systems (e.g. lek mating systems). Overall, habitat selection is a complex behaviour influenced by landscape structure, resource distribution and abundance, but also by social behaviour and sex (Jones 2001).

Apart from this biological complexity, studies on habitat selection are also affected by methodological and statistical issues that deserve attention. Most are based on comparisons between 'used' and either 'unused' or 'available' habitats (Jones 2001). However, habitat selection acts at different temporal and spatial scales (Orians & Wittenberger 1991), and the scale at which the analyses are carried out may affect which are 'used' versus 'available' habitats. This issue is particularly tricky in patchy habitats such as farmland, where human land use has dramatically modified the landscape structure and habitat quality (Wiens 1986, 1989, Newton 1998). Moreover, in such mosaic landscapes, the distribution of individuals can depend not only on the quality of each habitat patch, but also on the spatial configuration and arrangement of the patches (Pope et al. 2000, Soderstrom & Part 2000).

Mosaic landscapes such as those in extensively managed farmlands have been in decline all over Europe since the 1950s, as a result of agricultural intensification arising mainly from the European Union's Common Agricultural Policy (Santos & Suarez 2005). Consequently, farmland birds are among the European bird species that have suffered the highest rates of decline (Burfield 2005). Emblematic of this trend is the little bustard (*Tetrax tetrax*), a Palaearctic medium-sized bird native to Palaearctic steppes but now found in extensive agricultural habitats (Wolff et al. 2002; Garcia de la Morena et al. 2006), which has disappeared from 20 European countries since 1970, and whose population experienced a 94% decline in French farmland habitats between 1982 and 1996 (Suarez et al. 1996, Jolivet & Bretagnolle 2002, Inchausti & Bretagnolle 2005). The little bustard decline is the result of a combination of factors: the direct effects of a marked decrease in invertebrate food resources (in part because of agricultural chemicals) and nest destruction during harvesting (destroying clutches, killing broods or even females; Inchausti & Bretagnolle 2005), amplified by the indirect effects of habitat simplification, loss of grassland and the mechanization of agriculture (De Juana et al. 1993, Bretagnolle et al. 2011). Accordingly, conservation measures have targeted adapting the period of harvesting, reducing chemical and mechanical treatments and improving grasslands.

Due to its precipitous decline and unfavourable conservation status, the habitat use of the little bustard has been the focus of many recent studies (Bretagnolle et al. 2011, Silva et al. 2014, Tarjuelo et al. 2014). Since the species uses an 'exploded



lek' mating system (Jiguet et al. 2000, Jiguet & Bretagnolle 2014), habitat selection is strongly sex-dependent (Morales et al. 2008). Despite the numerous habitat selection studies in order to target adequate conservation measures for this threatened species, caveats remain that may bring into question the conservation strategies currently adopted. Firstly, contradictory results have eventually emerged: for instance, the importance of insect resources has been found in males only (Jiguet et al. 2002), both sexes (Faria et al. 2012b) or neither sex (Morales et al. 2008). Secondly, only one single study investigated conspecific attraction in little bustard (Tarjuelo et al. 2013), despite its acknowledged role in the close great bustard *Otis tarda* (Alonso et al. 2004, Osborne et al. 2007). Thirdly, though landscape effects were detected in some studies (Wolff et al. 2001, Santangeli & Dolman 2011), it is not clear which landscape features, and at what scale, affect which sex. Our study presents the first comprehensive analysis of the little bustard's habitat selection, simultaneously investigating the habitat use of both sexes in all habitat types and at continuous spatial scales from 1 ha to approximately 40 ha. We also analysed social interactions by incorporating them in the statistical models of habitat use. Furthermore, our study was conducted on a population in which individual density may be the highest ever recorded (approximately 50 bustards per 100 ha).

Materials and methods

Study area

Our study area was located within the *Costière nîmoise*, a stony, sandy plateau 40 km in length near the city of Nîmes in Mediterranean southern France (Figure 1a) and used for agriculture. The area is dominated by open landscape, with a mosaic of mixed crops, fallow and untilled land. The median field size is 1.09 ha (range 0.01–36.32 ha, $n = 8012$). Since 2006, 13 500 ha of the plateau have been designated as a Special Protection Area (SPA) (Natura 2000 site FR9112015), consisting of seven disjointed subareas of agricultural land between villages and roads (Figure 1b). It was designated as a protected area mainly because of the presence of a population of little bustards.

Little bustard surveys: transects and quadrats

Given that males are very easy to detect while females are notoriously more difficult to spot visually and do not call as males do, we used two types of surveys, one designed for local scale investigating simultaneously male and female densities, the other one designed at regional scale and targeted only towards males. Local survey protocol used the flush count method, the only way to count accurately females. We randomly chose 582 quadrats in presumably favourable habitat categories for females with a minimum of 30 quadrats per habitat type whatever the surface area covered by a habitat category (see below for habitat description), using the randomness function of GIS. Every quadrat belonged to a unique field (i.e. no quadrat overlapped two different fields; see Figure 79c). In some cases (12%, $n=65$), we had to shift the targeted quadrat to its closest neighbouring field because the selected quadrat was not accessible (e.g. restricted access or the presence of aggressive cattle). The mean size of the sampled fields was 3.0 ha (range 0.3–36.3 ha). The standardized quadrat area was around 1 ha, shaping a square of 100m by 100m. Because of readjustment due to field shape on the field, the effective mean quadrat area was 0.87 ha (range 0.30–3.81 ha). Quadrat size was deliberately chosen to be small, in order to avoid double counts (flushed bird may land close and



flushed again). The total prospected area cumulating all quadrats was 451 ha, i.e. 3.34% of the SPA. Each quadrat was searched by 5 people walking side by side at the same speed, 10 m from each other, searching two 50-m-wide consecutive transects (i.e. a 100-m transect if the quadrat was 1 ha: see Figure 1d). The walking speed was high in order to reduce disturbance as much as possible. When a bustard was flushed out, its precise location was recorded by GPS, and its age and sex were determined by one of two experienced observers with x10 binoculars that stood at both ends of each walking line. One year old males may be difficult to distinguish from females, in case of doubt, female like birds were discarded (4 individuals). No chick was detected during the surveys. To avoid double counts, flying birds were monitored until they were considered off the prospected quadrat. Quadrat sampling was performed from 7:00–12:00 in the morning and 15:00–20:00 in the afternoon, avoiding high temperatures and harsh weather, which can be detrimental to eggs and chicks. 292 quadrats were sampled in 2011, 290 in 2012. All quadrats were sampled only one year, i.e. no quadrat was monitored two years. Fieldwork was carried out twice a week from 12 May to 21 June 2011 and from 23 May to 22 June 2012 during the female nesting period.

For the regional scale, we used a large-scale census of displaying males using transect counts (see Wolff 2001 for a general description of the method for this species). Censuses took place between 12 May and 21 June 2011 and 23 May and 22 June 2012, and were conducted in optimal weather conditions (without rain or wind). All usable roads or paths were predefined so that a transect of about 16 counting points placed on average every 500 m could be easily covered in 3 hours (see Fig. 1). Calling males were located by ear or visually detected with binoculars during 5-minute point counts and were recorded on a map for each point. Transect counts were performed during the hours of maximal male activity (i.e. 3 hours after sunrise or before sunset) in order to ensure maximal detection (Jiguet & Bretagnolle 2001).

Habitat characteristics: land use and resource availability

SPA land use was recorded both years and stored on GIS software (MapInfo Professional 8.0). The area's land use was primarily divided into 19 categories, but we grouped some categories in our analyses (see Appendix 1) according to whether crops are annual or semi-permanent (alfalfa, grasslands or pastures), whether the land is subject to agri-environmental contracts, and whether land use includes woody elements (e.g. vineyards or fruit trees). Some habitat categories were not sampled in quadrats (see Appendix 1) because they are not used by females. We grouped habitats in six categories, which represent 8500 ha (62%) of the total 13 500 ha of the SPA. Land use for the whole SPA remained relatively constant between 2011 and 2012 (Paired T-test, $t = 0.69$, $df = 11$, $p\text{-value} = 0.50$).

The vegetation height in the quadrats (see below) was measured using five height classes: 0 to 10 cm, 10 to 30 cm, 30 to 50 cm, 50 to 70 cm, and higher than 70 cm, and estimated in terms of the percentage of cover by visual observation, at 10% precision. For each quadrat, two measures (by two different observers) were made, and were then averaged for each height class. A Principal Component Analysis (PCA) was performed on the five values per quadrat (see Appendix 2): the first component (PC1) described vegetation height (41.2% of variance explained), while PC2 described vegetation height heterogeneity (28.6%) and contrasted quadrats that



contained both high and low vegetation heights to homogeneous quadrats with average values.

Finally, an index of food availability was obtained by measuring grasshopper abundance. Grasshoppers are a preferred food during nesting and especially chick rearing period (the time at which quadrats were sampled in this study) (Jiguet et al. 2002, Bretagnolle et al. 2011). For each quadrat, the observer who walked the central line counted all the jumping grasshoppers within an imaginary 1-m-wide transect (50 cm on each side, for a 100-m length), which was converted into a density of orthoptera per m² for each quadrat (see Figure 79d).

Statistical analysis

Besides measuring the habitat variables at quadrat scale, we also calculated habitat variables in surrounding buffers of increasing size (100 m, 250 m, 500 m and 1000 m) around the quadrat centroid. Since land use had only been recorded within the SPA, the large buffers for quadrats near the edge returned high areas of unknown land use. Quadrats for which less than 90% of the land use was recoded were excluded from the analysis (see Appendix 2 for sample sizes at each buffer size). The percentage of each land-use category was calculated for each scale, as well as the Shannon-Wiener Index of land use, and an index of landscape configuration using the total number of fields within the buffer.

We used generalized linear models and a model selection approach in order to determine which models best fit the counts using a set of candidate covariates as independent variables. Given the highly skewed response variable distribution (i.e. strongly zero inflated), we separately modelled the presence–absence of little bustards and their abundance when present, using a mixture model (binomial for presence–absence and Poisson for abundance) available in the hurdle function of the *pscl* package (Jackman et al. 2012). For each model, the area of the quadrat was used as an offset (log-transformed). Since the number of candidate covariates was high, we adopted a stepwise forward model selection in order to avoid over-parameterized models, i.e. adding significant variables one by one (with a rejection threshold at 0.05), from most to least significant. Each explanatory variable was tested in both the presence–absence and abundance parts of the model. Model selection followed four steps: we first built a model that included only the local covariates (i.e. quadrat scale) in explaining the total number of bustards (both sexes combined). Once the best local model was obtained, we explored the potential effect of the other sex on the presence–absence and abundance of the focal sex at the local scale, by adding to the best model obtained in the first step the number of individuals of the other sex counted in the focal quadrat. This variable was treated as a three-level factor (0, 1, >1). In the third step, we incorporated regional landscape variables in the best model of the second step, and the same stepwise selection procedure was applied to obtain only significant variables. Then the effect of male density at each landscape scale was added as the fourth step.

All statistical analyses were performed using R 3.0.2 (R Core Team 2014). In all models, the relative date (using the Julian calendar) was tested with simple and quadratic terms. All variables were standardised to allow direct comparison by comparing estimates.

Results



1) Habitat selection at the local scale

In 133 of the 582 quadrats, at least one flushed little bustard was detected, for a total abundance of 251 individuals (127 females and 124 males). At this scale, the highest male density per hectare was 4.92, and the highest female density 5.62. By totalling up the birds counted over the entire prospected area (451 ha), the mean male density per 100 ha was 24.05 and the mean female density 24.64.

Further reducing the number of available quadrats ($N = 489$) to those for which every local variable was available and excluding habitats for which no little bustard was sighted at all (89 quadrats), we found that for both sexes, the local model indicated no statistical effects for year, vegetation heterogeneity (PC2) or grasshopper density, either in the presence-absence or in the abundance components of the model. A negative linear effect appeared for sampling date on female abundance only. Unexpectedly, no crop-type effect could be detected for either male presence or female abundance and presence (Table 20). Land use affected only male abundance, which was highest in alfalfa (approximately 0.5 male/ha) and fallow land (0.2 male/ha), 10 times higher than in grass-covered vineyards (Fig. 3). In both sexes, a significant positive effect of field size (Fig. 3) and a negative effect of vegetation height (PC1) were detected for the presence component (Fig. 3 and **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** for parameter estimates). However, the effect of vegetation height differed between sexes and between the presence and abundance components of the model: while male and female presences were negatively correlated (quadratic term) with vegetation height, males were less tolerant to high vegetation, while females had an optimal vegetation height (Fig. 3).

2) Effect of the opposite sex on habitat selection

Including the density of the other sex in the local habitat selection model radically changed the results, though the effect varied according to sex and the component of the model (Table 20, right section). In males, the presence component of the model incorporated female presence in an additive way, without changing the slopes of other previously selected parameters. The male abundance component was not affected by female presence in an additive way, but the magnitude of effects decreased in all habitat types to the extent that most became non-significant, such as alfalfa or vegetation height (Table 1, top section). In females, the presence component of the model was so affected by male presence that the resulting output model not only incorporated male presence additively, but also in interaction with vegetation height, while excluding previously significant terms such as field size (Table 1, bottom section). Conversely, the abundance part of the female model was not affected by male presence. Overall therefore, in both sexes, but even more in females than in males, local habitat selection was strongly affected by the presence of the other sex.

3) Effect of regional habitat characteristics

The male habitat selection model was further impacted by the addition of landscape parameters, either in terms of larger-scale habitat parameters, or male density at the landscape scale. The male presence component was positively influenced at the 500-m and 1000-m scales by the number of fields (an indicator of landscape fragmentation), while the male abundance component was negatively affected by crop diversity at the 100-m scale, and positively affected by grassland at 250 m



(Table 2). The effect of regional male density on local male presence was significant and positive at 100 m, 250 m and 500 m (Table 3), and actually removed the landscape component of the previous model. In contrast, no landscape effect was detected on the male abundance component, and very little effect was detected on female models: no landscape variable nor the presence of the opposite sex at any of the tested buffer scales was selected, with the single exception of a negative correlation with crop diversity at the 250-m scale for female presence and at the 1000-m scale, a positive effect of ligneous fallow land on the abundance component (Table 2). Therefore, at the largest spatial scale, only males seemed to be affected by some habitat parameters.

Discussion

In the little bustard, displaying males defend small territories visited by females only for mating purposes, while females incubate and raise chicks alone outside the males' territories. Since males display in open habitats in order to be visually (and acoustically) detected by females, most studies on the habitat selection of this species have been conducted on males, although conservation measures actually target female breeding (Bretagnolle et al. 2011). Males prefer vegetation of low height (Martinez 1994, Silva et al. 2010), either in pastures, fallow land or annual spring sown crops (Delgado et al. 2010, Santangeli & Dolman 2011). Females seek habitats with more and higher vegetation (over 30 cm) in order to stay hidden from predators during laying and incubation (Morales et al. 2008), nest preferentially in large grasslands (Silva et al. 2013) or fallow land (Morales et al. 2013) and are found near displaying males (Morales et al. 2013, Silva et al. 2013). In addition, females show positive selection for sites with more legumes, which support higher arthropod abundance (Salamolard & Moreau 1999, Jiguet et al. 2002, Faria et al. 2012b), especially Orthoptera and Carabids (Traba et al. 2008). Overall, most previous studies have shown some, usually strong, selectivity of crop types, either in males (e.g. Martinez 1994, Faria et al. 2012a), females (Morales et al. 2013), or both (Salamolard & Moreau 1999, Morales et al. 2008), and indeed, when investigated, strong sexual dimorphism was revealed in selected habitats (Morales et al. 2008, Faria et al. 2012b). Most studies have also found preferences for relatively small fields (Campos & Lopez 1996, Salamolard et al. 1996, Salamolard & Moreau 1999, Garcia et al. 2007). At a larger spatial scale, males were found to select for heterogeneous landscapes with high crop diversity (Campos & Lopez 1996, Wolff et al. 2001, 2002, Suarez-Seoane et al. 2008).

Rather unexpectedly, in our comprehensive study we detected little of the above selection patterns: we found virtually no selection based on crops, very little sexual dimorphism in habitat selection, selection for large rather than small fields, and no selection for food availability. As we discuss below, the possible reason for such contradictory results may lie in the exceptionally high density of this population, highlighting usually overlooked social factors, which may override the effect of other parameters on male as well as female habitat selection.

Lack of habitat preferences at local and regional scales

Females did not show any kind of crop selection in the local habitat model, even for herbaceous fallows as was found in most studies (Morales et al. 2008, 2013, Silva et al. 2013; however see Silva et al. 2007) nor for alfalfa fields (Salamolard & Moreau 1999). We even failed to detect a significant avoidance of ligneous fallows, though this has been systematically found in other little bustard studies. Our surprising



findings are not the result of low statistical power, since we analysed a high number of quadrats with female presence, at least compared to similar studies. Rather, this unusual pattern is due to the fact that females were found in similar densities in all habitat types, possibly suggesting that the habitat was saturated in our study population. Males showed little crop-type preference, while other studies have usually showed that males strongly select for alfalfa fields, fallow or set-aside land in extensive farmland habitats (Moreira 1999, Delgado & Moreira 2000, Wolff et al. 2002, Suarez-Seaone et al. 2002, McMahon et al. 2010), or spring sown crops and alfalfa in intensive farmland habitats (Jiguet et al. 2002). We detected only a very slight preference for alfalfa and fallows, which was removed when female presence was added to the model.

In addition, we found that females and males showed very similar habitat use at the local scale. Both sexes were negatively influenced by vegetation height, though females sought relatively higher vegetation height. The presence of both sexes was also positively related to large field size, in contrast to several previous studies (Campos & Lopez 1996, Salamolard et al. 1996, Salamolard & Moreau 1999, Garcia et al. 2007), but similarly to other studies (e.g., Moreira & Leita0 1996, Silva et al. 2010, 2014, Faria et al. 2012a, Moreira et al. 2012).

Finally, the fact that the little bustards in our study were only slightly affected by habitat parameters at a local scale also held true at the landscape scale, especially in females. Indeed, while many previous studies on this species have detected a positive effect of landscape heterogeneity (Wolf et al. 2001, 2002, Morales et al. 2005, 2006), we did not find such an effect. Landscape configuration and composition also played a minor role, indicating that landscape heterogeneity in a broad sense did not affect little bustards at a large scale at our study site.

The importance of social effects on the habitat selection of the little bustard

To our knowledge, this is one of the first studies that have explicitly modelled the impact of the presence of the opposite sex as well as conspecific density on habitat selection patterns in this species. We found that social factors not only impacted habitat selection models significantly but, most importantly, removed habitat factors found to be significant in habitat models without social factors. Similar results were found on larks (Sanza et al. 2012). The little bustard exhibits an exploded lek mating system, which might be expected to interact with habitat selection patterns as has been observed on Great Bustard which is also a lekking species (Lane et al. 2001, Alonso et al. 2004, Osborne et al. 2007). The habitat selection of females in particular is strongly dependent on male presence, to the extent that female presence may be almost fully explained by male habitat selection. This is an intriguing result since most other studies have highlighted important sex differences in habitat preferences (Jiguet et al. 2002, Morales et al. 2008, Faria et al. 2012b). To reconcile these results, we suggest that social factors may be hidden at low density, making habitat factors more apparent.

Habitat selection at saturation density and the conservation implications

Overall, our results contradict many previous findings regarding habitat selection in the little bustard, on which most management and conservation measures (including agri-environmental schemes) are currently based (e.g. Bretagnolle et al. 2011). These contradictions deserve explanation. In our study area, social factors outperformed habitat parameters in selection patterns. Below we suggest a scenario



in which social factors eventually predominate in the habitat selection of populations with increasing density, and discuss the consequences in terms of management. In low density populations, such as those studied so far in intensive farmland habitats (Jiguet et al. 2000, Morales et al. 2005), social factors do not play any role (or, at least, remain undetected), and the lek mating system presumably results in separate habitats for males and females because the sexes are spatially fully segregated. When density increases (such as in extensive farmland habitats: Wolff et al. 2001, Morales et al. 2008), the little bustard shows little sexual dimorphism in habitat selection since the sexes are no longer spatially segregated. At even higher densities, such as in our study population, little bustards saturate the habitat and do not show any pattern of habitat selection, due to a 'buffer effect' (Brown 1969, Sutherland 1996). A buffer effect occurs where even poor quality habitats are occupied, and at similar densities as the best habitats (Gill et al. 2001, Jackson et al. 2004, Gunnarsson et al. 2005). Interestingly, little bustard population in this study area has steadily increased, from only 100 males in 2000 to approximately 700 in 2012, a spectacular growth indeed related to habitat change, which improved through, e.g. land abandonment. Our local density (50 birds/100 ha) is above previously published densities, e.g. for females 0.54–1.4 per 100 ha (Morales et al. 2008) and for males 6–7.3 per 100 ha to a local maximum of 16 per 100 ha (Wolff et al. 2002, Silva et al. 2013) or 6.05 per 100 ha (Silva et al. 2010) to 10 per 100 ha (Delgado & Moreira 2000).

As conservation measures are mainly habitat-based, usually targeting female habitats (Bretagnolle et al. 2011), the fact that social factors may become predominant in male and female distributions may have important consequences on the conservation measures currently applied in several European countries. If habitat selection of female little bustards depends on overall density, a careful check of the current as well as predicted density of little bustards should be recommended before applying a particular set of measures. In addition, given the importance of social factors, especially at a local scale, we also suggest that conservation measures should target core areas (i.e. those with relatively higher local abundance) or their immediate vicinity, where habitat-related factors are therefore of lesser importance. Such a strategy has already been implemented in western France, both in terms of deciding on locations for released birds within the reinforcement program in progress, or for establishing new leks using agri-environmental schemes. In addition, since conservation or mitigating measures may occur in the future in high density little bustard populations (e.g. in airports), conservation management should perhaps better target restoration outside the impacted zone (where density is already very high) rather than within that zone.

Acknowledgements

The authors wish to thank all the fieldworkers for their dedicated and invaluable help during the two years of data collection. In particular, we thank the *Centre Ornithologique du Gard* and *Biotope*. P. Devoucoux especially thanks A. Gsell-Epailly, D. Auclair, J. Przybiski, L. Tesnière & G. Monchaux. We also thank Violaine Bernard and Jean-François Ruiz for their valuable support. PD was supported by a PhD grant from *Réseau Ferré de France (Languedoc-Roussillon)* and *Agence Nationale de la Recherche Technique*.



Literature cited

- Alonso JC, Martin CA, Alonso JA. 2004. Distribution dynamics of a Great Bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodivers Conserv.* 13(9):1659-1674.
- Ausden M. 2007. Habitat management for conservation: A handbook of techniques. *Techniques in Ecology & Conservation Series*. Oxford, UK: Oxford University Press. 424 p.
- Block WM, Brennan LA. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. In: Power DM, editor. *Current Ornithology*, Volume 11. New York: Plenum Press. p. 35-91.
- Bretagnolle V, Villers A, Denonfoux L, Cornulier T, Inchausti P, Badenhausser 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):4-13.
- Brown JL. 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. *Am Nat.* 103(932):347-354.
- Burfield IJ. 2005. The conservation status of steppic birds in Europe. In: Bota G, Morales MB, Mañosa S, Camprodon J, editors. *Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Barcelona: Lynx Editions. p. 119-139.
- Campos B, López M. 1996. Densidad y selección de hábitat del Sisón (*Tetrax tetrax*) en el Campo de Montiel (Castilla-La Mancha, España). In: Fernández Gutiérrez J, Sanz-Zuasti J, editors. *Conservación de Aves Esteparias y su Hábitat*. Valladolid (Junta de Castilla y León). p. 201-208.
- De Juana E, Martin-Novella C, Naveso MA, Pain D, Sears J. 1993. Farming and birds in Spain: threats and opportunities for conservation. *RSPB Conservation Review.* 7:67-73.
- Delgado A, Moreira F. 2000. Bird assemblages of an Iberian cereal steppe. *Agr Ecosyst Environ.* 78(1): 65-76.
- Delgado MP, Traba J, García de la Morena EL, Morales MB. 2010. Habitat selection and density-dependent relationships in spatial occupancy by male little bustards *Tetrax tetrax*. *Ardea.* 98(2):185-194.
- Evans DR, Gates JE. 1997. Cowbird selection of breeding areas: The role of habitat and bird species abundance. *Wilson Bull.* 109(3): 470-480.
- Faria N, Rabaça JE, Morales MB. 2012a. Linking plant composition and arthropod abundance to establish Little Bustard breeding requirements in pastureland dominated landscapes. *Biodivers Conserv.* 21(8): 2109-2125.
- Faria N, Rabaca JE, Morales MB. 2012b. The importance of grazing regime in the provision of breeding habitat for grassland birds: the case of the endangered Little Bustard (*Tetrax tetrax*). *J Nat Conserv.* 20: 211-218.
- García J, Suárez-Seoane S, Miguélez D, Osborne PE, Zumalacárregui C. 2007. Spatial analysis of habitat quality in a fragmented population of Little Bustard (*Tetrax tetrax*): Implications for conservation. *Biol Conserv.* 137: 45-56.
- García de la Morena EL, Bota G, Ponjoan A, Morales MB. 2006. El sisón común en España. I censo Nacional (2005). SEO/BirdLife. Madrid. 155 p.
- Gill JA, Norris K, Potts PM, Gunnarsson TG, Atkinson PW, Sutherland WJ. 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature.* 412(6845): 436-438.



- Gunnarsson TG, Gill JA, Petersen A, Appleton GF, Sutherland WJ. 2005. A double buffer effect in a migratory shorebird population. *J Anim Ecol.* 74(5): 965-971.
- Inchausti P, Bretagnolle V. 2005. Predicting short-term extinction risk for the declining Little Bustard (*Tetrax tetrax*) in intensive agricultural habitats. *Biol Conserv.* 122(3): 375-384.
- Jackman S. 2012. *pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory*, Stanford University. Department of Political Science, Stanford University. Stanford (California). R package version 1.04.4.
- Jackson SF, Kershaw M, Gaston KJ. 2004. The buffer effect and the selection of protected areas for waterbirds in Britain. *Biol Conserv.* 120(1): 137-143.
- Jiguet F, Bretagnolle V. 2001. Courtship behaviour in a lekking species: individual variations and settlement tactics in male Little Bustard. *Behav Process.* 55(2): 107-118.
- Jiguet F, Bretagnolle V. 2014. Sexy males and choosy females on exploded leks: Correlates of male attractiveness in the Little Bustard. *Behav Process.* 103: 246-255.
- Jiguet F, Arroyo B, Bretagnolle V. 2000. Lek mating systems: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behav Process.* 51(1-3): 63-82.
- Jiguet F, Jaulin S, Arroyo B. 2002. Resource defence on exploded leks: do male little bustards, *T. tetrax*, control resources for females? *Anim Behav.* 63(5): 899-905.
- Jolivet C, Bretagnolle V. 2002. L'Outarde Canepetière en France : Evolution récente des populations, bilan des mesures de sauvegarde et perspectives d'avenir. *Alauda.* 70(1): 93-96.
- Jones J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review. *The Auk.* 118(2): 557.
- Lane SJ, Alonso López JC, Martín CA. 2001. Habitat preferences of Great Bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *J Appl Ecol.* 38: 193-203.
- Martinez C. 1994. Habitat selection by the Little Bustard *Tetrax tetrax* in cultivated areas of Central Spain. *Biol Conserv.* 67: 125-128.
- McMahon BJ, Giralt D, Raurell M, Brotons L, Bota G. 2010. Identifying set-aside features for bird conservation and management in northeast Iberian pseudo-steppes. *Bird Study.* 57(3): 289-300.
- Morales MB, García JT, Arroyo B. 2005. Can landscape composition changes predict spatial and annual variation of Little Bustard male abundance? *Anim Conserv.* 8(2): 167-174.
- Morales MB, Suarez F, García de la Morena EL. 2006. Réponses des oiseaux de steppe aux différents niveaux de mise en culture et d'intensification du paysage agricole : analyse comparative de leurs effets sur la densité de population et la sélection de l'habitat chez l'Outarde canepetière *Tetrax tetrax* et l'Outarde barbue *Otis tarda*. *Rev Ecol.* 61(3): 261-270.
- Morales MB, Traba J, Carriles E, Delgado MP, García de la Morena EL. 2008. Sexual differences in microhabitat selection of breeding little bustards *Tetrax tetrax*: Ecological segregation based on vegetation structure. *Acta Oecol.* 34(3): 345-353.
- Morales MB, Traba J, Delgado MP, García de la Morena EL. 2013. The use of fallows by nesting Little Bustard *Tetrax tetrax* females: Implications for conservation in mosaic cereal farmland. *Ardea.* 60(1): 85-97.



- Moreira F. 1999. Relationships between vegetation structure and breeding bird densities in fallow cereal steppes in Castro Verde, Portugal. *Bird Study*. 46(3): 309-318.
- Moreira F, Leitão D. 1996. A comunidade de aves nidificantes nos pousios da região de Castro Verde *Ciência e Natureza*. 2: 109-113.
- Moreira F, Silva JP, Estanque B, Palmeirim JM, Lecoq M, Pinto M, Leitão D, Alonso I, Pedroso R, Santos E, Catry T, Silva P, Henriques I, Delgado A. 2012. Mosaic-level inference of the impact of land cover changes in agricultural landscapes on biodiversity: a case-study with a threatened grassland bird. *PloS ONE*. 7(6): e38876.
- Morris DW. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*. 136(1): 1-13.
- Morrison ML, Marcot B, Mannan W. 2006. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. Washington (DC): Island Press. 520 p.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. London (UK): Academic Press Inc. 597 p.
- Orians GH, Wittenberger JF. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *Am Nat*. 137: 529-549.
- Osborne PE, Suárez-Seoane S, Alonso JC. 2007. Behavioural mechanisms that undermine species envelope models: the causes of patchiness in the distribution of great bustards *Otis tarda* in Spain. *Ecography*. 30(6): 819-828.
- Pope SE, Fahrig L, Merriam HG. 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on Leopard frog populations. *Ecology*. 81(9): 2498-2508.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (Au).
- Salamolard M, Moreau C. 1999. Habitat selection by Little Bustard *Tetrax tetrax* in a cultivated area of France. *Bird Study*. 46(1): 25-33.
- Salamolard M, Bretagnolle V, Boutin JM. 1996. Habitat use by Montagu's Harrier, Little Bustard and Stone Curlew in western France: crop types and spatial heterogeneity. In: Fernandez-Gutierrez J, Sanz-Zuasti J, editors. *Conservacion de las Aves Esteparias y su Habitat*. Valladolid (Junta de Castilla y Leon). p. 209-220.
- Santangeli A, Dolman PM. 2011. Density and habitat preferences of male Little Bustard across contrasting agro-pastoral landscapes in Sardinia (Italy). *Eur J Wildlife Res*. 57(4): 805-815.
- Santos T, Suárez F. 2005. Biogeography and population trends of steppe land birds. In: Bota G, Morales MB, Mañosa S, Camprodon J, editors. *Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Lynx Edicions. Barcelona. p. 69-102.
- Sanza MA, Traba J, Morales MB. 2012. Effects of landscape, conspecifics and heterospecifics on habitat selection by breeding farmland birds: the case of the Calandra Lark (*Melanocorypha calandra*) and Corn Bunting (*Emberiza calandra*). *J Ornithol*. 153(2): 525-533.
- Silva JP, Faria N, Catry T. 2007. Summer habitat selection and abundance of the threatened Little Bustard in Iberian agricultural landscapes. *Biol Conserv*. 139(1-2): 186-194.



- Silva JP, Palmeirim JM, Moreira F. 2010. Higher breeding densities of the threatened Little Bustard *Tetrax tetrax* occur in larger grassland fields: Implications for conservation. *Biol Conserv.* 143(11): 2553-2558.
- Silva JP, Estanque B, Moreira F, Palmeirim JM. 2014. Population density and use of grasslands by female little bustards during lek attendance, nesting and brood-rearing. *J Ornithol.* 155(1): 53-63.
- Simberloff D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biol Conserv.* 83(3): 247-257.
- Soderstrom B, Part T. 2000. Influence of landscape scale on farmland birds breeding in semi-natural pastures. *Conserv Biol.* 14(2): 522-533.
- Suárez F, Naveso MA, de Juana E. 1996. Farming in the drylands of Spain: birds of pseudosteppes. In: Pain D, Pienkowski M, editors. *Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its implication for bird conservation*. London: Academic Press. p. 297-330.
- Suárez-Seoane S, Osborne PE, Alonso JC. 2002. Large-scale habitat selection by agricultural steppe birds in Spain : identifying species-habitat responses using generalized additive models. *J Appl Ecol.* 39: 755-771.
- Suárez-Seoane S, García de la Morena EL, Morales Prieto MB, Osborne PE, de Juana E. 2008. Maximum entropy niche-based modelling of seasonal changes in Little Bustard (*Tetrax tetrax*) distribution. *Ecol Model.* 219(1-2): 17-29.
- Sutherland WJ. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford series in ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press. 224 p.
- Sutherland WJ, Hill DA. 1995. *Managing habitats for conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. 399p.
- Tarjuelo R, Delgado MP, Bota G. 2013. Not only habitat but also sex: Factors affecting spatial distribution of Little Bustard *Tetrax tetrax* families. *Acta Ornithol.* 48(1): 119-128.
- Tarjuelo R, Morales MB, Traba J. 2014. Are species coexistence areas a good option for conservation management? Applications from fine scale modelling in two steppe birds. *Plos ONE.* 9(1).
- Traba J, Morales MB, García de la Morena EL, Delgado MP, Krištín A. 2008. Selection of breeding territory by Little Bustard (*Tetrax tetrax*) males in Central Spain: the role of arthropod availability. *Ecol Res.* 23(3): 615-622.
- Trebatická L, Sundell J, Tkadlec E, Ylönen H. 2008. Behaviour and resource use of two competing vole species under shared predation risk. *Oecologia.* 157(4): 707-15.
- Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct Ecol.* 3(4): 385-397.
- Wiens JA. 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. In: Diamond J, Case TJ, editors. *Community ecology*. New York, USA: Harper and Row. p. 154-172.
- Wolff A. 2001. *Changements agricoles et conservation de la grande avifaune de plaine: étude des relations espèce-habitats à différents échelles chez l'outarde*. PhD Thesis. 210 p.
- Wolff A, Paul JP, Martin JL, Bretagnolle V. 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the Little Bustard. *J Appl Ecol.* 38(5): 963-975.



Wolff A, Dieuleveut T, Martin JL, Bretagnolle V. 2002. Landscape context and Little Bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biol Conserv.* 107(2): 211-220.



Captions

Figure 79: (a) Location of the study area in southern France, (b) the study area within the Gard department, (c) a complete map of all quadrats prospected in 2011 and 2012, (d) an example of a quadrat (in grey) within a field, and (e) how quadrats were prospected (transects along dotted lines) by observers (each cross represents an observer; binoculars represent ornithologist observers; a grasshopper represents an observer counting orthoptera).

Figure 80: Abundance of both sexes (females in light bars, males in dark bars) according to land use.

Figure 3: Probability of presence (females in dotted lines, males in continuous lines) according to vegetation height (PC1 without unities, on the left) and field size (in ha log transformed, on the right). The lower panel indicates male and female abundance response curves to the same parameters.

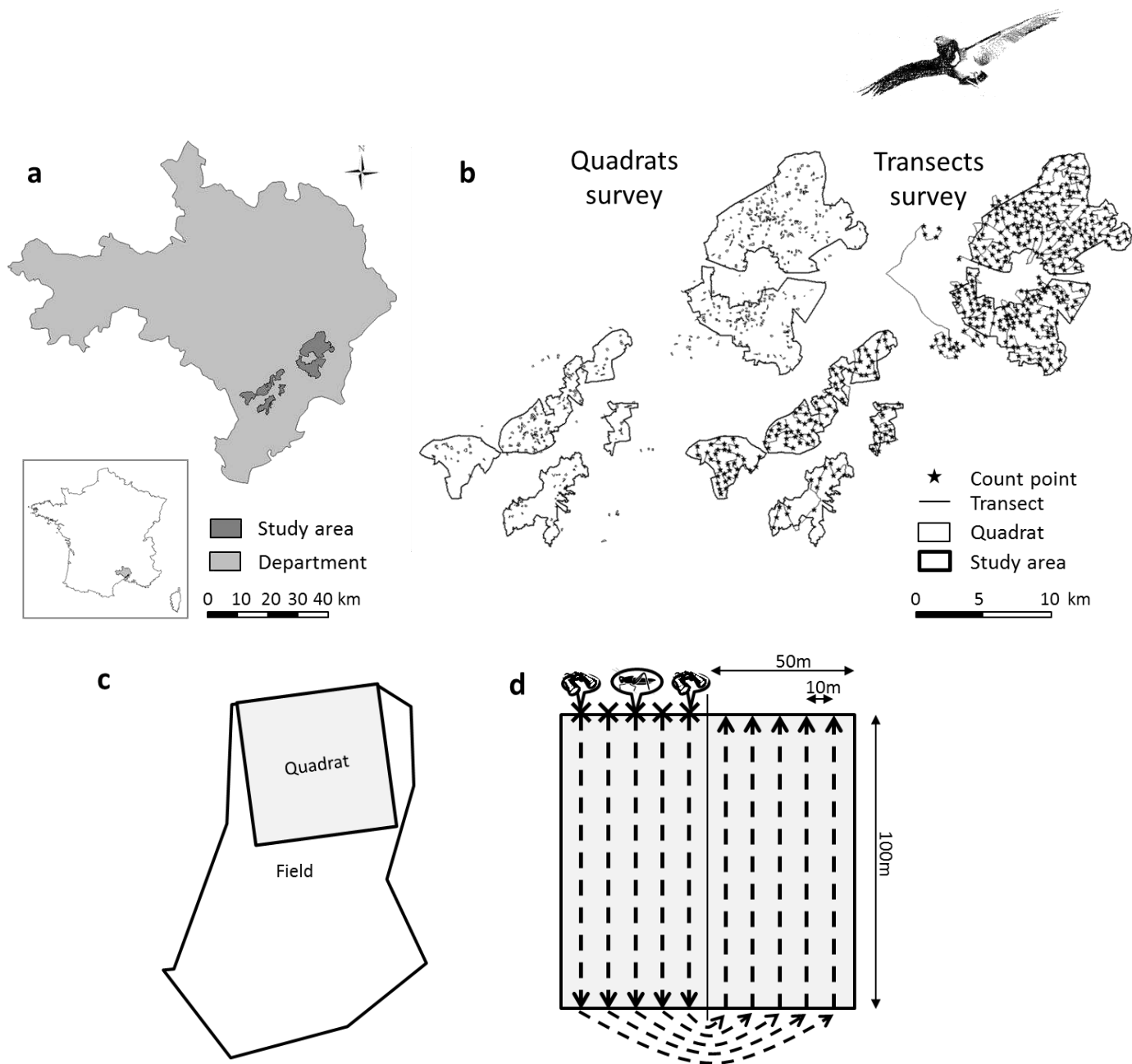


Fig. 1

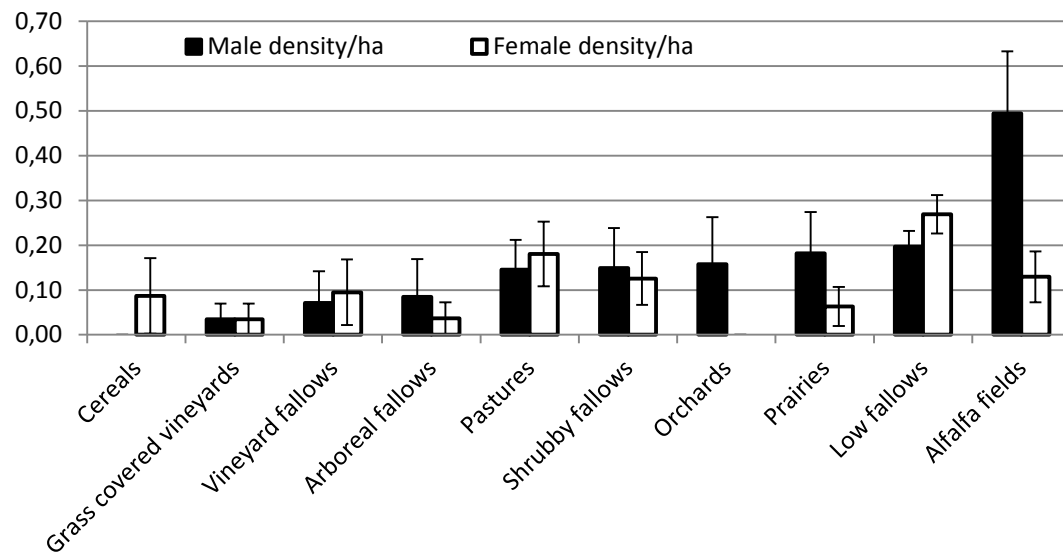


Fig. 2

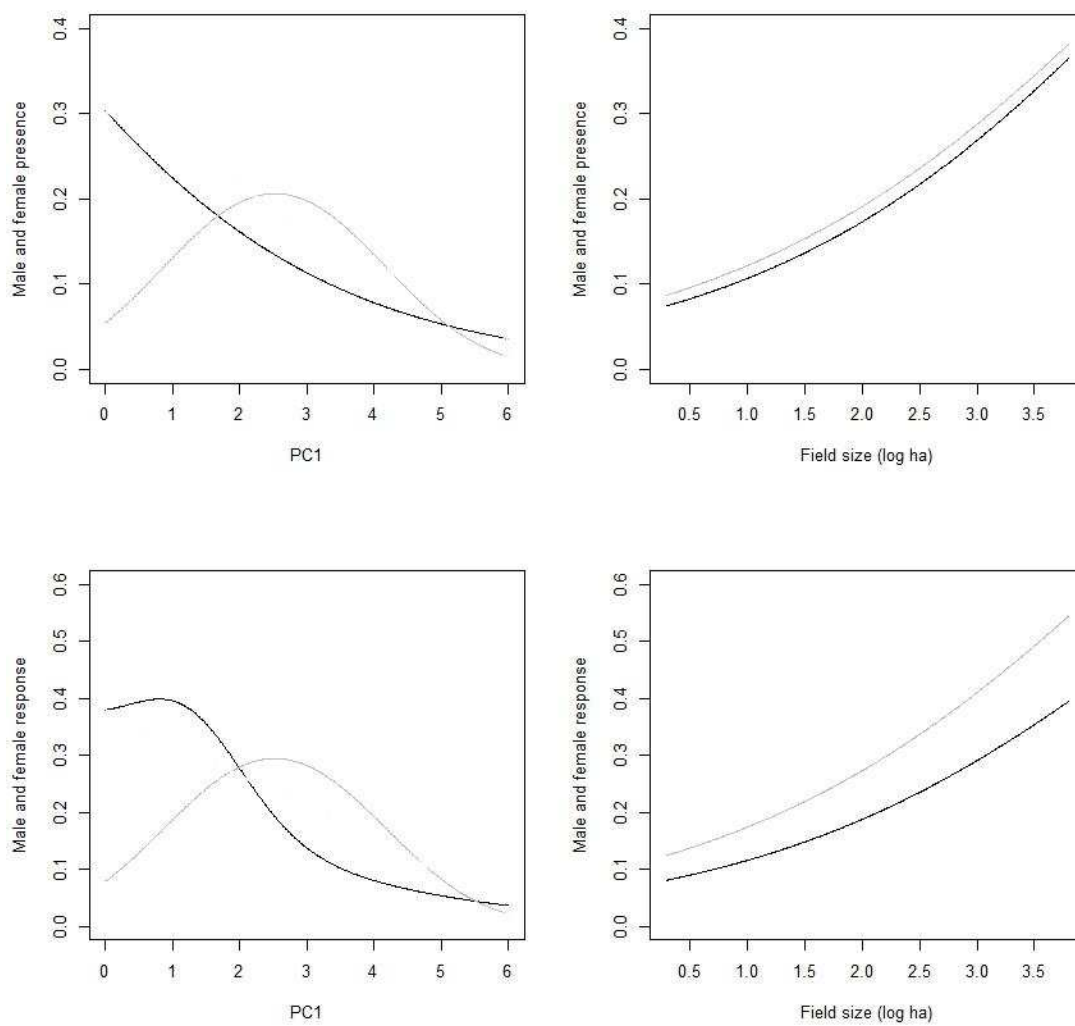


Fig. 3



Table 20. Local habitat selection model for both sexes with and without the presence of the opposite sex (n=490 quadrats), separating out the presence–absence and abundance components of the model. PC1 for vegetation height (see ‘Material and methods’). Only significant factors are presented.

Sex	Presence / Abundance	Variable	Without opposite sex			With opposite sex		
			Chi²	df	p-value	Chi²	df	p-value
Males	Presence–absence	Field size (log ha)	7.79	1	<0.01	5.63	1	0.02
		PC1	18.22	1	<0.01	17.52	1	<0.01
		Presence of female(s)	-	-	-	13.64	2	<0.01
	Abundance	PC1	3.99	1	<0.05	2.07	1	0.15
		PC1C²	6.76	1	<0.01	3.68	1	0.06
		Land-use category	15.24	6	0.02	13.18	6	0.03
		Presence of female(s)	-	-	-	4.18	2	0.12
Females	Presence–absence	PC1	10.28	1	<0.01	13.94	3	<0.01
		PC1²	8.8	1	<0.01	16.93	3	<0.01
		Field size (log ha)	6.86	1	<0.01	2.39	1	0.12
		Presence of male(s)	-	-	-	28.12	7	<0.01
	Abundance	Date	4.91	1	0.03	5.32	1	0.02
		Presence of male(s)	-	-	-	1.79	2	0.40



Table 21. Regional habitat selection models for both sexes, separating out presence and abundance components (for sample sizes, see Appendix 1). PC1 for vegetation height (see 'Material and methods'). The different shades indicate the sequential addition of other components in the model, from the local model to the landscape model through the intermediate addition of the opposite sex.

Sex	Presence /Abundance	Variable	Buffer 100m			Buffer 250m			Buffer 500m			Buffer 1000m		
			Chi ²	df	p-value	Chi ²	df	p-value	Chi ²	df	p-value	Chi ²	df	p-value
Males	Presence - absence	Field size (log ha)	3.56	1	0.06	5.76	1	0.02	12.56	1	<0.01	6.52	1	0.01
		PC1	19.08	1	<0.01	15.35	1	<0.01	17.23	1	<0.01	12.26	1	<0.01
		Presence of female(s)	13.13	2	<0.01	8.21	2	0.02	7.34	2	0.03	3.1	2	0.21
		Number of fields	0.05	1	0.82	0.65	1	0.42	4.35	1	0.04	4.15	1	0.04
	Abundance	Ratio of prairies	3.46	1	0.06	9.99	1	<0.01	0.42	1	0.52	0.39	1	0.53
		Crop diversity index	7.25	1	<0.01	1.06	1	0.3	0.25	1	0.62	0.82	1	0.36
Females	Presence - absence	PC1	8.92	3	0.03	12.17	3	0.01	8.62	3	0.03	6.24	3	0.1
		PC1 ²	11.54	3	<0.01	13.91	3	<0.01	11.74	3	0.01	10.27	3	0.02
		Presence of male(s)	26.54	6	<0.01	20.50	6	<0.01	23.03	6	<0.01	13.89	6	0.03
		Crop diversity index	1.76	1	0.19	9.17	1	<0.01	1.00	1	0.32	0.88	1	0.35
	Abundance	Date	3.11	1	0.08	1.98	1	0.16	4.46	1	0.03	6.05	1	0.01
		Ratio of high fallows	0.07	1	0.39	4.10	1	0.04	0.58	1	0.45	5.65	1	0.02



Table 3. Regional models for the male presence component testing the effect of male density. The different shades indicate the sequential addition of other components in the model, from the local model to the landscape model through the intermediate addition of the opposite sex.

			Buffer 100m			Buffer 250m			Buffer 500m			Buffer 1000m		
Sex	Presence / Abundance	Variables	Chi ²	df	p-value	Chi ²	df	p-value	Chi ²	df	p-value	Chi ²	df	p-value
Males with surrounding male density	Presence - absence	Field size (log ha)	2.94	10	0.09	3.13	1	0.08	8.56	1	<0.01	5.93	1	0.01
		PC1	19.74	10	<0.01	17.84	1	<0.01	19.89	1	<0.01	13.43	1	<0.01
		Presence of female(s)	11.72	10	<0.01	7.90	2	0.02	6.82	2	0.03	3.01	2	0.22
		Number of fields	0.09	10	0.76	0.45	1	0.5	2.31	1	0.13	2.25	1	0.13
		Density of males	4.94	10	0.03	14.45	1	<0.01	5.66	1	0.02	1.43	1	0.23



Appendix 1: Categories of land-use types

Category	Definition	Sampled category	Number of quadrats used for analysis	Habitat category
Bare-ground vineyards	Ploughing or regular chemical treatment between vines	-	-	Ligneous crops
Grass-covered vineyards	No treatment between vines, except periodic cutting	Yes	30	Ligneous crops
Fruit orchards	Mainly apricot, cherry and peach trees	Yes	12	Ligneous crops
Grubbed-up vineyards	Vines that have pulled up and removed	-	-	High fallows
Fallow vineyards	Abandoned vineyards	Yes	28	High fallows
Medium-height fallows	With trees covering <20% of the surface area	Yes	31	High fallows
Arboreal fallows	With trees covering >20% of the surface area	Yes	29	High fallows
Herbaceous fallows	Set-aside and fallow land without trees	Yes	256	Low fallows
Pastures	Natural multi-species prairies grazed by sheep, cattle or horses	Yes	59	Prairies
Prairies	Artificial mono-species fields	Yes	40	Prairies
Alfalfa fields	Planted for at least 5 years	Yes	47	Prairies
Cereal fields		Yes	17	Prairies
Young vineyards	< 1 m in height	-	-	Low crops
Vegetable crops	Mainly melon, courgette and lettuce crops	-	-	Low crops
Ploughed soil	Stage between two unknown successive crops	-	-	Low crops
Woods	Original <i>garrigue</i> scrubland or abandoned tree crops	-	-	Unfavourable
Urbanised area	Buildings	-	-	Unfavourable
Water	Channels and ponds	-	-	Unfavourable
Indeterminate (<1%)	Fields where prospection is not possible	-	-	-

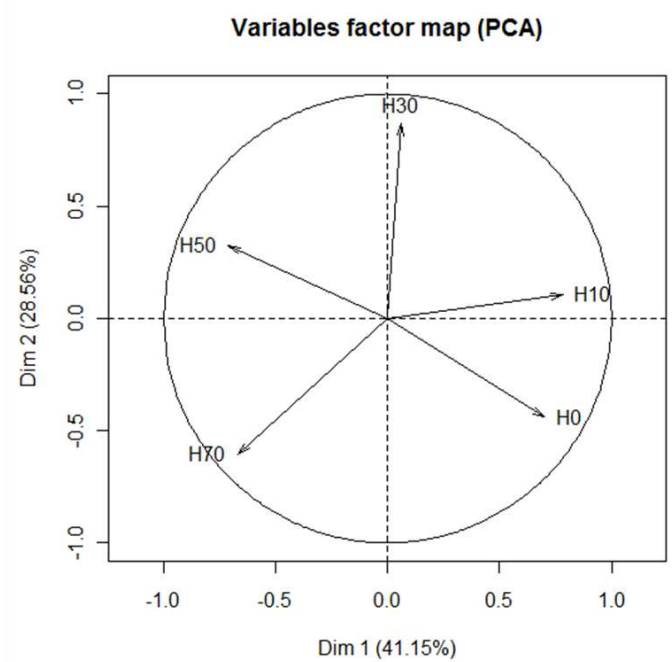
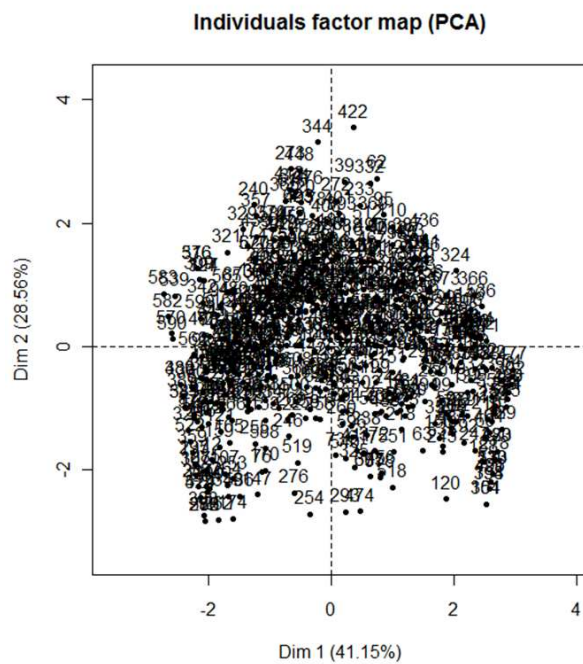


Appendix 2: Number of quadrats and little bustard occupancy at each buffer scale

Buffer	100 m	250 m	500 m	1000 m
Number of quadrats	489	427	369	224
Number of occupied quadrats	115	110	99	72
Number of males	99	94	79	54
Number of females	104	99	89	71



Appendix 3: PCA made on vegetation height classes (H0 = 0–10 cm; H10=10–30 cm; H30=30–50 cm; H50=50–70 cm; H70=70 cm and more).





Appendix 4: Local habitat selection model for both sexes with and without the presence of the opposite sex (n=490 quadrats), separating out the presence–absence and abundance components of the model. PC1 for vegetation height (see ‘Material and methods’). Only significant factors are presented.

Sex	Variable to be explained	Variable	Without opposite sex			With opposite sex		
			Estimate	z-value	p-value	Estimate	z-value	p-value
Males	Presence–absence	(Intercept)	-2.21	-5.46	0.00	-2.32	-5.63	0.00
		Field size	0.56	2.82	0.00	0.49	2.40	0.02
		PC1	-0.41	-4.13	0.00	-0.42	-4.04	0.00
		1 female				0.83	2.08	0.04
		>1 female				1.63	3.41	0.00
	Abundance	(Intercept)	1.35	1.04	0.30	1.17	0.90	0.37
		PC1	1.51	1.88	0.06	1.14	1.36	0.17
		PC1 ²	-0.52	-2.30	0.02	-0.41	-1.73	0.08
		Fallow	-2.79	-2.16	0.03	-2.83	-2.21	0.03
		Fallow with trees	-1.82	-1.48	0.14	-1.64	-0.95	0.34
		Fallow/vineyard	-9.50	-0.02	0.98	-10.65	-0.02	0.99
		Alfalfa	-2.68	-2.02	0.04	-2.52	-1.88	0.06
		Pasture	-15.65	-0.04	0.97	-14.89	-0.05	0.96
		Grassland	-13.92	-0.07	0.95	-14.35	-0.05	0.96
		1 female				0.18	0.18	0.86
		>1 female				0.82	2.01	0.04
Females	Presence–absence	(Intercept)	-4.18	-6.45	0.00	-4.42	-5.44	0.00
		PC1	1.18	2.77	0.01	1.43	2.55	0.01
		PC1 ²	-0.23	-2.99	0.00	-0.28	-2.80	0.01
		Field size	0.53	2.67	0.01	0.35	1.57	0.12
		1 male				1.95	1.62	0.11
		>1 male				0.19	0.11	0.92
		PC1*1 male				-3.08	-2.38	0.02
		PC1*>1 male				2.73	1.09	0.28
		PC1 ² *1 male				0.80	2.74	0.01
		PC1 ² *>1 male				-0.80	-1.10	0.27
	Abundance	(Intercept)	3.39	1.80	0.07	3.39	1.80	0.07
		Date	-0.03	-2.25	0.02	-0.03	-2.25	0.02



Appendix 5: Regional habitat selection models for both sexes, separating out presence and abundance components (for sample sizes, see Appendix 1). PC1 for vegetation height (see 'Material and methods'). The different shades indicate the sequential addition of other components in the model, from the local model to the landscape model through the intermediate addition of the opposite sex.

Sex	Variable to be explained	Variables	Buffer 100 m			Buffer 250 m			Buffer 500 m			Buffer 1000 m		
			Estimate	z-value	p-value	Estimate	z-value	p-value	Estimate	z-value	p-value	Estimate	z-value	p-value
Males	Presence-absence	(Intercept)	-2.32	-2.88	0.00	-2.77	-3.13	0.00	-4.14	-3.96	0.00	-4.59	-3.17	0.00
		Field size	0.48	1.89	0.06	0.61	2.38	0.02	0.97	3.43	0.00	0.80	2.51	0.01
		PC1	-0.45	-4.20	0.00	-0.41	-3.78	0.00	-0.48	-3.98	0.00	-0.49	-3.35	0.00
		1 female	0.95	2.45	0.01	0.60	1.39	0.16	0.80	1.83	0.07	0.58	1.13	0.26
		>1 female	1.54	3.11	0.00	1.34	2.73	0.01	1.26	2.32	0.02	0.96	1.56	0.12
		No. of fields	0.02	0.22	0.83	0.02	0.81	0.42	0.02	2.07	0.04	0.01	2.02	0.04
	Abundance	(Intercept)	-0.94	-2.13	0.03	-1.22	-1.63	0.10	0.01	0.00	1.00	2.26	0.53	0.59
		1 female	0.59	1.20	0.23	0.61	1.09	0.27	0.68	1.14	0.26	-0.70	-0.66	0.51
		>1 female	0.68	1.55	0.12	0.92	2.40	0.02	1.53	3.20	0.00	1.37	2.64	0.01
		Grasslands	0.58	1.23	0.22	1.84	2.65	0.01	1.77	0.93	0.35	5.90	1.29	0.20
		Crop diversity	-0.92	-2.05	0.04	-0.44	-0.99	0.32	-1.01	-1.09	0.28	-2.00	-0.97	0.33
Females	Presence-absence	(Intercept)	-3.28	-4.11	0.00	-1.98	-2.07	0.04	-2.20	-1.48	0.14	-0.62	-0.24	0.81
		PC1	1.12	2.02	0.04	1.41	2.41	0.02	1.12	1.87	0.06	1.15	1.71	0.09
		PC1 ²	-0.22	-2.27	0.02	-0.26	-2.56	0.01	-0.22	-2.15	0.03	-0.26	-2.15	0.03
		1 male	1.60	1.32	0.19	1.07	0.72	0.47	1.57	1.26	0.21	1.71	1.26	0.21
		>1 male	0.30	0.17	0.86	-0.38	-0.21	0.83	-0.47	-0.22	0.82	0.88	0.41	0.68
		PC1*1 male	-2.37	-1.97	0.05	-2.30	-1.69	0.09	-2.66	-2.11	0.03	-3.41	-2.22	0.03
		PC1* >1 male	2.31	0.97	0.33	3.29	1.29	0.20	4.42	1.17	0.24	-0.40	-0.09	0.93
		PC1 ² *1 male	0.64	2.46	0.01	0.64	2.23	0.03	0.71	2.58	0.01	0.93	2.62	0.01
		PC1 ² * >1 male	-0.65	-0.95	0.34	-0.99	-1.30	0.19	-1.41	-1.17	0.24	0.10	0.07	0.94
		Crop diversity	-0.47	-1.33	0.18	-1.27	-3.06	0.00	-0.63	-1.01	0.31	-0.99	-0.94	0.34
	Abundance	(Intercept)	2.79	1.39	0.17	2.20	1.14	0.25	3.60	1.69	0.09	4.60	1.84	0.07
		Date	-0.02	-1.77	0.08	-0.02	-1.42	0.16	-0.03	-2.12	0.03	-0.04	-2.46	0.01
		Ligneous fallows	-0.64	-0.81	0.42	-3.24	-1.68	0.09	1.64	0.78	0.44	8.92	2.31	0.02



Appendix 6: Regional models for the male presence component testing the effect of male density. The different shades indicate the sequential addition of other components in the model, from the local model to the landscape model through the intermediate addition of the opposite sex.

Sex	Presence / Abundance	Variables	Buffer 100 m			Buffer 250 m			Buffer 500 m			Buffer 1000 m		
			Estimate	z-value	p-value	Estimate	z-value	p-value	Estimate	z-value	p-value	Estimate	z-value	p-value
Males with surrounding male density	Presence-absence	(Intercept)	-2.44	-3.03	0.00	-2.98	-3.28	0.00	-3.96	-3.77	0.00	-4.44	-3.07	0.00
		Field size (log ha)	0.44	1.72	0.09	0.47	1.76	0.08	0.83	2.85	<u>0.00</u>	0.76	2.40	<u>0.02</u>
		PC1	-0.46	-4.26	<u>0.00</u>	-0.46	-4.04	<u>0.00</u>	-0.53	-4.23	<u>0.00</u>	-0.52	-3.49	<u>0.00</u>
		Presence of 1 female	0.90	2.29	<u>0.02</u>	0.63	1.44	0.15	0.80	1.84	0.07	0.60	1.17	0.24
		Presence of >1 female	1.47	2.95	<u>0.00</u>	1.33	2.65	<u>0.01</u>	1.18	2.18	<u>0.03</u>	0.92	1.50	0.13
		Number of fields	0.02	0.30	0.76	0.02	0.67	0.50	0.02	1.52	0.13	0.01	1.50	0.13
		Density of males	1.13	2.26	<u>0.02</u>	4.45	3.84	<u>0.00</u>	4.75	2.40	<u>0.02</u>	4.80	1.19	0.23



Résumé

La perte d'habitat et la fragmentation du paysage engendrées par l'urbanisation et la construction d'infrastructures de transports impactent fortement les populations animales et végétales. Ce travail vise à anticiper les impacts potentiels de la mise en place d'une Ligne à Grande Vitesse sur une population d'Outarde canepetière *Tetrax tetrax*, espèce menacée en France du fait du déclin important de ses populations au cours des 20 dernières années. L'étude se déroule sur la Zone de Protection Spéciale des Costières de Nîmes, dont la population d'Outarde a connu une croissance très importante au cours des 15 dernières années et atteint localement des densités-records.

Nous avons caractérisé la dynamique de cette population grâce à des données de comptages menées depuis 1998, puis modélisé la capacité de charge et le taux de croissance moyen aux deux périodes-clés du cycle biologique (reproduction et hivernage). Nous avons analysé les variations locales de distribution et leur corrélation avec les paramètres d'habitat selon une grande gamme d'échelles spatiales, via des recensements à large et fine échelle sur l'ensemble de la zone. Nos résultats mettent en évidence une relative similarité de patron de sélection d'habitat pour les deux sexes, ainsi qu'un rôle majeur de l'attraction intra-spécifique sur la distribution des individus.

Ces éléments ont ensuite été intégrés à la démarche d'évaluation des impacts pour les deux sexes, tenant compte à la fois des impacts connus des infrastructures existantes et de la distribution de l'espèce à proximité du futur tracé.

Une forte diminution des effectifs est à attendre. La poursuite des protocoles mis en œuvre pendant et après les travaux devrait permettre de bien comprendre les réponses de la population aux perturbations actuelles et à venir.

Abstract

Habitat loss and landscape fragmentation caused by urbanization and construction of transport infrastructure greatly impact animal and plant populations. This work aims to predict the potential impacts of the construction of a high-speed line on a population of Little Bustard *Tetrax Tetrax*, endangered species in France because of the large population declines over the last 20 years. The study takes place on the Special Protection Area of Costières de Nîmes, where bustard population has experienced significant growth over the past 15 years and reached locally very high densities.

We characterized dynamic of this population by counting data conducted since 1998 and modeled carrying capacity and average growth rate for two key-periods in cycle of life (breeding and wintering). We analyzed distribution of local variations and their correlation with habitat parameters in a wide range of spatial scales, via census broad and fine scale throughout the area. Our results show a relative similarity of habitat selection pattern for both sexes, as well as a major role of intraspecific attraction on individuals' distribution.

These elements were then incorporated into the impact assessment process for both sexes, taking into account existing infrastructure impacts and distribution of the species near the future line.

A huge decrease is anticipated. To continue protocols implemented during and after construction is expected to understand the population responses to the actual and coming perturbations.

**Mots-clefs :**

Biologie de la Conservation, Dynamique de population, Sélection d'habitat, Infrastructures Terrestre de Transport (ITT), Ligne à Grande Vitesse (LGV), Outarde canepetière, *Tetrax tetrax*.

Keywords:

Conservation biology, Population dynamics, Habitat selection, Terrestrial Transport Infrastructures, High-Speed Railway, Little bustard, *Tetrax tetrax*.